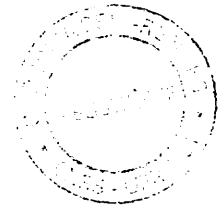


13 SEP 2001



# UNIVERSITE DE POITIERS

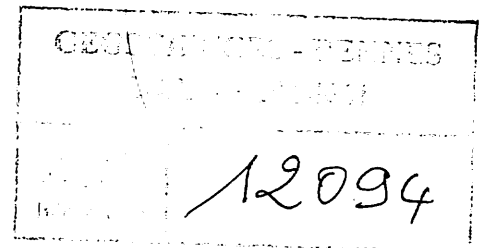
U. F.R de Sciences Fondamentales et Appliquées

Année 1998/99

*Diplôme d'Etudes Approfondies (DEA) de Paléontologie*

**LES RHINOCEROTIDES DU PLIOCENE DU TCHAD  
BIODIVERSITE, ECOLOGIE, BIOCHRONOLOGIE.**

**Likius ANDOSSA**



*Directeur : M. le Professeur Michel BRUNET*

Stage effectué au Laboratoire de Géobiologie,  
Biochronologie et Paléontologie humaine

*Soutenu en juin 1999*

## Remerciements

Parvenu au terme de ce mémoire, je tiens à témoigner ma reconnaissance et ma gratitude à toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide.

J'exprime ma reconnaissance à mon directeur M. le Professeur Michel BRUNET pour m'avoir confié ce sujet et pour avoir suivi de bout en bout ce travail. Ces conseils précieux m'ont été d'un grand secours. Je lui dis sincèrement merci.

J'adresse mes remerciements à M. Patrick VIGNAUD pour sa disponibilité à chaque sollicitation. Je lui exprime ma gratitude pour avoir bien voulu relire ce mémoire et pour ses précieux conseils tout au long de ce travail.

Je remercie tout le personnel du laboratoire de Paléontologie de Poitiers en particulier :

- G. MOUCHELIN pour ses magnifiques moulages et pour la relure de ce mémoire ;
- S. RIFFAUT pour les jolis dessins d'illustration ;
- V. BELLEFET pour les photos et les diapositives ;
- G. FLORENT pour les tâches et démarches administratives.

J'exprime ma reconnaissance aux étudiants F. GUY, J. R. BOISSERIE, S. PEIGNE, JP. BILLON-BRUYAT qui m'ont été d'un grand secours dans l'utilisation de l'informatique et pour leur soutien moral.

Je suis très reconnaissant à MACKAYE H. T. qui m'a aidé à sortir les arbres de l'analyse cladistique sur le logiciel Hennig et pour son encouragement tout au long de ce travail.

M. H. BOCHERENS et A. MARIOTTI m'ont accueillis dans leur laboratoire. Qu'ils en soient remerciés

Les données de la partie isotopique sont obtenues grâce à l'aide et le savoir faire de Monsieur ZAZZO A. Merci pour avoir corrigé cette partie. Et enfin, je lui tire un coup de chapeau pour sa gentillesse lors de mon séjour parisien.

J'exprime ma gratitude à M. le Professeur J. J. JAEGER, les responsables de DEA et tout le personnel de l'Université de Montpellier qui ont contribué à la phase théorique de cette étude.

Mes remerciements s'adressent à M. le professeur SUDRE J. pour ses conseils, son encouragement et sa gentillesse.

Je voudrais aussi remercier les responsables, le personnel du Muséum d'Anatomie Comparée, du Muséum de Mammifères et d'Oiseaux de Paris pour avoir permis la visite de leur collection ; merci surtout à Christiane DENYS qui a bien voulu faire les demandes auprès des responsables des ces Muséums.

Mes amitiés à tous mes collègues du DEA pour les agréables moments passés ensemble ; G. METAIS pour avoir été toujours à mes côtés.

Je n'oublie pas de remercier tous les membres de la M.P.F.T qui ont récoltés les fossiles.

Je ne saurais omettre les autorités tchadiennes et les autorités françaises du Ministère des Affaires Etrangères (Coopération) qui soutiennent mes études par l'octroi d'une bourse.

*A tous ceux qui me sont chers et qui pensent sans cesse à moi, je nomme les membres de ma famille, les amis, BOGOL Joseph, DEDEO Caleb, BARKANGA-VIA Issakou et HOUNTENTO Gaya.....*

## SOMMAIRE

<b>I – INTRODUCTION</b>	1
<b>II – CONTEXTE GEOLOGIQUE</b>	1
<b>III- BIODIVERSITE</b>	2
<b>IV – MATERIEL</b>	2
1 – Kollé (KL)	2
2 – Koro-Toro (KT)	2
<b>V – ETUDE DU MATERIEL</b>	3
1 – Description et étude systématique du matériel de KL	3
a – Le crâne	3
b – Les dents jugales supérieures	3
c- Les dents jugales inférieures	6
2 – Description et étude systématique du matériel de KT	10
a – Les dents jugales supérieures	10
b – Les dents jugales inférieures	12
3 – Etude comparative des sites KL et KT	16
<b>VI – POSITION DES RHINOCEROS TCHADIENS AU DE LA FAMILLE :</b>	
<b>ANALYSE CLADISTIQUE</b>	18
- Résultats et discussion	18
<b>VII – ANALYSE ISOTOPIQUE DE L'EMAIL DES RHINOCEROTIDES DES SITES DE KL ET KT</b>	21
1 – Méthode	21
2 – Les résultats	22
3 – Discussion	24
<b>VIII – ECOLOGIE</b>	24
1 – Approche faunique	24
2 – Approche par analyse des mesures d'abondances isotopiques	25
<b>IX – BIOCHRONOLOGIE</b>	28
<b>X – CONCLUSION</b>	29
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	30

**Abstract :** The sites of KL and KT discovered in the northern Chad Early Pliocene by the M.P.F.T have yielded a rich fossil vertebrate fauna with many specimens of rhinocerotidae. The analysis of this material allows to distinguish three taxa of which two (*C. praecox* and *D. bicornis*) are usually present in the African Pliocene, whereas the third one is probably a new species. The association of three taxa with very different morphological characters (dental) attests a various environment from the arboreal savana to the more open savana. This mosaic of landscape is confirmed by use of biogeochemistry ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) isotopic analysis. Otherwise, the evolutionary stage of this fauna allows to propose biochronological age localities between 5 and 3 M y.

**Key words :** Chad, Pliocene, Rhinocerotidae, Biodiversity, Paleoenvironment, Biogeochemistry Isotopic, Cladistic, Biochronology.

**Résumé :** les sites de KL et KT découverts dans le Pliocène inférieur au nord Tchad par la M.P.F.T ont livré une riche faune de vertébrés fossiles et parmi eux se trouvent les restes de rhinocérotidés. L'analyse de ce matériel révèle trois taxa dont deux espèces (*C. praecox* et *D. bicornis*) habituellement présentes dans le Pliocène Africain et une espèce probablement nouvelle. L'association de trois taxa avec des caractères morphologiques (dentaires) très différents atteste un environnement varié de savane arborée à la savane plus ouverte. Cette mosaïque de paysage est confirmée par les résultats de la biogéochimie isotopique. Par ailleurs, le degré évolutif de cette faune permet de dater les sites biochronologiquement entre 5 et 3 Ma.

**Mots clés :** Tchad, Pliocène, Rhinocérotidés, Biodiversité, Paléoenvironnement, Biogéochimie isotopique, Cladistique, Biochronologie.



fig1 :Position du Tchad sur le continent Africain et localisation des gisements fossilifères au Tchad

# LES RHINOCEROTIDES DU PLIOCENE DU TCHAD

## BIODIVERSITE, ECOLOGIE, BIOCHRONOLOGIE

### I - INTRODUCTION

Les premières découvertes de vertébrés fossiles Plio-quatérnaires du Tchad datent des années 1959 après les récoltes de J. ABADIE et J. BARBEAU (Abadie et *al.*, 1959) puis de 1960-65 les missions de Y. COPPENS. Le Tchad occupe une position géographique particulièrement intéressante entre les sites d'Afrique de l'est et ceux d'Afrique du nord. L'analyse de la faune tchadienne doit donc contribuer à une meilleure connaissance de l'histoire de différents groupes de vertébrés sur le continent africain.

Depuis 1994, des nouvelles prospections et fouilles paléontologiques sont entreprises chaque année par l'équipe de la Mission Paléanthropologique Franco-Tchadienne (M. P. F. T.) dirigée par M. BRUNET. A ce jour, c'est près de deux cents nouveaux sites à vertébrés fossiles qui ont été découverts dans le désert de Djourab au nord du Tchad (cf figure 1). Ces sites ont livré une riche faune composée de Poissons, Reptiles, Amphibiens, Oiseaux, Mammifères associée aux premiers australopithèques trouvés à l'ouest de la Vallée du Rift. Ces sites sont datés biochronologiquement entre 6 et 3 Ma (Brunet et *al.*, 1995, 1996, 1997, 1998 et 1999 sous presse)

Cette étude porte sur la faune de rhinocerotidés primitifs récoltés sur les sites de Koro-Toro (KT) et de Kollé (KL). Les connaissances actuelles sur les rhinocerotidés mettent en évidence des tendances évolutives ainsi qu'une anatomie étroitement liée à leur mode de vie. Les rhinocerotidés constituent donc de remarquables marqueurs biochronologiques ainsi que de très bons indicateurs paléoenvironnementaux.

Compte tenu du matériel fossile à notre disposition, le but de ce travail est de procéder à l'analyse des caractères crâniens et dentaires afin de préciser le degré évolutif des différents taxons. Cela permet de comparer la faune tchadienne avec celle des autres sites africains et de préciser ainsi l'âge relatif des sites. De plus cette étude complétée par des analyses biogéochimiques apporte des informations indispensables à la reconstitution des paléoenvironnements.

### II - CONTEXTE GEOLOGIQUE

Le Nord Tchad est une région particulièrement plate et recouverte par le sable. Les dépôts fossilifères du Pliocène sont surmontés par des formations quaternaires. Cependant dans les localités de KT et KL, ils affleurent sporadiquement montrant une alternance grés-argile- diatomite (Brunet et *al.*, 1997, 1998). Les fossiles proviennent tous de niveaux gréseux

peu consolidés témoins d'un milieu de sédimentation calme fluvio-lacustre lié aux phénomènes de transgressions et de régressions du paléolac-tchad (Shneider, 1989). Ce milieu de sédimentation calme est attesté par des restes fossiles trouvés en connexion anatomique (Brunet et *al.*, 1998).

### III – BIODIVERSITE DES RHINOCEROTIDES.

L'étude des restes de rhinocérotidés récoltés à KL et à KT a permis de reconnaître trois taxons : *Ceratotherium praecox* et *Diceros bicornis* deux espèces déjà connues dans le Plio-quatenaire d'Afrique ; par contre la pièce KT1.94.24 présente une association de caractères particuliers et peut être considérée provisoirement comme une nouvelle espèce du genre *Dicerorhinus* jusque là signalé que dans le Pléistocène supérieur de Tunisie (Arambourg, 1970).

### IV - LE MATERIEL

#### 1. KOLLE (KL)

**KL2.99.63** : arrière crâne ; **KL2.96.56** : fragment supérieur portant P<sup>2</sup>/-M<sup>3</sup>/ ; **KL2.96.47** : fragment supérieur portant P<sup>3</sup>/-M<sup>1</sup>/ ; **KL2.96.63** : P<sup>4</sup>/ gauche ; **KL2.96.32** : M<sup>3</sup>/ droite endommagée ; **KL20.98.007** : M<sup>3</sup>/ gauche endommagée ; **KL3.98.007** : fragment de mandibule portant P<sub>4</sub>-M<sub>2</sub>/ ; **KL11.96.01** : hémi-mandibule gauche et droite portant respectivement les racines P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> (sauf la M<sub>1</sub>) et M<sub>1</sub>-M<sub>3</sub> ; **KL11.98.016** : hémi-mandibule gauche portant P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>/ ; **KL5.99.029** : hémi-mandibule droite endommagée portant P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>/ ; **KLX.98.002a et b** : respectivement un fragment de mandibule portant P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>/ et une jugale supérieure ; **KL11.99.001A, B, C** : respectivement P<sup>3</sup>/, P<sup>4</sup> et M<sup>3</sup>/ appartenant probablement à un même individu.

#### 2. KORO-TORO (KT)

**KT8. 94.70** : M<sup>3</sup>/ droite ; **KT8.94.67** : M<sup>3</sup>/ gauche ; **KT8.94.72** : M<sup>3</sup>/ gauche ; **KT8.98.01** : M<sup>1</sup>/ gauche ; **KT13.96.339** : P<sup>4</sup>/ droite ; **KT13.96.488** : P<sup>3</sup>/ gauche ; **KT8.94.69** : P<sup>3</sup>/ gauche ; **KT8.94.66** : molaire inférieure ; **KT9.94.4** : P<sup>3</sup>/ gauche ; **KT12.95.24** : fragment de mandibule gauche portant la M<sub>3</sub> et la moitié de la M<sub>2</sub> ; **KT13.96.91** : fragment de mandibule porte les racines de P<sub>2</sub>, M<sub>2</sub> et la série P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub> ; **KT16.96.1** : fragment de mandibule gauche portant P<sub>3</sub>-M<sub>2</sub>/ ; **KT1.94.24** : mandibule portant la racine de P<sub>2</sub> et la série P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>.

## V – ETUDE DU MATERIEL

Les tableaux, les nomenclatures dentaires, les méthodes qualitatives et quantitatives utilisés dans ce mémoires sont présentés en annexe I, II, III et VI.

### 1 - Description et étude systématique du matériel de KL

#### Genre *CERATOTHERIUM* Gray, 1867

##### a - Le crâne

**KL2.99.63** (PLI, fig 1-2): C'est un arrière crâne fracturé en avant au niveau du frontal. Sa partie gauche a subi une déformation qui se traduit par un enfoncement du temporal sous la face ventrale. Il est caractérisé par une surface dorsale concave. Sur la face ventrale, les apophyses paraoccipales sont absentes. Le processus post-glénoïde droit entier est mince. Sa partie distale est inclinée vers l'avant. L'apophyse post-tympanique peu étendue ventralement n'est pas en contact avec l'apophyse post-glénoïde. Par ce caractère, cette disposition anatomique s'accorde avec celle signalée par Guérin (1987) sur le matériel de Laetoli et rapporté à *C. praecox*. L'arrière crâne est marquée par une crête nuchale très large avec en son milieu une encoche large, peu profonde et en forme de U très caractéristique. Elle est plus profonde et moins large chez *C. simum*. Ce crâne diffère de celui de *Diceros bicornis* qui se caractérise par un processus glénoïde plus robuste, un chignon étroit sans échancrure médiane et une fosse occipitale étroite.

Par l'ensemble de ses caractères, ce crâne doit être rapporté à l'espèce *Ceratotherium praecox* (Hooijer & Patterson, 1972)

##### b - Les dents jugales supérieures

###### *Les molaires et prémolaires isolées*

**KL2.96.63** (PLXIV, fig 3): est une P<sup>4</sup>/ gauche qui a perdue sa partie disto-vestibulaire. La vallée médiane est ouverte lingualement. A cette ouverture, figure un cingulum interne qui remonte vers le bord lingual de l'hypocône. Le protolophe avec son extrémité linguale légèrement plus élargie est incliné vers l'arrière au delà de la moitié de la dent. Sur la face mésiale, il existe un net étranglement du protocône ainsi qu'un cingulum bien marqué qui descend vers le bord interne. Le crochet est bien développé. La crista et l'anticrochet sont absents. La médifossette n'est pas fermée. Le pli du paracône est faible. La post-fossette est parfaitement isolée. Cette dernière est peu profonde.



**KL2.96.32** (PLXVI, fig 1): M<sup>3</sup>/ droite très endommagée, réduite à un fragment distal commence à peine à s'user et la couronne est haute. Elle présente : crista, crochet et anticrochet. La côte du paracône est bien marquée à la base.

**KL20.98.007** (PLXVI, fig 2): est une M<sup>3</sup>/ gauche robuste très endommagée. En vue occlusale, on peut observer une médifossette fermée, formée par la fusion du crochet et de la crista.

**KL11.99.001A.B.C.**(PLXIII, fig 1-3): il s'agit de trois dents isolées P<sup>3</sup>/, P<sup>4</sup>/ et M<sup>3</sup>/ qui appartiennent probablement au même individu.

P<sup>3</sup>/ a perdu sa face linguale. Le crochet est présent. Il n'y a pas de médifossette individualisée. Le pli du paracône est faible. L'ectolophe est légèrement ondulé en particulier au niveau du paracône.

P<sup>4</sup>/ est caractérisée par l'absence de la crista et de l'anticrochet, par la présence d'un crochet très développé et une médifossette non fermée. Le protolophe se prolonge vers l'arrière sur toute la longueur de la dent. Son extrémité linguale est très large. En raison de l'usure cette extrémité et celle du métalophe ont presque fusionné. L'ouverture de la vallée médiane linguale a quasiment disparu. Le protocône est muni d'un sillon interne bien marqué.

M<sup>3</sup>/ est très remarquable par sa grande taille et par sa robustesse. La face vestibulaire légèrement endommagée ne montre point la côte du paracône et le parastyle. Cette dent est fortement hypsodonte. La vallée médiane est largement ouverte lingualement et présente du ciment en abondance. L'extrémité linguale du protolophe s'étend vers l'arrière au delà de la moitié de la dent. Du côté mésial, l'étranglement du protocône est très net. Le cingulum mésial est très marqué. Au dessus de celui-ci, on observe une couche de ciment qui remplit l'étranglement protocônial. Dans la partie distale, figurent deux cingulums dont l'un est surmonté par un long tubercule collé à la couronne.

### ***Les dents jugales supérieures non isolées***

**KL2.96.47** (PLIII, fig 1): c'est un fragment de maxillaire gauche portant P<sup>3</sup>/-M<sup>1</sup>/. Les dents usées et dépourvues de leur face vestibulaire sont caractérisées par : un médisinus ouvert lingualement et dont l'entrée est en forme de V ; une inclinaison de l'extrémité linguale du protolophe vers l'arrière dépassant la moitié de la dent.

P<sup>3</sup>/ ne présente pas de constriction interne du protocône. Il y a un cingulum antérieur.

Sur la P<sup>4</sup>/, le protocône est muni d'un étranglement antérieur. Au dessus du cingulum mésial très marqué qui descend vers le côté interne, on peut remarquer la présence de ciment.

Un autre cingulum lingual est placé à l'entrée du médisinus. Ce dernier remonte sans être continu sur la face disto-linguale de l'hypocône. Le crochet est présent.

Sur la  $M^1/$ , en plus de l'étranglement protocônal mésial qui tend à disparaître en raison de l'usure, il existe une constriction linguale très bien marquée. Le cingulum antérieur est peu marqué. L'ouverture linguale du médisinus est partiellement couverte par du ciment. L'extrémité linguale du protolophe et celle du métalophe sont beaucoup plus larges que celles qui sont au contact de l'ectolophe. Le crochet est très robuste. La médifossette n'est pas fermée.

**KL2.96.56 (PLII, fig 1-2):** est un maxillaire droit portant la série  $P^2/-M^3/$ . Sur  $P^2/$  et  $P^3/$ , la post-fossette est parfaitement individualisée. Le crochet à peine marqué est réduit à un simple petit point. Le pli du paracône est net. Ces deux prémolaires ne présentent ni médifossette, ni constriction interne du protocône. Par contre sur la  $P^3/$  on note la présence d'un sillon protocônal au dessus du cingulum mésial qui tend à disparaître avec l'usure. La  $P^2/$  est dotée d'un vrai cingulum lingual très marqué et parfaitement continu qui remonte vers le bord postérieur de l'hypocône et vers le bord antérieur du protocône de la dent.

Sur la  $P^4/$ , on peut remarquer la présence de deux cingulums dont le mésial est situé très bas et le lingual peu marqué est placé à l'entrée de la vallée transversale. Ce dernier se prolonge jusqu'à atteindre la face distale où il devient un peu plus accentué. Le pli du paracône est très bien marqué. Le crochet est toujours présent. La médifossette est ouverte. Il existe une constriction protocônale interne très marquée par contre l'étranglement antérieur est à peine individualisé.

La  $M^1/$  très endommagée n'est représentée que par un fragment mésial formé par le protolophe. Celui-ci est recourbé vers l'arrière. Le sillon antérieur du protocône tend à s'effacer du fait de l'usure. Un cingulum mésial peu développé est présent ainsi que le crochet. La médifossette n'est pas fermée.

$M^2/$  est caractérisée par un robuste crochet qui isole une médifossette non fermée. L'ectolophe montre un profil transversal convexe à l'allure très ondulée. Le métalophe est très oblique. Le protocône est muni d'une forte constriction interne, par contre l'étranglement antérieur est très peu marqué. Le pli du paracône existe mais faible en vue occlusale. L'inclinaison de l'extrémité linguale du protolophe vers l'arrière dépasse la moitié de la dent.

$M^3/$  commence à peine à s'user. Il n'existe qu'un seul pli interne correspondant à un crochet. La crista et l'anticrochet sont absents. La côte du paracône est très marquée à la base.

### c - Les dents jugales inférieures

#### *Les jugales inférieures non isolées*

**KL3.98.007** (PLVIII, fig 1-3): Il s'agit d'un fragment de mandibule droit portant P/4 à la moitié M/2. Les dents sont fortement hypsodontes. Elles portent sur la face vestibulaire du lobe antérieur un cingulum peu accentué. Elles sont caractérisées par des vallées linguales en forme de V. La vallée postérieure de P/4 est profonde, l'antérieure est située très largement au dessus du collet. M/1 ne montre plus de vallée antérieure du fait de l'usure. La moitié mésiale de M/2 montre aussi une vallée interne en V.

**KL11.96.001** (PLIV, fig 1-4): ce sont deux hémi-mandibules appartenant probablement à un même individu. Celle du côté droit, fracturée en avant de M/1 et en arrière au niveau de la branche montante ne porte plus que la moitié de M/1-M/3. Du fait de l'usure, ces dents ne présentent plus de vallées linguales. L'hypolophide et le métalophide ne forment plus qu'un seul ensemble. Le schéma très caractéristique de la table d'usure des croissants est presque à angle droit. On note sur la face vestibulaire de M/2 et M/1 la présence d'un cingulum bien marqué.

L'hémi-mandibule gauche est presque complète, seuls manquent la symphyse, l'apophyse coronoïde et le condyle articulaire. Sur la face latérale, le foramen mentonnier est situé sous P/3. La branche montante est nettement inclinée vers l'arrière. Cette hémi-mandibule porte la série P/2-M/3. Ces dents à l'exception de M/2 ne sont plus représentées que par leur racine. La face linguale de M/2 est détruite. Un synclinal externe sépare son lobe antérieur du postérieur et ce dernier est muni d'un cingulum vestibulaire bien marqué. Cette dent est hypsodonte.

**Rapports, différences et affinités :** les dents jugales supérieures de Kollé correspondent par leurs traits morphologiques à la définition du genre *Ceratherium* dont :

- *Ceratherium praecox* (Hooijer et Patterson, 1972) est l'espèce primitive connue en Afrique sur des sites dont l'âge est estimé entre environ 7-3 Ma (Harrisson & Backer, 1997).

- *Ceratherium simum mauritanicum* Pomel, 1895 et *Ceratherium simum germanoaffricanum* Hilzheimer, 1925, deux sous espèces fossiles plus dérivées, respectivement représentées au Pléistocène moyen et supérieur d'Afrique du Nord et dans le Pléistocène inférieur d'Afrique australe et surtout orientale (Guérin, 1985 a).

Les deux sous espèces fossiles du Pléistocène sont caractérisées par un pli du paracône faible, un profil de l'ectolophe plus plat et plus régulier, une constriction ou étranglement du protocône faible (quand elle existe) ou nul, l'absence ou faible trace de cingulum interne. Le

matériel tchadien ne présente pas ces particularités anatomiques et s'en distingue par certains caractères clairement moins dérivés. En effet, les caractères que partagent les fossiles de Kollé : dents relativement hypsodontes, protocône muni d'une forte constriction, médifossette non fermée sur les molaires et parfois même absente sur les prémolaires (P<sup>3</sup>/ et P<sup>2</sup>/) semblent bien répondre aux caractères type de l'espèce primitive de *Ceratotherium praecox* (Guérin, 1988, 1994). D'ailleurs ces spécimens avec un pli paracône bien marqué, un vrai cingulum interne (continu sur P<sup>2</sup>/), l'entrée linguale du médisinus en forme de V, l'absence de la crista, s'accordent bien avec les caractères du matériel de Langebaanweg (Afrique du sud) décrit par Hooijer (1972) et rapporté à l'espèce *Ceratotherium praecox*. D'autre part, ils sont aussi morphologiquement identiques (inclinaison de l'extrémité linguale du protolophe vers l'arrière dépassant la moitié de la dent) et biométriquement proches (cf tableau 3) du matériel de Lothagam (Kenya) rapporté à la même espèce (Hooijer et Patterson, 1972).

Les dents jugales inférieures avec des vallées internes en forme de V étroit dont l'ouverture de la vallée mésiale se situe plus au dessus du collet que celle de la vallée distale, le synclinal externe large et peu profond, le schéma de la table d'usure des croissants presque à angle droit, correspondent aussi morphologiquement aux caractères de *Ceratotherium* (Guérin, 1980, 1994). Mais si certains traits morphologiques des dents jugales supérieures permettent bien de distinguer l'espèce primitive des taxons plus dérivés, d'énormes difficultés subsistent avec les jugales inférieures. Celles-ci sont d'une monotonie morphologique désolante chez les différentes espèces. La plupart des auteurs s'accordent même à reconnaître qu'il est délicat voir impossible de déterminer le rang des dents isolées et donc bien difficiles d'arriver à un résultat particulièrement fiable. Il existe néanmoins quelques différences. Chez les espèces dérivées, les prémolaires inférieures sont plus longues et plus hypsodontes, et les molaires plus larges que celles de *Ceratotherium praecox*. Là encore la validité est fonction de l'état de conservation et du degré d'usure de la dent. Par contre, la présence fréquente des cingulums sur ces spécimens tchadiens plaident en faveur de leurs appartenances à l'espèce primitive. De même les mensurations sont significativement proches et comparables avec celles de *C. praecox* (cf tableau 4).

Les spécimens de KL, ne montrent à notre connaissance aucune différence essentielle avec l'espèce primitive de *Ceratotherium*. et nous rapportons donc toutes les pièces de KL à l'espèce *Ceratotherium praecox*.

## Genre *DICEROS* Gray, 1821

**KL11.98.016** (PLIX, IX a, fig 1-3): c'est une héli-mandibule gauche fracturée en avant de P/3 et en arrière au niveau de la branche montante. Elle est robuste et la branche horizontale très haute. L'extrémité postérieure de la symphyse est située très en arrière au niveau du lobe antérieur de P/4. Le foramen mentonnier est situé sous la P/3. Cette héli-mandibule possède la série P/3-M/3. Les dents sont relativement brachyodontes. Elles sont caractérisées par des vallées internes en forme de V. L'ouverture de la vallée distale est plus proche du collet que celle de la vallée mésiale. Du fait de l'usure, il y a fusion de l'hypolophide et du métalophide sur toutes les dents.

M/3 légèrement abîmée en son milieu est munie d'un cingulum lingual très développé qui ferme entièrement l'entrée de la vallée postérieure.

Sur la face vestibulaire de M/2, une abondante couche de ciment remplit le synclinal externe jusqu'à la mi hauteur de la dent.

M/1, du fait probablement de l'usure ne présente point de vallée antérieure interne et la postérieure tend à s'effacer.

Les prémolaires sont morphologiquement similaires aux molaires sauf que les vallées interne deviennent plus serrées et plus étroites. Le lobe antérieur de P/3 est muni d'un cingulum externe peu marqué. Sur la face vestibulaire de P/4, on observe la présence du ciment.

**KLX.98.002 a et b** (PLX, fig 1-3): **a** est un fragment de mandibule portant P/3-M/3. La M/3 est très endommagée. Comme les précédentes, les jugales inférieures présentent à peu près les mêmes caractères morphologiques et le même schéma de la table d'usure : brachyodontie, vallées interne en V dont l'expression est de moins en moins marquée vers l'avant de la rangée dentaire ; fusion de la table d'usure entre l'hypolophide et le métalophide. Cependant, elles ne présentent pas de cingulum, ni de ciment. La face de contact entre les dents est aplatie. M/1, P/4 et P/3 n'ont plus de vallées antérieures en raison de l'usure.

**b** est une molaire supérieure réduite à un fragment distal. Elle est caractérisée par la présence d'une crista peu marquée, d'un crochet épais. L'anticrochet est absent. La médifossette n'est pas fermée. Le médisinus est plus profond que la post-fossette, caractère qu'on retrouve chez *D. bicornis*.

**KL5.99. 029** (PLXI, fig 1-3):c'est une hémi-mandibule très endommagée portant la série P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>. Les dents sont brachyodontes. Leur face linguale est très abîmée. Seules M<sub>3</sub> et M<sub>2</sub> montrent des vallées internes postérieures en forme de V. Sur la face vestibulaire des dents se trouve un cingulum peu marqué, formé par un alignement de petits tubercules.

**Affinités** : il existe une ressemblance morphologique entre la dentition inférieure du genre *Ceratotherium* et *Diceros* en ce qui concerne la forme en V des vallées, le synclinal externe large et peu profond. D'autres caractères permettent par contre d'éviter les confusions. Ces spécimens caractérisés par l'absence d'angle droit sur la table d'usure des lophides, par une ouverture de vallée mésiale située très nettement au dessus du collet que celle de la vallée distale, excluent leur appartenance à *Ceratotherium*. Leur couronne relativement moins haute (brachyodonte), leur aspect robuste, forment un ensemble de caractères du même type que ceux du genre *Diceros* (Guérin, 1985 a, 1987). L'espèce *Diceros bicornis* est représentée en Afrique à l'état fossile depuis environs 4-3.6 Ma (Harris, 1983 ; Guérin, 1985 a). Le matériel fossile très fragmentaire et très rare n'a malheureusement pas permis aux auteurs de donner une description détaillée. D'ailleurs, pour cette raison, les fossiles n'ont jamais été différenciés subséparément (Guérin, 1985 a). Toutefois, la présence du cingulum sur les spécimens du Tchad les rapprochent plus des formes fossiles que des formes actuelles. Par ailleurs, leurs mensurations sont proches de celles du fossile de Laetoli rapporté par Guérin (1987) à l'espèce *D. bicornis* (cf tableau 5). De même la longueur des P<sub>4</sub> (41 mm) du Tchad est proche de celle de la seule P<sub>4</sub> (44 mm) de Langebaanweg rapportée par Hooijer (1972) à cette même espèce.

Par contre la hauteur du corps de la branche horizontale de KL11.98.016 prise sous les dents jugales est supérieure à celle de *D. bicornis*. Elle passe de 113 mm sous la M<sub>1</sub> et à 118 mm sous la M<sub>3</sub> alors que chez *D. bicornis*, celle-ci est de 78 mm sous M<sub>1</sub> et 85 mm sous M<sub>3</sub> (Guérin, 1966). Ces valeurs sont proches de celles de *Ceratotherium* mais l'extrémité postérieure de la symphyse de ce spécimen située plus en arrière au niveau du lobe antérieur de P<sub>4</sub> exclue son attribution à *Ceratotherium*. Chez ce dernier cette extrémité est plus avancée (milieu de P<sub>3</sub>). Cette différence pourrait traduire l'existence d'un nouveau taxon et la forme du Tchad avec sa mâchoire inférieure plus grande et plus robuste que celle que des rhinocéros noirs africains appartient peut être à une nouvelle espèce ou sous espèce.

En raison des incertitudes liées à l'insuffisance du matériel permettant une comparaison détaillée, nous rapportons les fossiles tchadiens provisoirement à l'espèce *D. cf bicornis* fossile et ceci sur la base de la morphologie dentaire et de la position du bord postérieur de la symphyse.

## 2 - Description et étude systématique du matériel de KT

### Genre *CERATOTHERIUM* Gray, 1867

#### a .Les dents jugales supérieures isolées

##### *Les prémolaires*

**KT9.94.4** (PLXV, fig 3): est une P<sup>3/</sup> gauche fortement usée dont la vallée médiane est fermée du côté lingual. L'extrémité linguale du protolophe est plus large que celle du métalophe. Le pli du paracône existe. La surface occlusale de l'émail présente une allure très ondulée en particulier au niveau du pli du paracône. Il y a un très faible étranglement interne de l'hypocône qui tend à disparaître avec l'usure. La médifossette parfaitement circulaire est formée par la fusion d'une double crista. Le crochet très réduit ne se présente que sous forme d'une petite amorce. La post-fossette est aussi profonde que la vallée médiane.

**KT8.94.69** (PLXV, fig 4): est une P<sup>3/</sup> gauche usée, dépourvue de sa partie disto-linguale. Le crochet et la crista sont présents. La médifossette n'est pas fermée. Le pli du paracône est faiblement marqué. Le protolophe est incliné vers l'arrière. L'ectolophe est marqué par une allure ondulée. La vallée médiane est fermée du côté lingual. La post-fossette est aussi profonde que le médisinus.

**KT13.96.488** (PLXV, fig 5): est une P<sup>3/</sup> gauche endommagée où le protolophe et une bonne partie de l'ectolophe sont absents. Elle est caractérisée par la présence d'un crochet épais, une crista, une médifossette ouverte. Le métalophe est placé obliquement.

**KT13.96.339** (PLXV, fig 2): est une P<sup>4/</sup> droite usée de très grande taille. Le protolophe du côté mésial et le métalophe du côté distal manquent. La face labiale est marquée par la présence d'un cingulum très réduit près du collet. La crista est bifide. La médifossette est fermée. La surface occlusale de l'émail est légèrement chagrinée. L'ectolophe est plat est presque régulier.

##### *Les molaires*

**KT8.98.001** (PLXV, fig 1): est une M<sup>1/</sup> gauche fortement usée. Elle est munie d'une double crista qui isole une médifossette parfaitement circulaire. Elle ne présente ni anticrochet, ni crochet. Le protocône est fortement étranglé par un sillon interne et un sillon antérieur. Le protolophe se prolonge vers l'arrière sur toute la longueur de la dent. L'hypocône est munie d'une construction interne qui tend à disparaître avec l'usure. Dans la

vallée médiane, il y a une faible couche de ciment. Le cingulum antérieur est très réduit. L'ectolophe montre un profil convexe et ondulé. Le métalophe est très oblique. La post-fossette est aussi profonde que le médisinus.

**KT8.94.70** (PLXVI, fig 4) et **KT8.94.72** (PLXVI, fig 3) : sont respectivement une M<sup>3</sup>/ droite et une M<sup>3</sup>/ gauche usées. Elles présentent à peu près les mêmes caractères morphologiques. Les formations de plis internes sont bien développées : crista et crochet fusionnent pour isoler une médifossette circulaire bien marquée. Elles sont munies d'un cingulum mésial au dessus duquel, on observe un fort étranglement du protocône. L'extrémité linguale du protolophe s'étend vers l'arrière au delà de la médifossette. La côte du paracône est faiblement marquée. Il existe cependant quelques différences : sur KT8.94.70, la vallée médiane reste largement ouverte lingualement et il y a du ciment en abondance dans cette vallée. Elle est munie des deux tubercules situés près du collet ainsi qu'un cingulum interne placé à l'entrée du médisinus. Par contre chez KT8.94.72, la vallée médiane est fermée du côté lingual par un cingulum réduit à un simple tubercule. Le ciment est absent dans la vallée par contre il peut être observé du ciment dans la post-fossette. Il n'y a qu'un seul tubercule distal placé presque au sommet de la couronne.

**KT8.94.67** (PLXV, fig 6): contrairement aux précédentes, cette M<sup>3</sup>/ gauche est moyennement usée. Elle est fortement hypsodonte (hauteur = 80.9 mm). Elle se caractérise par un robuste cingulum mésial qui descend du côté labial vers le côté lingual et s'étalant ainsi sur toute la longueur du protolophe. L'étranglement du protocône est très marqué au dessus du cingulum antérieur. Sur la face distale s'est développé un long tubercule isolé près du collet. Le médisinus reste largement ouvert lingualement et du ciment peut être observé dans cette vallée. L'inclinaison vers l'arrière de l'extrémité linguale du protolophe ne dépasse pas la moitié de la médifossette ; près du collet cette même extrémité atteint l'arrière de la médifossette. La côte du paracône est bien marquée. L'anticrochet est absent et la crista est à peine marquée. Le crochet très développé, isole une parfaite médifossette fermée. Les faces linguale et labiale convergent verticalement entraînant une nette diminution de la longueur au sommet de la couronne (63.4 mm à la base contre 35.5 mm au sommet).



## **b - Description des dents jugales inférieures**

### ***Dent isolée***

**KT8.94.66** (PLXIV, fig 1-2): cette dent a perdu une bonne partie du lobe antérieur. Le synclinal externe sépare très nettement le lobe antérieur du postérieur. La partie restante du lobe antérieur est marquée par la présence d'un cingulum lingual bien développé. La vallée interne postérieure est complètement remplie par une énorme couche de ciment. L'entrée linguale de cette vallée est fermée par un cingulum transformé en un long tubercule. Ce dernier est soudé à la couche de ciment remplissant cette vallée. On note sur la face vestibulaire la présence d'un cingulum.

### ***Les dents jugales inférieures non isolées***

**KT13.96.91** (PLV, fig 1-3): Il s'agit d'une hémi-mandibule droite fracturée en arrière de la  $M/2$ . La symphyse est très courte en avant de  $P/2$ . Sur la face latérale, existe un foramen mentonnier situé dans l'intervalle  $P/2$ - $P/3$ . L'extrémité postérieure de la symphyse est située au niveau de l'intervalle  $P/3$ - $P/4$ . Cette hémi-mandibule porte les racines de  $P/2$  et de  $M/2$ , la série  $P/3$ - $M/1$ . Les dents sont hypsodontes. Les faces linguales ont été érodées, néanmoins, on remarque très nettement la forme en V des vallées. Une différence d'ouverture est observable sur  $P/4$  entre les deux vallées, l'antérieure étant élevée ainsi qu'un cingulum longitudinal peu marqué sur la face vestibulaire du lobe postérieur. La face vestibulaire de  $M/1$  est marquée par la présence d'un cingulum discontinu, formé par un alignement successif de petits tubercules.

**KT16.96.1** (PLVI, fig 1-3): c'est un fragment de mandibule gauche comprenant la série dentaire  $P/3$ - $M/2$ . Comme les précédentes, les dents sont fortement hypsodontes. Elles ne diffèrent d'elles par aucun caractère essentiel. Notons que le cingulum vestibulaire est situé sur le lobe postérieur chez  $P/3$  alors qu'il est sur le lobe antérieur chez les autres.

**KT12.95.24** (PLVII, fig 1-3): c'est un fragment de mandibule sur le quel il ne reste que la moitié de  $M/2$  et la  $M/3$ . Les dents sont à couronne haute (hypsodonte) malgré l'usure très prononcée. La face vestibulaire de  $M/3$  est recouverte par du ciment qui bouche le synclinal externe jusqu'à la mi hauteur de la dent. Sur le lobe antérieur de cette même dent figure un cingulum longitudinal peu marqué. Sa vallée postérieure est complètement recouverte par du ciment. Par contre la vallée antérieure est très profonde et en forme de V étroit. La  $M/2$ , représentée par le fragment distal montre une vallée interne dont le profil en V s'ouvre très légèrement au dessus du collet.

**Affinités :** les caractéristiques des dents jugales supérieures du matériel de KT ne peuvent laisser aucun doute quant à leur attribution au genre *Ceratotherium*.

On pourrait rapprocher KT8.94.67 de *Ceratotherium simum mauritanicum*. C'est une pièce qui par sa morphologie (robuste cingulum antérieur, fermeture de la médifossette, large ouverture linguale du médisinus) rappelle les caractères énumérés sur les fossiles issus des formations du Maroc et qui furent rapportés par Arambourg (1970) à cette sous espèce. Mais la conservation des caractères archaïques tels que la côte du paracône bien marquée, la forte constriction du paracône excluent l'attribution de ce dernier à la sous espèce. Par ailleurs, sur la base de l'inclinaison de l'extrémité linguale du protolophe près du collet vers l'arrière au delà de la médifossette, le spécimen HO27'9 issu de Hahwa (N'kondo/Warwire) a été rapporté par Guérin (1994) à l'espèce *C. praecox*. Ce caractère distinctif se retrouve sur KT8.94.67.

D'autres part, KT8.94.70 et KT8.9472 ne peuvent être rapportés ni à *C. simum germanoafricanum*, ni à *C. simum mauritanicum*. Les deux sous espèces caractérisées par le métalophe et le protolophe moins inclinés vers l'arrière à leur extrémité linguale (Guérin, 1985 a) sont à écarter. Les caractères partagés par ces spécimens : forte extension de l'extrémité linguale du protolophe vers l'arrière dépassant la médifossette, un net étranglement protocônal forment un ensemble de caractères de l'espèce *C. praecox*. De même ils sont morphologiquement (médifossette parfaitement fermée) similaires et biométriquement (Cf tableau 3) comparables au matériel de Laetoli Guérin (1987).

Les prémolaires de KT, elles aussi différent des formes évoluées par la conservation de caractères plésiomorphes notamment, profil ondulé de l'ectolophe, présence de la médifossette.

Les dents jugales inférieures répondent elles aussi par leurs caractères à ceux du *Ceratotherium* : vallées internes en V aigu avec une importante différence de niveau entre les deux vallées, la table d'usure presque à angle droit. Elles semblent très proches par leurs dimensions (cf tableau 4) de celles de Laetoli (Guérin, 1987).

Les différences mineures observables sur ce matériel sont liées, soit au degré d'usure de la dent, soit témoignent de différence d'âge individuel.

Ainsi donc sur la base des caractères morphologiques et biométriques, nous les rapportons à l'espèce *Ceratotherium praecox*.

## Genre DICERORHINUS Gloger, 1841

**KT1.94.24** (PLXII, XII a, fig 1-3): il s'agit d'une mandibule dont le côté droit, brisé en arrière au niveau du lobe antérieur de  $P/3$ , porte la racine de  $P/2$ . La moitié gauche est complète et il ne manque que le condyle articulaire et l'apophyse coronoïde. La symphyse est longue : la distance de  $P/2$  au bord antérieur de la symphyse est égale à 78 mm contre 38 mm de *D. bicornis* (Guérin, 1966). Elle est légèrement élargie vers l'avant (54.5 mm). La face latérale, est marquée par la présence de deux petits foramens en avant de  $P/2$ . La face ventrale du bord antérieur de la symphyse est caractérisée par la présence d'une crête dirigée vers le bas. L'extrémité postérieure de la symphyse est située au niveau du milieu de  $P/2$ . Postérieur à la  $M/3$ , on remarque la présence d'un sillon bien marqué vers le bord interne de la branche horizontale qui remonte légèrement vers le bord antérieur de la branche montante. La branche montante commence à s'élever à partir d'une certaine distance de la  $M/3$ .

Cette hémi-mandibule porte la racine de  $P/2$  et la série  $P/3$ - $M/3$ . Les dents sont très brachyodontes. Elle ne présentent pas de cingulum à l'exception de la  $M/3$ , où l'on note la présence d'un cingulum distal peu accentué. Sur la face linguale des dents s'ouvrent des vallées dont l'expression s'accroît vers l'arrière de la rangée dentaire. L'ouverture de la vallée antérieure se situe toujours légèrement au dessus de celle de la postérieure.

$M/3$  est caractérisée par une vallée interne postérieure en forme de U et celle de l'antérieure est en forme de V large.  $M/2$  et  $M/1$  se caractérisent par des vallées postérieures en V large uniquement. La vallée antérieure de  $M/2$  est réduite et superficielle (peu profonde). Celle de  $M/1$  a totalement disparu probablement en raison de l'usure responsable de la fusion de l'hypolophide et du métalophide. Les prémolaires relativement plus petites que les molaires présentent les mêmes caractères c'est à dire des vallées en forme de V.

**Affinités** : ce spécimen présente une association de traits morphologiques différents de ceux de *Ceratotherium* et de *Diceros*. Cette mandibule diffère nettement de celle *C. praecox* et de *D. bicornis* qui sont plus massives et dont la symphyse est courte. La mandibule de KT se différencie par des dents plus brachyodontes, par la vallée interne postérieure de  $M/3$  en forme de U alors que celle-ci est généralement en V chez *C. praecox* et *D. bicornis*. Cette mandibule ne peut non plus être rapportée à l'espèce *Paradiceros mukirii* (Hooijer, 1968). Chez ce dernier, la distance  $P/2$ -extrémité antérieure de la symphyse est plus courte (20 mm contre 78 mm de KT1.94.24). De plus elle présente en avant de  $P/2$  une très forte constriction (Hooijer, 1968) caractère qu'on ne retrouve pas sur le fossile tchadien.

Cette mandibule rappelle par l'ensemble de ses caractères celle du genre *Dicerorhinus*. Il s'agit notamment :

- la forme générale gracile ;
- le bord ventral de la branche horizontale faiblement arqué alors qu'il est fortement courbé chez *Ceratotherium simum* et *Diceros bicornis* ;
- le bord antérieur de la branche montante qui s'élève obliquement vers l'arrière décrivant une courbe à grande rayon de courbure alors que celui-ci s'élève rapidement après  $M/3$  chez *Ceratotherium* et *Diceros* . Chez *D. douariensis*, elle s'élève immédiatement après la  $M/3$
- la symphyse dont l'extrémité postérieure est située plus en avant au niveau du lobe antérieur de  $P/2$  alors que cette extrémité est située plus en arrière au milieu de  $P/3$  à l'intervalle  $P/3$ - $P/4$  chez *D. bicornis* et à l'intervalle  $P/2$ - $P/3$  au milieu de  $P/3$  chez *C. simum* (Guérin, 1980).

Arambourg (1970) avait rapporté un fragment de mandibule comprenant les deux dernières molaires et une dent isolée ( $M/2$  ou  $M/3$ ) provenant du pléistocène supérieur du Tunisie à l'espèce *Dicerorhinus africanus*. D'après l'auteur qui ne base uniquement son raisonnement que sur les dimensions, cette forme s'apparente aux formes du Villafranchien d'Europe, notamment *Dicerorhinus etruscus* et *Dicerorhinus leptorhinus* ainsi qu'à l'espèce actuelle *Dicerorhinus sumatrensis*. Quant on compare les mensurations (longueurs et largeurs), celles des dents du fossile tchadien sont très proches de celles du matériel tunisien mais elles sont moins hypsodontes (cf tableau ci-dessous), mais les dimensions sont susceptibles de beaucoup de variations. L'état fragmentaire et le petit nombre de spécimens ne permettent malheureusement pas une comparaison plus détaillée.

Mensurations (mm) de  $M/3$  et de  $M/2$  de KT1.94.24 comparées avec le matériel tunisien attribué à *Dicerorhinus africanus* et avec celle de *Dicerorhinus sumatrensis* (Arambourg, 1970)

		KT1.94.24	<i>D.africanus</i>	<i>D.sumatrensis</i>
	Longueur $M/3$ - $M/2$	93	91	
$M/3$	Longueur	46.5	46	44
	largeur	27.8	27	28
$M/2$	Longueur	44.5	44	44
	largeur	27.5	29	26

Mensurations (mm) de la hauteur de M/2 de KT1.94.24 comparée à celle de *D.africanus* et à celle de *D.etruscus* (Arambourg, 1970)

		KT1.94.24	<i>D. africanus</i>	<i>D. etruscus</i>
M/1	Hauteur (1 <sup>er</sup> lobe)	22.5	40	40
	Hauteur (2 <sup>e</sup> lobe)	21.5	32	38

La forme tchadienne se rapproche de l'espèce *D. etruscus*, par la longueur totale de la mandibule (487 mm contre 470-509 mm chez *D. etruscus*) et aussi par la longueur totale de la rangée dentaire (205 mm contre 210 mm chez *D. etruscus*). En revanche les dents sont fortement plus hypsodontes que celles du Tchad (cf tableau ci-dessus). Par ailleurs, cette mandibule diffère par l'élargissement maximal de la symphyse légèrement en arrière du bord antérieur alors que chez *D. etruscus*, la largeur maximale se situe au niveau du bord antérieur (Guérin, 1980). Elle se différencie également par la hauteur du corps sous les jugales de la branche horizontale. Elle passe de 90 mm sous M/3 et à 84.5 mm sous M/1 alors que chez *D. etruscus*, celle-ci est de 44-53 mm sous M/3 et 41-52 mm sous M/1 (Guérin, 1972).

Par l'ensemble de ses caractères, la mandibule de KT peut être rapportée provisoirement à une nouvelle espèce de Rhinocerotidés : cf *Dicerorhinus* n. sp

### 3 - Etude comparative des sites KL et KT

Cette comparaison n'a pas pour but de donner un âge mais elle permet de situer les sites les uns par rapport aux autres en fonction du degré évolutif de leur faune respective.

A l'exception de KT1.94.24 qui représente probablement une nouvelle espèce, les autres pièces tchadiennes s'identifient aisément par leurs caractères morphologiques distinctifs à l'un ou l'autre des deux rhinocéros fossiles habituellement représentés dans le Plio-quadernaire d'Afrique. Il s'agit des espèces *Caratherium praecox* et de *Diceros bicornis*.

Les spécimens se distinguent facilement par leurs dents jugales l'hypsodontes pour le premier et plus brachyodontes pour le second.

Rappelons que si les caractères distinctifs au cours de l'évolution sont plus ou moins faciles à lire sur la dentition supérieure, ils restent au contraire problématiques et difficiles à appréhender pour les jugales inférieures.

Pour l'espèce *Diceros bicornis* nous ne disposons que de fragment de mandibule, c'est pourquoi il est très difficile d'apprécier au vue des seules dents inférieures leur degré évolutif. Néanmoins, d'après Guérin (1985 a), au cours de l'évolution, l'extrémité postérieure de la symphyse a tendance à migrer plus vers l'avant. Ainsi donc le spécimen de KL avec l'extrémité postérieure de la symphyse très en arrière semble indiquer une forme primitive.

Par contre, pour *Ceratotherium praecox* qui est représenté sur les deux sites (KL et KT) par la denture supérieure et inférieure, il est possible et important de préciser le degré évolutif respectif. S'il est en effet vrai que la denture supérieure de KL et celle de KT montrent certaines analogies tels que : constriction du protocône, présence du cingulum et du crochet...qui ont permis de les identifier et de les rapporter à la même espèce, elles diffèrent néanmoins par certains caractères. En effet, les spécimens de KL se différencient entre autres par : absence de la crista, la médifossette non fermée, protolophe incliné vers l'arrière à leur extrémité linguale dépassant la moitié de la dent, ectolophe convexe est très ondulé, surface de la muraille externe des dents à côtes saillantes et particulièrement le style du paracône bien marqué, et des dents moins hypsodontes (cf tableau ci-dessous). Tous ces caractères semblent militer en faveur d'une forme moins dérivée et donc plus primitive.

		KT.96.448	KL.94.56			KT8.94.69	KL2.94.56	KT13.96.33
								9
P <sup>3</sup> /	Hauteur (mm)	53	41	P <sup>4</sup> /	Hauteur (mm)	55	41	59

D'après Guérin (1988), l'évolution s'exprime par une augmentation de la taille et par une tendance à acquérir une crista avec corrélativement une fermeture de la médifossette. Ainsi donc la forme de KT avec des dents légèrement plus hypsodontes (cf tableau ci dessus), une crista bien développée qui isole par fusion avec le crochet une médifossette parfaitement fermée ( sur les molaires) répond bien à cette définition et par conséquent montre une tendance évolutive plus dérivée. Par ailleurs, il est important de faire remarquer que ces spécimens conservent des caractères plésiomorphes (constriction du protocône, ectolophe ondulé, pli du paracône) qui les distinguent nettement et les écartent des deux sous espèces fossiles *C.simum germanoaffricanum* et *C.simum mauritanicum*.

Bien que réunissant tous les deux (KL et KT) l'ensemble des caractères de l'espèces *Ceratotherium praecox*, il résulte de cette comparaison que les rhinocéros de KT présentent avec ceux de KL quelques différences permettant de dire que les fossiles de KT sont plus dérivés que ceux de KL. Seule l'étude exhaustive de l'ensemble du matériel tchadien permettra de préciser la valeur taxonomique (nouvelle espèce, nouvelle sous espèce) de ces différences.

## VI - POSITION DES RHINOCEROS TCHADIENS AU SEIN DE LA FAMILLE : ANALYSE CLADISTIQUE

L'objectif de cette analyse n'a pas pour but de résoudre les problèmes de relations phylogéniques de la famille des Rhinocerotidés mais elle cherche à mettre en évidence les affinités des fossiles tchadiens aux caractères très particuliers et de vérifier leur position au sein de cette famille.

Les caractères pris en compte dans cette analyse sont ceux, qui sont les mieux représentés sur le matériel tchadien. Pour les autres taxons, nous avons retenus les caractères décrits dans les travaux de Hooijer (1972, 1968), Harris (1983) et Guérin (1980, 1994).

Vingt caractères (voir Annexe V) et douze taxons ont été retenus. Nous avons choisi pour enracer le cladogramme deux ancêtres hypothétiques où tous les caractères sont supposés plésiomorphes et codés "0". Certains caractères sont codés en binaires (0 et 1) tandis que d'autres sont à états multiples. Tous les caractères sont additifs; l'absence d'information est notée par un point d'interrogation "?".

### Résultats et discussion

Le logiciel Hennig.86 a généré cinq arbres également parcimonieux ayant, chacun une longueur de 48 pas, un Indice de Cohérence (I.C) de 0.64 et un Indice de Rétention (I.R) de 0.71. L'indice de cohérence permet d'estimer la solidité de l'arbre par la quantité de synapomorphies : plus cet indice est proche de 1, moins l'arbre comporte d'homoplasie. L'indice de rétention de 1 exprime l'absence d'homoplasie (Darlu et Tassy, 1993). Ainsi, il en résulte que les caractères 4, 10, 12, 18, 19 sont non homoplastiques. L'indice de cohérence de 1 peut être aussi indicateur d'autapomorphie : cas des caractères 8 et 9. Par contre les caractères 13, 14, 16 sont très homoplastiques pour tous les arbres avec un indice de cohérence de 0.

La pondération successive (successive weighing) nous a redonné les même cinq arbres. Cette option basée sur le produit I.C \* I.R permet de minimiser le poids des caractères homoplastiques et de retenir parmi les arbres parcimonieux, celui (ceux) qui donne(nt) le moins de poids aux caractères (Darlu et Tassy, 1993). En revanche la commande "nelson" ne retient que les composantes communes à tous les arbres et nous a donné un seul arbre dit "arbre consensus".

La topologie des cinq arbres est presque identique en tout point hors mis les nœuds 6-9 au niveau des quels nous notons une instabilité. Nous avons choisi pour notre discussion l'arbre consensus, puis les arbres 1 et 2.

On observe que *Dicerorhinus* de KT et *D. etruscus* gardent sur tous les arbres une position stable et forment un clade qui persiste sur le consensus strict. Ce qui laisse présumer d' une

éventuelle affinité morphologique entre ces deux taxons. Ceci conforte notre version de rapprochement provisoire de ce fossile tchadien au genre *Dicerorhinus*. La découverte future d'autres restes permettrons de mieux préciser sa position systématique. Il en est de même de *Diceros* de KL et *D. bicornis* qui restent rattachés et apparaissant toujours ensemble. Ils forment le groupe frère au clade établi par l'ensemble de taxons de *Ceratotherium*. Le cladogramme montre que le clade *Diceros* de KT-*D. bicornis* constitue un stock ancestral menant vers les autres rhinocerotidés dérivés. Ce résultat semble parfaitement en accord avec l'hypothèse selon laquelle *Ceratotherium* dériverait de *Diceros* (Harris, 1983).

#### Transformations des caractères au niveau des nœuds des arbres.

Les chiffres entre parenthèse correspondent aux états de transformations, et ceux placés devant la parenthèse correspondent aux caractères transformés. Les caractères ambiguës sont indiqués par la présence de deux chiffres entre parenthèse. Le symbole \* signifie que l'état de ce caractère est réalisé précédemment dans un des nœuds et il pourrait s'agir d'une convergence ou du parallélisme. La réversion est indiquée par un chiffre en « gras-italique ».

#### Arbre 1

Nœud 1 : 0(0.1) ; 2(0.1) ; 6(1) ; 7(1) ; 15(1) ; 17(1)  
 Nœud 2 : 1(0.1) ; 5(1) ; \*6(2) ; \*7(2)  
 Nœud 3 : 1(0) ; 3(1) ; 4(0.1) ; 5(0) ; 6(1) ; 7(1) ; 8(1) ; 19(0.1)  
 Nœud 4 : 4(1) ; 9(1) ; 19(1)  
 Nœud 5 : 6(0) ; 14(0.1) ; 15(0.1)  
 Nœud 6 : 2(1) ; 8(2) ; 10(1) ; 11(2) ; 14(0) ; 15(1)  
 Nœud 7 : 0 (2) ; 1 (1) ; *17 (0)*  
 Nœud 8 : 0(0.1) ; \*1(0) ; 2(1.2) ; 8(3) ; 9(1.2) ; \*17(1)  
 Nœud 9 : 13(1)

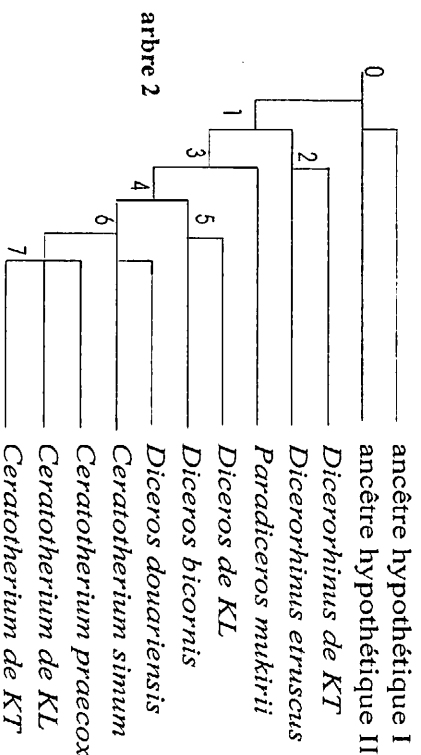
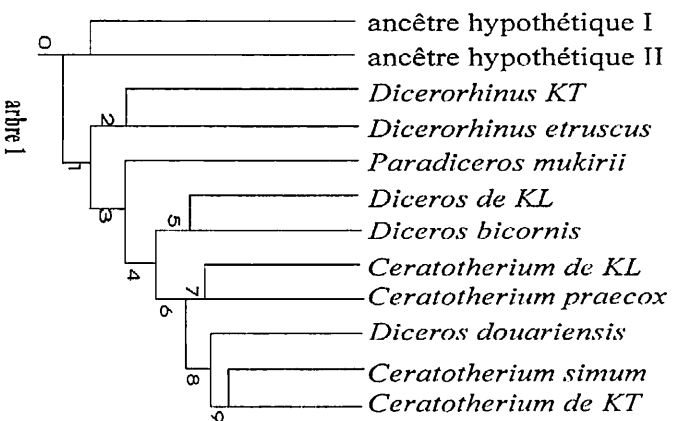
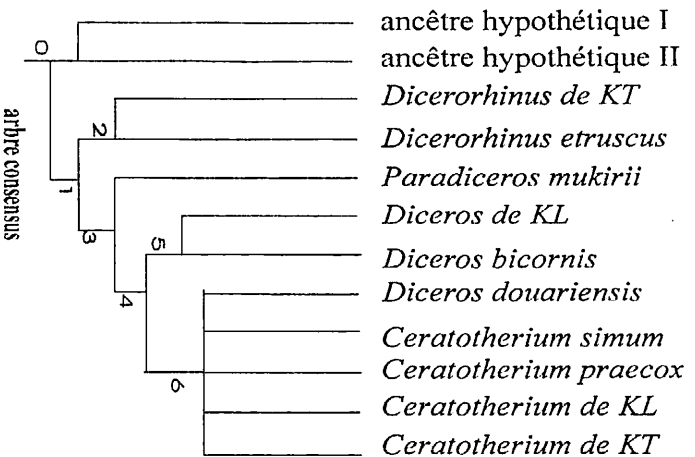
#### Arbre 2

Nœud 1 : 0(0.1) ; 2(0.1) ; 6(1) ; 7(1) ; 15(1) ; 17(1)  
 Nœud 2 : 1(0.1) ; 5(1) ; 6(2) ; 7(2)  
 Nœud 3 : 1(0) ; 3(1) ; 4(0.1) ; 5(0) ; \*6(1) ; \*7(1) ; 8(1) ; 19(0.1)  
 Nœud 4 : 4(1) ; 9(1) ; 19(1)  
 Nœud 5 : 14(0.1) ; 15(0.1)  
 Nœud 6 : 2(1) ; 6(1) ; 8(2) ; 10(1) ; 11(1.2) ; 14(0) ; 15(1)  
 Nœud 7 : 0(2) ; 1(1) ; 11(2) ; *17(0)*  
 Nœud 8 : 0(0.1) ; \*1(0) ; 2(1.2) ; 8(3) ; 9(2) ; 11(1.2) ; 12(0.2) ; \*17(1)

#### Arbre consensus

Nœud 1 : 0(0.1) ; 1(0.1) ; 2(0.2) ; 6(1) ; 7(1) ; 15(1) ; 17(1)  
 Nœud 2 : 5 (1) ; 6(2) ; 7(2)  
 Nœud 3 : 3(1) ; 4(0.1) ; 5(0) ; \*6(1) ; \*7(1) ; 8(1) ; 19 (0.1)  
 Nœud 4 : 0(1) ; 4(1) ; 9(1) ; 19(1)  
 Nœud 5 : 6(0) ; 14(0.1) ; 15(0.1)  
 Nœud 6 : 0(0.1) ; 2(1) ; 6(1) ; 8(2.3) ; 10(1) ; 11(2) ; 14(0) ; 15(1) ; 17(0.1)





matrice des caractères

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
A	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
B	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
D	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
E	0	0	2	1	1	0	1	1	3	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1
F	2	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1
G	2	1	1	?	1	0	?	?	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1
H	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1
I	?	?	?	?	?	0	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
J	?	?	0	0	0	1	2	2	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0

Sur l'arbre 1, *Ceratotherium* de KL et *C. praecox* forme une seule unité qui se branche en groupe frère de l'ensemble *Ceratotherium* de KL-*C. simum* et *D. douariensis*. Dans cette position *Ceratotherium* de KL apparaît comme une souche ancestrale menant au groupe dérivé *Ceratotherium* de KT-*C. simum*. Ce qui met bien en évidence la différence de grade évolutif entre les taxons de KL et ceux de KT. La position inverse est observée sur l'arbre 3 et 4 (Annexe) où *Ceratotherium* apparaît comme souche ancestrale du clade *C. praecox-Ceratotherium* de KL. Cette situation révèle l'insuffisance des caractères distinctifs chez les formes fossiles.

Sur l'arbre 2, il y a un regroupement *C. praecox*-KL-KT (mais sans *C. simum*) qui peut se justifier par une ressemblance morphologique entre ces formes.

Le consensus strict présente une multifurcation à la base regroupant tous les taxons *Ceratotherium* et *D. douariensis*. Si le regroupement des *Ceratotherium* peut se justifier par le fait qu'ils partagent un certain nombre de caractères, l'association de *D. douariensis* pose problème. La multifurcation indique une incertitude dans les liens de parenté entre les taxons de *Ceratotherium* et ce dernier. Ceci peut être aussi dû au manque d'informations lié à l'insuffisance du matériel fossile.

Cette analyse indépendante apporte un argument complémentaire en faveur des résultats de l'analyse des caractères morphologiques. Cependant la position de *D. douariensis* qui se rattache à *Ceratotherium* plutôt qu'à *Diceros* reste à élucider. Une analyse plus fine serait nécessaire pour rendre compte de cette affinité. Ceci n'est possible que par l'étude de matériel plus complet.

## VII - ANALYSE ISOTOPIQUES DE L'EMAIL DES RHINOCEROTIDES DES SITES DE KL ET DE KT.

La biogéochimie isotopique est de plus en plus employée dans la reconstitution des paléoenvironnements (Bocherens & Sen, 1998 ; Bocherens et *al.*, 1996). Elle est basée sur les mesures de valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{18}\text{O}$  de l'email dentaire des mammifères herbivores. Par cette technique, il est possible de déterminer le régime alimentaire et donc de distinguer les folivores (mangeurs de feuilles) des brouteurs d'herbes.

Dans le cadre de ce mémoire, 24 échantillons d'email dentaire de rhinocérotidés ont été traités.

## 1 – Méthode

La première manipulation consiste à débarrasser l'émail dentaire des échantillons des éventuelles impuretés acquises au cours de la fossilisation. Pour cela on laisse les échantillons séjourner pendant un certain temps dans de l'acétone pour enlever toute trace de colle. Après séchage, les échantillons sont soigneusement nettoyés par grattage et l'émail séparé de la dentine. L'émail est ensuite broyé, tamisé puis réduit en poudre fine à l'aide d'un mortier d'agate.

On procède ensuite à la préparation de la carbonate hydroxylapatite en suivant le protocole décrit par Bocherens *et al.*, (1991). Pour éliminer la matière organique, la poudre est traitée par une solution d'hypochlorite de sodium (NaOCl) à 2-3% pendant 4 à 5 heures. Après rinçage, et pour éliminer les carbonates exogènes, la poudre est traitée par une solution tampon d'acétate acétique 1 mole/litre pendant 20 heures. On procède à plusieurs rinçages (8 à 10 fois) à l'eau distillée et les échantillons sont séchés dans une étuve à 50°C.

La dernière phase consiste à mesurer les abondances isotopiques. Pour cela les ions carbonates  $\text{CO}_3^{2-}$  sont convertis en gaz  $\text{CO}_2$  en faisant réagir la carbonate hydroxylapatite avec de l'acide orthophosphorique anhydre à 100% à une température de 50°C. Le  $\text{CO}_2$  libéré est piégé sur une ligne de piégeage cryogénique puis il passe dans un spectromètre de masse isotopique VG Sira 9 où les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{18}\text{O}$  sont mesurées. La précision analytique est de l'ordre de 0.1‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et de 0.2‰ pour le  $\delta^{18}\text{O}$ .

## 2 – Les résultats

Les résultats des mesures de l'analyse isotopique sont consignés dans le tableau 8, figure 2 et figure 3.

A KL les valeurs mesurées de  $\delta^{13}\text{C}$  varient de -7.9‰ à -1.6‰ et celles de  $\delta^{18}\text{O}$  sont comprises entre 27.2‰ et 32.9‰.

La valeur la plus basse (-7.9‰) mais aussi la plus élevée (-1.6‰) sont observées chez *Diceros bicornis* avec une moyenne de  $-4.1 \pm 2.7$ ‰. Ces valeurs couvrent quasiment la gamme allant des consommateurs de feuilles à un régime pur  $\text{C}_4$  en passant par un régime mixte  $\text{C}_3/\text{C}_4$ . Les valeurs mesurées chez *Ceratotherium praecox* avec une moyenne de  $-4.6 \pm 1.5$ ‰ indiquent un régime mixte  $\text{C}_3/\text{C}_4$  excepté un seul échantillon qui montre un régime pur  $\text{C}_4$ .

Les valeurs de  $\delta^{18}\text{O}$  ne montrent pas une différence évidente entre *Diceros* et *Ceratotherium*. La valeur moyenne est légèrement plus basse chez *C. praecox* (29.3‰) que *D. bicornis* (30.5‰).

figure 2 : Abondances isotopiques ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) des Rhinocerotidés de KL

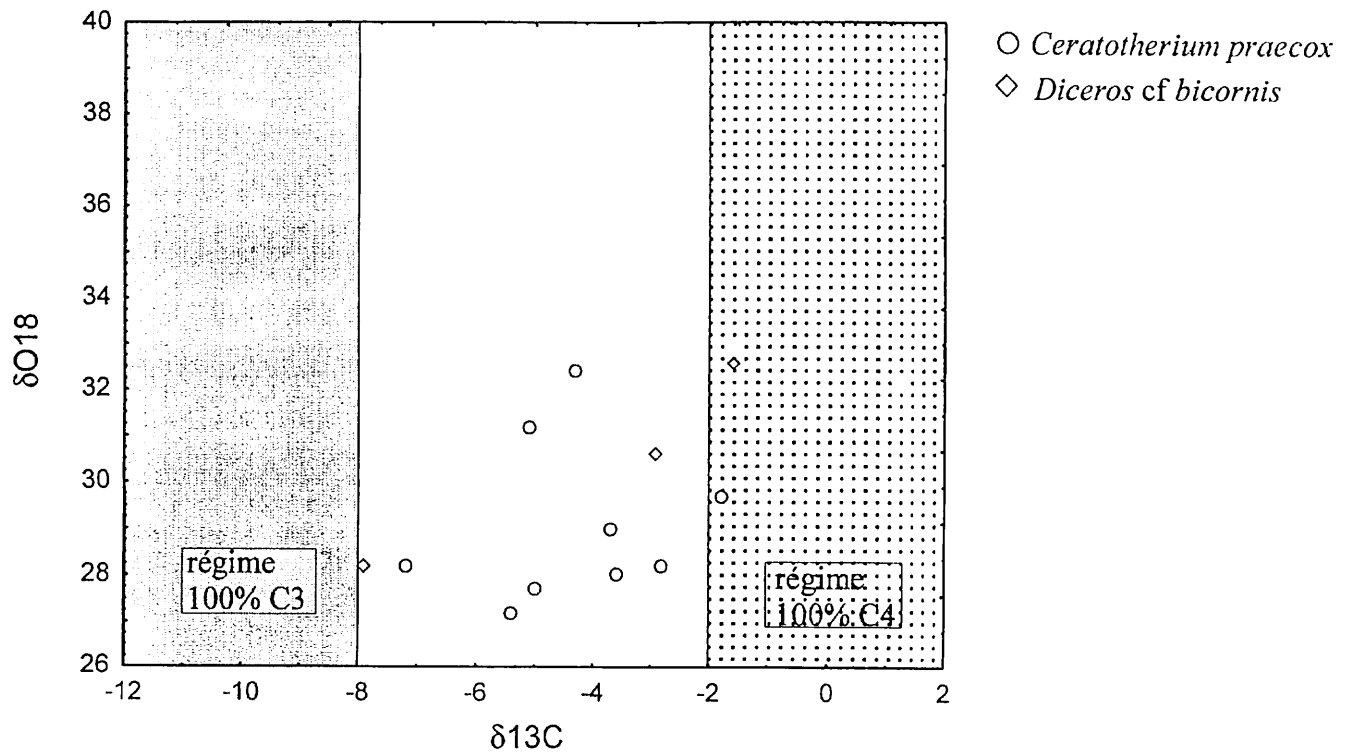
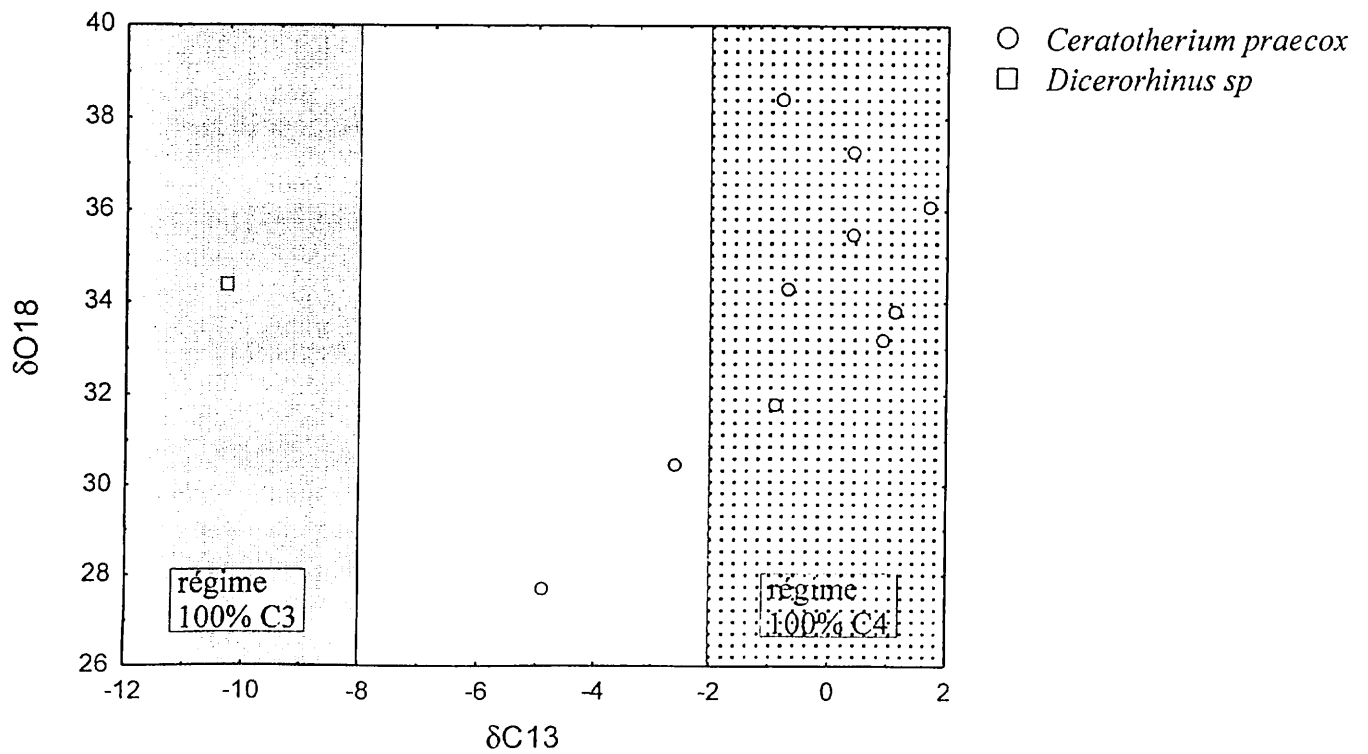


figure 3 : Abondances isotopiques ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) des Rhinocerotidés de KT



A KT, les teneurs de  $\delta^{13}\text{C}$  varient entre  $-10.3\text{‰}$  à  $1.7\text{‰}$  alors que les valeurs de  $\delta^{18}\text{O}$  sont comprises entre  $27.7\text{‰}$  et  $38.4\text{‰}$ . La valeur la plus basse en  $\delta^{13}\text{C}$  est atteinte par le genre *Dicerorhinus* ( $-10.3\text{‰}$ ) correspondant à une alimentation basée sur la consommation exclusive de plantes en  $\text{C}_3$ . Les valeurs les plus élevées sont observées chez la majorité des individus de *C. praecox* compatibles avec une alimentation pur  $\text{C}_4$  à l'exception de deux échantillons qui répondent à un régime mixte  $\text{C}_3/\text{C}_4$ .

Les valeurs de  $\delta^{18}\text{O}$  ne permettent pas non plus de trancher entre brouteurs herbes et consommateurs de feuilles.

### 3 – Discussion

Les valeurs des mesures des abondances isotopiques sont interprétées d'un point de vue paléoécologique. Il faut se référer au paragraphe « approche par analyse des mesures des abondances isotopiques ».

## VIII - ECOLOGIE.

La reconstitution des paléoenvironnements reste un élément fondamental en paléontologie. Elle est abordée ici selon deux approches différentes :

- approche faunique ;
- approche par l'analyse de mesure des abondances isotopiques.

### 1 – Approche faunique

Dans les gisements fossilifères on trouve une association faunique où chaque espèce présente des caractères morphologiques adaptatifs susceptibles de renseigner sur le paléoenvironnement. Les rhinocerotidés représentent un outil de choix en associant des caractères anatomiques comme l'hypsodontie chez *Ceratotherium* ou la brachyodontie chez *Diceros* et chez *Dicerorhinus* (Eisenmann & Guérin, 1984) marqueurs d'environnements très différents

A KL, on trouve *C. praecox* et *D. bicornis* alors que à KT, *C. praecox* est associé au genre *Dicerorhinus*.

Des études (Guérin, 1981, 1984, 1994) ont montré que les données de l'anatomie fonctionnelle laissent présumer que les exigences écologiques de *C. praecox* sont presque identiques à celles de *C. simum*. Il est inféodé à un environnement de savane ouverte avec des arbres isolés ou vit dans la prairie. La morphologie dentaire de *C. praecox* moins évoluée avec une faible hypsodontie ( caractères qu'on retrouve sur les individus de KL) témoigne de toute évidence d'un régime alimentaire basé essentiellement sur la consommation des

graminées. Il est cependant moins exclusif que son descendant *C. simum* (Guérin, 1981). Sa représentation à KL prouve de toute évidence la présence de milieux variés où graminées et arbres coexistent. Selon Guérin (1987), *C. praecox* devait probablement vivre près d'un point d'eau.

Par ailleurs, la forme fossile de *D. bicornis* peu différente de la forme actuelle, devait avoir un biotope semblable à celle-ci. *D. bicornis*, caractérisé par des dents brachyodontes est très peu spécialisé et apparaît comme une espèce ubiquiste. Sa nourriture se compose essentiellement de végétaux épineux, d'herbes de marécages (Guérin, 1985). Sa présence à KL atteste d'un milieu pouvant comporter des arbres, arbustes et des hautes herbes qui devaient pousser à proximité de l'eau. Il apparaît désormais clairement que l'association de ces deux espèces (*C. praecox* et *D. bicornis*) à KL témoigne de milieux variés où coexistent arbres, arbustes et graminées. Cette mosaïque de paysages devait probablement jalonner les cours d'eaux (paléolac-tchad). La proximité de l'eau est également attestée par des nombreux restes de poissons, tortues aquatiques, des crocodiliens et des hippopotamidés (Brunet et al., 1997).

*C. praecox* est aussi présent à KT mais par contre les individus présentent une morphologie dentaire plus évoluée avec une hypsodontie plus forte. Rappelons que cette tendance s'accompagne d'une acquisition de la crista avec corrélativement une fermeture de la médifossette. De telles tendances expliquent une adaptation à une nourriture plus abrasive notamment les graminées (Guérin, 1988). Par ses caractères morphologiques la forme de KT apparaît plus spécialisée dont le régime devait être basé essentiellement sur la consommation des herbes. Ceci plaide en faveur d'un environnement plus ouvert à KT ; cependant la présence d'arbres n'est pas à exclure puisque l'on trouve un *Dicerorhinus* à dents brachyodonte qui devait se nourrir probablement de feuilles comme l'actuel *D. sumatrensis*.

## 2 - Approche par l'analyse des mesures d'abondances isotopiques

Nous avons eu recours à cette méthode afin de compléter les interprétations paléoécologiques. La méthode des mesures des abondances isotopiques est d'une grande utilité pour la reconstitution des paléoenvironnements. D'une part, elle permet grâce aux mesures de teneurs en  $^{13}\text{C}$  de distinguer les consommateurs des feuilles d'arbres (plantes  $\text{C}_3$ ) des brouteurs d'herbes (plantes  $\text{C}_4$ ). D'autre part, elle permet par la mesure de  $\delta^{18}\text{O}$  d'évaluer l'intensité d'évapotranspiration des plantes. On peut ainsi arriver à préciser le degré d'humidité ou d'aridité du milieu. Cette mesure cependant reste très complexe à interpréter parce que soumise à plusieurs paramètres (eau de boisson, eau contenue dans les aliments) (Quade et al, 1995).

Rappelons que *C. praecox* est trouvé à KL et à KT. Les résultats d'analyses des échantillons de KL montrent des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-7.2\text{‰}$  à  $-1.8\text{‰}$ ) correspondant dans la majorité des cas à un régime alimentaire mixte  $\text{C}_3/\text{C}_4$ . Ceci peut être dû à l'introduction dans la nourriture à la fois de feuilles et de graminées. Ces résultats s'accordent parfaitement avec l'interprétation de Guérin (1981) selon laquelle *C. praecox* était consommateur de graminées mais toutefois moins exclusivement que son descendant *C. simum*. Ce qui paraît aussi cohérent avec les caractères morphologiques dentaires moins évolués et faiblement hypsodonte des formes de KL.

Par contre à KT, les teneurs de  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-4.9\text{‰}$  à  $1.7\text{‰}$ ) indiquent pour la plupart des individus une alimentation basée exclusivement sur la consommation d'herbes  $\text{C}_4$  sauf pour deux individus dont les teneurs en  $^{13}\text{C}$  correspondent à un régime mixte  $\text{C}_3/\text{C}_4$ . Ces résultats semblent bien en accord avec les caractères morphologiques dentaires plus évolués.

A KL, est représentée l'espèce *D. bicornis*. Cette espèce à dents relativement brachyodontes est considérée comme un consommateur de feuilles. Or les résultats des échantillons analysés montrent des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  qui couvrent une gamme allant d'un régime pur  $\text{C}_3$  ( $-7.9\text{‰}$ ) à un régime pur  $\text{C}_4$  ( $-1.2\text{‰}$ ) en passant par un régime mixte  $\text{C}_3/\text{C}_4$  ( $-2.9\text{‰}$ ). Le dernier signal isotopique compatible avec un régime pur  $\text{C}_4$  est en désaccord avec l'interprétation selon laquelle *D. bicornis* fossile serait exclusivement consommateur de feuilles. Cependant un nombre d'échantillon plus représentatif est souhaitable pour vérifier cette hypothèse. Cette signature peut aussi avoir plusieurs explications :

- Il pourrait s'agir d'une altération diagénétique des signatures isotopiques mais les études effectuées sur la dentine de l'ensemble de la faune tchadienne (y compris les rhinocérotidés) montrent que les signatures isotopiques n'ont pas été affectées de façon significative par la diagénèse (Zazzo et al, 1999 soumis.).
- Les modifications du milieu au cours du temps ont conduit à un changement de régime mais difficile à vérifier par le signal isotopique
- L'animal se comportait comme un brouteur sélectif des hautes herbes poussant dans des endroits humides. Cela pourrait s'accorder avec l'interprétation de Guérin (1981) selon laquelle *D. bicornis* consomme aussi des herbes de marécage.

A KT, on trouve le genre *Dicerorhinus* dont le représentant actuel *D. sumatrensis* est un habitant de la forêt primaire mais non de forêt dense (Guérin, 1980). La teneur de  $\delta^{13}\text{C}$  est très basse ( $-10.3\text{‰}$ ), compatible avec un régime alimentaire basé exclusivement sur la consommation des plantes  $\text{C}_3$ . Ce résultat laisse présumer de la présence d'arbres et/ou arbustes du moins à une période de temps donné. Ce qui nous paraît tout à fait cohérent avec la morphologie des dents très brachyodontes de cette forme.

En conclusion, les résultats de l'analyse des teneurs de  $\delta^{13}\text{C}$  montrent que à KL, les rhinocerotidés ne témoignent pas d'une spécialisation évidente. Ils apparaissent plutôt généralistes c'est à dire mangeurs de feuilles et de graminées alors que *D. bicornis* devrait plutôt consommer de feuilles et *C. praecox* des graminées. KL semble correspondre à un milieu type où existe une végétation variée composée d'un mélange d'arbres, arbustes et graminées. Par contre à KT, les teneurs de  $\delta^{13}\text{C}$  suggèrent une végétation dominée par les graminées. Ce qui semble indiquer un milieu très ouvert à graminées sans être exclusif comme en témoigne la signature isotopique pur  $\text{C}_3$  de *Dicerorhinus*.

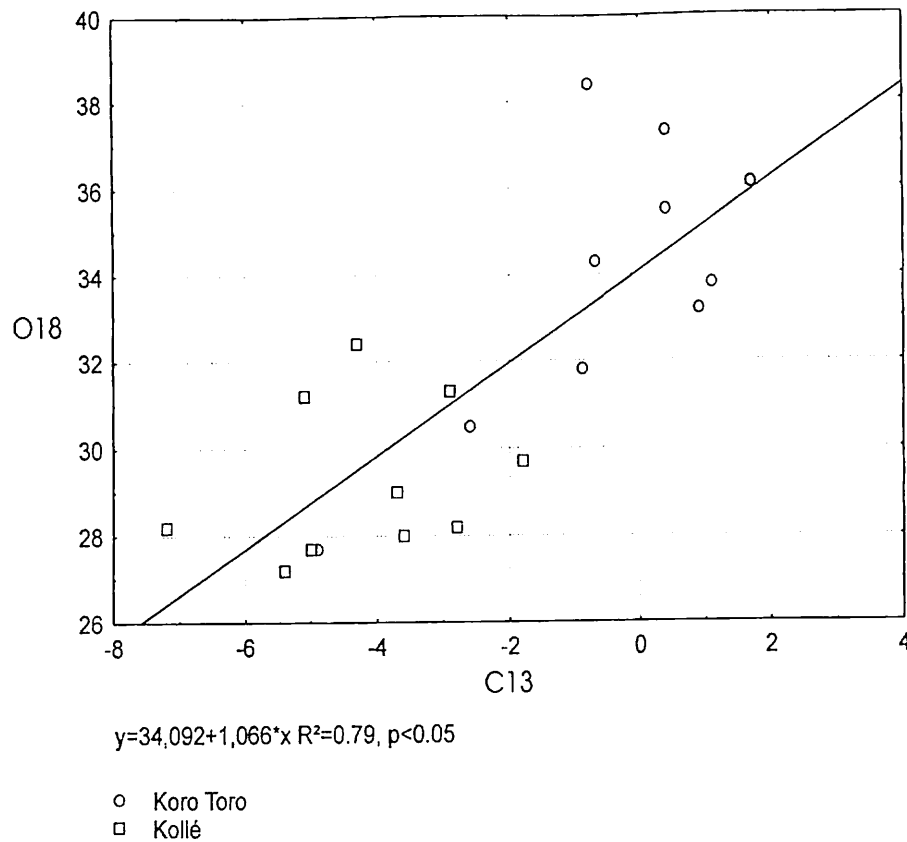
L'interprétation de la composition isotopique de  $\delta^{18}\text{O}$  paraît plus délicate pour discriminer les folivores des brouteurs. Néanmoins à KL, les valeurs de  $\delta^{18}\text{O}$  ont une moyenne relativement basse ( $29.3 \pm 1.7\text{‰}$ ) tandis que à KT la valeur moyenne est élevée ( $33.9 \pm 3.1\text{‰}$ ). Ces résultats peuvent s'expliquer:

- par la plus grande proportion des feuilles dans le régime de *Ceratotherium* à KL. En effet, les plantes en  $\text{C}_3$  pour limiter la déshydratation ferment leurs stomates lorsque les conditions climatiques deviennent arides alors que les plantes  $\text{C}_4$  restent toujours actives. Il en résulte des valeurs plus élevée de  $\delta^{18}\text{O}$  chez les consommateurs d'herbes (Bocherens et al., 1996)
- le milieu à KL semble plus humide par rapport à KT. Ceci est confirmé par une différence des teneurs en  $^{18}\text{O}$  importante entre les deux consommateurs de feuilles (KL11.98.016 et KT1.94.24). La valeur de  $\delta^{18}\text{O}$  est basse à KL ( $28.2\text{‰}$ ) alors que à KT elle est élevée ( $34.4\text{‰}$ ). Cela peut s'expliquer par le fait qu'à KT, les feuilles sont soumises à une forte intensité de transpiration liée à des conditions climatiques plus chaudes et beaucoup plus arides.

Afin de mieux évaluer et d'appréhender les modifications paléoenvironnementales, une droite de régression à été établie (fig 4). La droite est obtenue en prenant en compte uniquement les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{18}\text{O}$  de *C. praecox* parce que mieux représenté ( $r^2 = 0.79$ ). On remarque d'une manière générale une augmentation des valeurs de  $\delta^{18}\text{O}$  proportionnellement à un enrichissement des milieux en  $\delta^{13}\text{C}$ . Les valeurs permettent de mettre en évidence des différences très nettes des milieux entre KL et KT. Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  sont dans l'ensemble moins négatives à KT que celles de KL, ce qui pourrait refléter un milieu plus ouvert pour le premier et un milieu de savane arborée pour le second. Le signal des échantillons KT8.94.064 et KT16.96.001 peut se justifier par les mêmes raisons évoquées ci-dessus pour le signal de *Diceros* de KL.



figure 4 : Droite de régression liant les valeurs de C13 et O18 des *Ceratotherium praecox* de Kollé et Koro Toro



Ces différences des valeurs témoignent de l'ouverture du milieu qui se manifeste par un changement de régime très généraliste ( $C_3/C_4$ ) à KL pour devenir à KT très spécialisé avec une alimentation basée presque exclusivement sur la consommation des herbes ( $C_4$ ). Cette ouverture paraît accompagnée d'une augmentation de l'aridité.

## IX - BIOCHRONOLOGIE

Contrairement à l'Afrique de l'Est, les sédiments fossilifères du Tchad ne permettent pas des levés de coupes géologiques. Pour les dater, on a recours à la biochronologie. Pour cela, l'utilisation des différents degrés évolutifs des mammifères est fondamentale pour estimer l'âge relatif et ceci grâce à une comparaison avec des sites dont l'âge est déjà connu.

KL est défini par l'association de *C. praecox* et de *D. bicornis*. KT se caractérise par l'association de *C. praecox* et d'une nouvelle espèce du genre *Dicerorhinus*.

En Afrique, *C. praecox* est signalé sur plusieurs sites. En Afrique de l'est, il est présent à Lothagam, Lukeino Formation, Kanapoï, Mursi Formation, Ekora, Laetoli, Koobi Fora, Chameron Formation, N'kondo et Warwire Formation et en Afrique du Sud dans le gisement de Langebaanweg. Ces sites sont datés dans une période de temps comprise entre environ 7-3 Ma (Guérin, 1988 ; Harrison & Backer, 1997).

Rappelons que *C. praecox* de KL présente un degré évolutif différent de celui de KT. Par l'ensemble de ses caractères moins dérivés (absence de la crista, médifossette non fermée, inclinaison de l'extrémité linguale du protolophe vers l'arrière dépassant la moitié de la dent), la forme de KL est à rapprocher de celle de Lothagam au Kenya (Hooijer et Patterson, 1972) daté autour de 5 Ma (Leakey et al., 1996). La forme de KL est aussi corrélable avec celle de Langebaanweg en Afrique du sud où l'âge biochronologique est compris entre 5-4 Ma (Harrisson & Backer, 1997). L'âge de 4 Ma et plus est confirmé par la présence de *D. bicornis*. Cette espèce est signalée en Afrique Australe et orientale au moins dès 4 Ma, notamment en Tanzanie (Laetoli, Olduvai), au Kenya ( Naivasha, Kapturin Formation, Est Rodolph), à l'Omo (Mursi, Shungura) et en Afar (Hadar) en Ethiopie, en Zambie (Brokenhill), en Afrique du sud (Makapansgat) (Guérin, 1985 b).

Par ses caractères morphologiques plus dérivés, *C. praecox* de KT a un degré évolutif compatible à celui d'un certain nombre de formes d'Afrique de l'est. Il peut être corrélaté à la faune des formations de Laetoli où il est daté à environ 3.8 Ma (Guérin, 1987), et à la faune des formations de Warwire (Ouganda) dont l'âge est compris entre environ 3-3.5 Ma (Harrisson & Backer, 1997).

En raison du matériel très fragmentaire sur le genre *Dicerorhinus* en Afrique, le fossile tchadien rapporté à ce genre n'a pu faire l'objet d'une comparaison. En clair, cette forme probablement nouvelle ne permet pas dans l'état actuel des connaissances d'attribuer un âge à KT.

En conclusion, l'étude biochronologique basée sur le degré évolutif des rhinocérotidés permet de considérer le site KL comme plus ancien que KT. Sur la base de ces informations KL peut être daté biochronologiquement entre environs 5-4 Ma et KT entre 3-3.5 Ma. Rappelons que ces âges sont aussi confirmés par le degré évolutif de l'ensemble des autres faunes tchadiennes (Brunet et al., 1996, 1997)

## X - CONCLUSION

Si les restes de rhinocérotidés fossiles de certains sites africains ont fait l'objet de nombreuses études, ce n'est pas encore le cas pour ceux du Tchad. C'est pourquoi leur étude s'avère particulièrement intéressante dans la mesure où elle apporte des informations supplémentaires sur l'aire de répartition et l'histoire des rhinocéros africains du Pliocène. La faune de rhinocéros tchadienne apparaît très diversifiée. En effet, outre la représentation de deux espèces africaines déjà connues (*C. praecox* et *D. bicornis*), elle révèle une espèce

nouvelle probablement du genre *Dicerorhinus*, genre jusqu' à présent encore très mal documenté en Afrique.

L'analyse des caractères morphologiques complétée par la biogéochimie isotopique ont fourni des informations évidentes sur la reconstitution des paléoenvironnements. Elles laissent présumer d'une végétation très variée pouvant aller de la savane arborée à KL et à la savane plus ouverte à KT.

Par ailleurs sur la base du grade évolutif des Rhinocérotidés, cette étude a permis d'estimer un âge boichronologique de 5-4 Ma pour le sites KL et 3-3.5 Ma pour les sites KT.

Dans l'avenir , une étude comparative détaillée et une connaissance approfondie de la faune tchadienne devrait permettre de mieux connaître l'histoire des rhinocéros fossiles africains. Elle doit contribuer à élucider le problème de l'origine des formes actuelles africaines. Pour cela la découverte de nouveaux restes est indispensable car elle permettra de mieux cerner les tendances évolutives mais aussi de contribuer à de meilleures corrélations biochronologiques. Pour tout cela nous envisageons d'étendre notre étude à l'ensemble des Rhinocérotidés fossiles et actuels d'Afrique. Parallèlement les données des études isotopiques seront utilisées pour tous les sites. Toutes ces études permettrons aussi de mieux connaître et de mieux comprendre les environnements successifs des premières phases de l'histoire des Hominidés.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABADIE, J., BARBEAU, J. & COPPENS, Y., 1959 – Une faune de Vertébrés villafranchiens au Tchad, *C.R. Acad. Sci., Paris*, 248 : 3328-3330

ARAMBOURG, C., 1970 - Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. - *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*. 7(10) : 70 - 80

BOCHERENS, H., M. FIZET, A., MARIOTTI, D., BILLOU, G., BELLON, J. P., BOREL et S., SIMONE, 1991 – Biogéochimie isotopique ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) et paléoécologie des ours pléistocène de la grotte d'Aldène. *Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco*, 34 : 29-49

BOCHERENS, H., KOCH, P. L., MARIOTTI, A., GERAADS, D. & JAEGER, J. J., 1996 – Isotopic Biogeochemistry ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) of Mammalian Enamel from African Pleistocene Hominid Sites. *Palaios* 11 : 306-318

BOCHERENS, H., & SEN, S., 1998 – Pliocene vertebrate localily of Çalta, Ankara.11. : *In* Sen S. ( ed.), Isotopic investigation, *Geodiversitas* 20 (3) : 487-495.

BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., COPPENS, Y., HEINTZ, E., MOUTAYE, A., H., E. & PILBEAM, D., 1995 – The first australopithecine 2500 Km west of the Rift Valley (Chad), *Nature*, 378 : 273-275.

BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., COPPENS, Y., HEINTZ, E., MOUTAYE, A., H., E., & PILBEAM, D., 1996 – *Australopithecus bahrelghazali*, unenouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro-Toro (Tchad), *C. R. Acad. Sci., Paris*, 322, 10 : 907-973.

BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., GUY, F., KASSER, M., MACKAYE, H. T., MACLATCHY, M. L., MOUCHELIN, G., SUDRE, J., et VIGNAUD, P., 1997 - Tchad : un nouveau site à Hominidés Pliocène. - *C.R. Acad. sci. Paris, t. 324, série IIa*, 341 - 345.

BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., GERAADS, D., GUY, F., KASSER, M., MACKAYE, H. T., MACLATCHY, M. L., MOUCHELIN, G., SUDRE, J., et VIGNAUD, P., 1998 - Tchad : découverte d'une faune de Mammifères du Pliocène inférieur. - *C.R. Acad. sci. Paris*, 153 - 158.

BRUNET, M., et M. P. F. T : BONIS de L., VIAUD, P., VIRIOT, L., GUY, F., BOISSERIE, J. R., MACKAYE, H., T., PEIGNE, S., FRONTY, P., LIKIUS, A., FANONE, G., MOUCHELIN, G., 1999 – Chad discovry of a vertebrate fauna close to the Miocene-Pliocene boundary, *Journal of Vertebrate Paleontology* : 15p (sous presse).

COPPENS, Y., 1965 – Les faunes de Vertébrés quaternaires du Tchad. *In* : W. BISHOP & J. DESMOND CLARK (edit), *Background to evolution in Africa*, : 87-89, 2 fig., 2 pl.

DARLU, P. & TASSY, P., 1993 – Reconstitution phylogénétique : Concepts et méthodes *Masson, Paris*, : 1-243

EISENMANN, V., & GUERIN, C., 1984 - Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. -*Géobios, Mém. sp. n°8* : 69 - 74, 5 fig.

GUERIN, C., 1966 – *Diceros douariensis* nov. sp., un Rhinocéros du Mio-Pliocène de Tunisie du Nord. – *Doc. Labo. Géol. Fac. Sci. Lyon, n° 16, 1-50*

GUERIN, C., 1972 – Une nouvelle espèce de rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) à Vialette (Haute-Loire, France) et dans d'autres gisements du Villafranchien inférieur européen : *Dicerorhinus jeanvireti* nov. sp. *Doc. Labo. Géol. Fac. Sci. Lyon, n°49*, 53-150.

GUERIN, C., 1980 - Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pleistocène supérieur en Europe Occidentale : Comparaison avec les espèces actuelles. *Docum. Lab., Géol. Lyon, N°79 (fasc. 1-3)*, .

GUERIN, C., 1985 a - Les Rhinocéros et les Chalicothères (Mammalia, Perissodactyla) des gisements de la Vallée de l'Omo en Ethiopie (Collection Française). *in* : Les faunes Plio- pleistocènes de la basse Vallée de l'Omo (Ethiopie), t. 1, *cah. Paleontol. Trav. Paleontol. est-afr*, 65 - 95.

GUERIN, C., 1985 b – Signification paléoécologique des Rhinocerotidae et Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) des gisements à Hominidés du Plio-Pléistocène d'Afrique, Colloque international Fondation Singer-Polignac, *L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène, Paris, juin 1981*, Masson éd., Paris, 45-55, 1 fig.

GUERIN, C. sous presse – Le genre *Ceratotherium* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Plio-Pléistocène d'Ethiopie et son évolution en Afrique. *10<sup>e</sup> conf. Int. des études éthiopiennes, Paris 23 –26 Août 1988*.

GUERIN, C., 1987 - Fossil Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from Laetoli. *In : M. D. Leakey & J. M. Harris (eds), Laetoli, a pliocene site in Northern Tanzania, oxford, Clarendon Press, 320 - 348.*

GUERIN, C., 1994 - Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Néogène de l'Ouganda. *In : B. SENUT & M. PICFORD (eds), Geology and Paleobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda - Zaire. -Vol.II : Paleobio. - CEFEDG Occas, Orleans, CIFED, 263 - 279.*

HARRIS, J. M., 1983 – Family Rhinocerotidae. *In : J. M. HARRIS (eds), The fossil Ungulates : Proboscidae, Rhinocerotidae, and Suidae. – Koobi Fora Research Project, Vol.2, Clarendon Press. Oxford, 130-155*

HARRISSON, T. & BAKER, E., 1997 - Paleontology and Biochronology of Fossil Localities in the Manonga Valley, Tanzania. - *Vol. 14 of Topics in Geobiol.*, 361 - 393.

HOOIJER, D. A., 1968 – A rhinoceros from the Late Miocene of Ternan, Kenya. *Zool., Meded., Leiden.*, **43**, 77-92

HOOIJER, D. A., 1972 – A Late Pliocene from the Langebaanweg, Cape Province. *Ann. S. Afr. Mus.*, **59**, 151-191.

HOOIJER, D. A., & PATTERSON, B., 1972. - Rhinoceros from the Pliocene of Northwestern Kenya. - *Bull. Mus. Comp. zool.*, 1 - 26.

QUADE, J., CERLING, T. E., ANDREWS, P., & ALPAGUT, B., 1995 – Paleodietary reconstitution of Miocene faunas from Pasalar, Turkey using stable carbon and oxygen isotopes of fossil tooth enamel, *Journal of Human Evolutionary.*, **28** : 373-384

SCHNEIDER, J. L., 1989 – Géologie et Hydrogéologie de la République du Tchad. Thèse Univ. Avignon, 3 vol ( inédit).

ZAZZO, A., BOCHERENS, H., BRUNET, M., BEAUVILAIN, A. BILLOU, D., MAKAYE, H., T., VIGNAUD, P. & MARIOTTI, 1999 – Herbivore Paleodiet and Paleoenvironmental changes in Pliocene Chad Using Stable Isotopes in Tooth Enamel, *Paleobiology* (sous presse).

Tab3. : Mensurations (mm) des jugales supérieures des sites KL et KT avec celles de *C. praecox* des autres sites aux quelles elles peuvent se rapportées.

		KL2.94.56	L6658	KL11.99.01	KNMKP41	KL2.94.47	LAET4979
P <sup>2</sup> /	Longueur	39	32	-	30	-	-
	largeur	42	37	-	36	-	-
P <sup>3</sup> /	Longueur	49	43	44	40	44.5	-
	largeur	60	62	-	-	-	-
P <sup>4</sup> /	Longueur	45.4	50	51	-	46.1	-
	largeur	59.1	67	71.5	59	-	-
M <sup>1</sup> /	Longueur	-	57	-	-	44.5	-
	largeur	-	73	-	-	-	71
M <sup>2</sup> /	Longueur	67.1	67	-	67	-	75
	largeur	70	-	-	-	-	65
M <sup>3</sup> /	Longueur	-	66	-	-	-	77
	largeur	-	73	-	-	-	62

		KT8.94.69	LAET364	L6629	L6627
P <sup>3</sup> /	Longueur	49.5	50	48	47
	largeur	61	61	65	68

		KL2.96.63	L3454	L11121
P <sup>4</sup> /	Longueur	-	47	48
	largeur	67.8	67	68

		KT8.94.67	LAET543	L5418	L9113
M <sup>1</sup> /	Longueur	62	60	61	60
	largeur	75.5	64.5	72	74

		KT8.94.67	LAET4640	KT8.94.70	LAET1378	KT8.94.72
M <sup>2</sup> /	Longueur	65	75	71.2	69	66
	largeur	70	68.8	73	73	73.5

Tab4 : mensurations (mm) comparées des jugales inférieures de KL et KT avec celles de *C. praecox* des autres sites d'Afrique.

		KL3.98.007	L11849	KL11.96.001	LAET5395	KT16.94.24	KT13.96.91
P/4	Longueur	48	45	-	41.5	48	-
	Largeur	32	31	-	35	38.8	-
M/1	Longueur	54.3	-	-	46.5	50.1	-
	Largeur	33	35	32.5	34.4	34.7	32.4
M/2	Longueur	-	56	47.4	50	-	47.4
	Largeur	-	37	-	38	-	37.8
M/3	Longueur	-	60	55.5	53	-	55.5
	largeur	-	35	38.1	34.5	-	38.1

Tab5 : Mensurations (mm) des dents inférieures de *Diceros bicornis* de KL comparées avec celles des autres sites d'Afrique

		KL11.98.016	KLX.98.002	D. bicornis LAET 138
P/3	Longueur	39	43.4	-
	largeur	32.2	31	-
P/4	Longueur	45.2	47.4	41
	largeur	37.9	32.1	-
M/1	Longueur	50	48	-
	largeur	41	33.5	28.5
M/2	Longueur	52	56	53
	largeur	42.5	-	33
M/3	Longueur	-	-	57
	largeur	40*	-	31

Tab6 : Mensurations (mm) de KT1.94.24 rapporté à *Dicerorhinus* comparées à celles de *Diceros bicornis* et à celle de *Ceratotherium praecox*

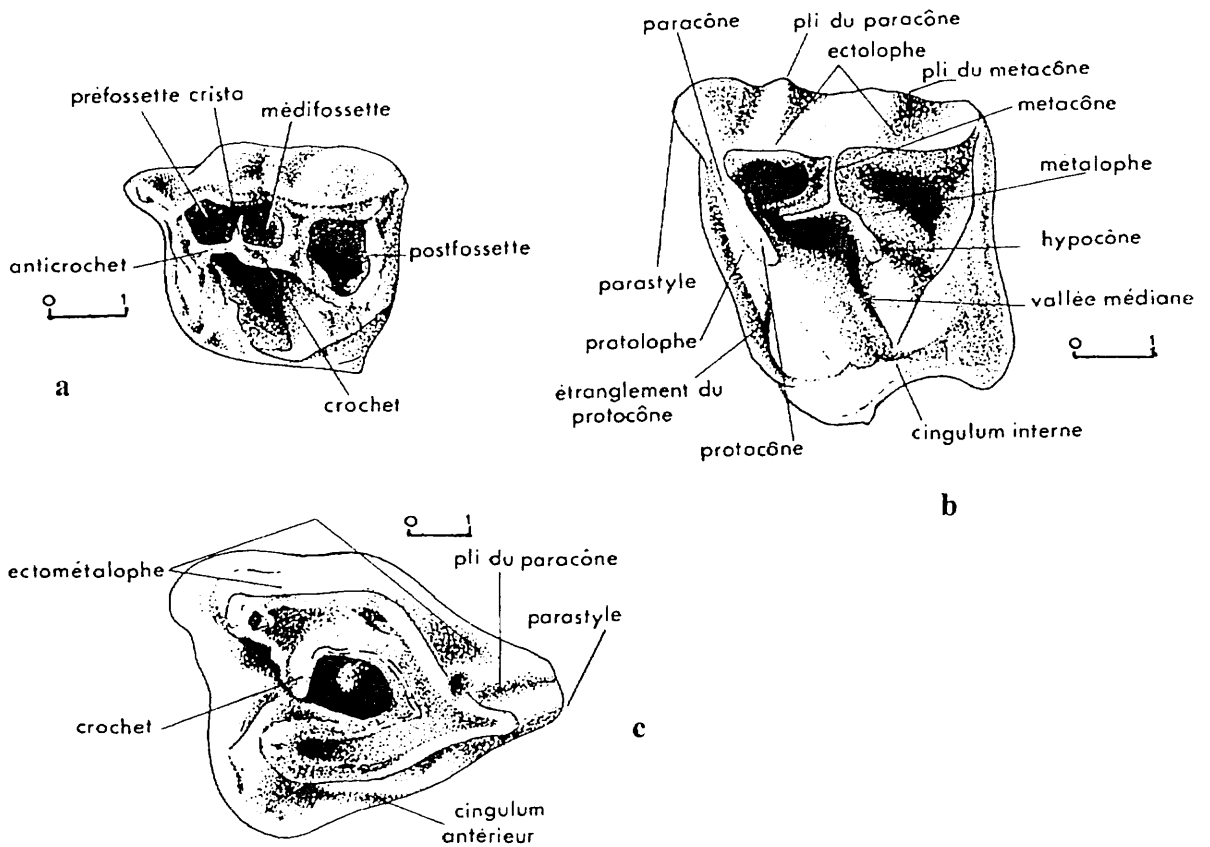
		C.praecox LAET5395	D.bicornis LAET138	KT1.94.24
P/3	Longueur			28.6
	Largeur			20.2
P/4	Longueur	41.5	41	34.5
	Largeur	35	-	25.2
M/1	Longueur	46.5	-	36.1
	largeur	34.5	28.5	27.6
M/2	Longueur	50	53	44.5
	largeur	38	33	27.5
M/3	Longueur	53	57	46.5
	largeur	34.5	31	27.8

Tab7 : Valeurs et moyenne de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{18}\text{O}$  de l'émail dentaire des rhinocéros fossiles du Tchad

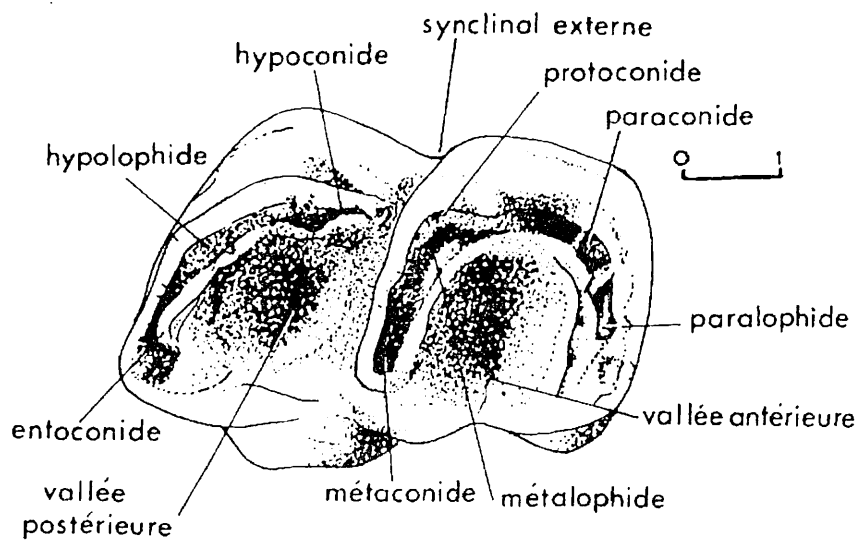
n° LBI	n° catalogue	taxon	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)
<b>Koro Toro (KT)</b>				
TC600	KT13-96-309	<i>Ceratotherium praecox</i>	-0,8	38,4
TC300	KT12-95-24	<i>Ceratotherium praecox</i>	0,4	37,3
TC 13400	KT8-94-72	<i>Ceratotherium praecox</i>	1,7	36,1
TC 13500	KT8-94-67	<i>Ceratotherium praecox</i>	1,1	33,8
TC 14500	KT8-94-066	<i>Ceratotherium praecox</i>	0,9	33,2
TC 14600	KT8-98-001	<i>Ceratotherium praecox</i>	-0,9	31,8
TC 14700	KT13-96-399	<i>Ceratotherium praecox</i>	-0,7	34,3
TC 14800	KT13-96-488	<i>Ceratotherium praecox</i>	0,4	35,5
TC 14900	KT8-94-069	<i>Ceratotherium praecox</i>	-2,6	30,5
TC 15000	KT16-96-001	<i>Ceratotherium praecox</i>	-4,9	27,7
moyenne (n=10)			-0,5	33,9
écart-type			1,9	3,1
TC 13300	KT1-94-24	<i>Dicerorhinus</i> sp.	-10,3	34,4
<b>Kollé (KL)</b>				
TC1500	KL2-96-56	<i>Ceratotherium praecox</i>	-1,8	29,7
TC1600	KL11-96-001	<i>Ceratotherium praecox</i>	-4,3	32,4
TC1900	KL2-96-47	<i>Ceratotherium praecox</i>	-2,8	28,2
TC2100	KL2-96-32	<i>Ceratotherium praecox</i>	-5,0	27,7
TC2610	mission 98	<i>Ceratotherium praecox</i>	-2,9	31,3
TC 13700	KL2-96-063	<i>Ceratotherium praecox</i>	-5,4	27,2
TC 13800	KL11-99-001	<i>Ceratotherium praecox</i>	-7,2	28,2
TC 13900	KL20-98-007	<i>Ceratotherium praecox</i>	-5,1	31,2
TC 14000	KL2-96-047	<i>Ceratotherium praecox</i>	-3,6	28,0
TC 14100	KL3-98-007	<i>Ceratotherium praecox</i>	-3,7	29,0
moyenne (n=10)			-4,2	29,3
écart-type			1,5	1,7
TC 14200	KLx-98-002	<i>Diceros bicornis</i>	-1,6	32,9
TC 14210	KLx-98-002	<i>Diceros bicornis</i>	-1,6	32,6
TC 14300	KL11-98-016	<i>Diceros bicornis</i>	-7,9	28,2
TC 14400	KL5-99-029	<i>Diceros bicornis</i>	-2,9	30,6
moyenne (n=3)			-4,1	30,5
écart-type			2,7	1,8



Nomenclature des dents de Rhinocéros (d'après Guérin, 1980)



Dents jugales supérieures: a : P2/ ; b : P4/ ; c :M3/



Dent jugale inférieure : M/3

**Caractères qualitatifs :**

Guérin (1980) a regroupé les caractères qualitatifs en 7 catégories pour les jugales supérieures et en 5 pour les jugales inférieures

**a - jugales supérieures**

- présence ou absence, dédoublement éventuel et taille relative des plis internes; existence ou non de préfossette, médifossette fermée par la réunion des plis internes;
- présence des cingulum interne, vestibulaire, mésial, distal et existence de tubercules ;
- présence ou existence du pli du paracône sur la face antérieure et postérieure du protolophe ;
- les profondeurs relatives du médisinus et post-fossette ;
- allure de la surface de l'émail et importance du ciment ;
- isolement à leur sommet des tubercules principaux (paracône, métacône, protocône et hypocône) sur les dents non usées ;
- les plis de la murail externe : présence et importance des différents plis de dessins de l'angle antéro-externe.

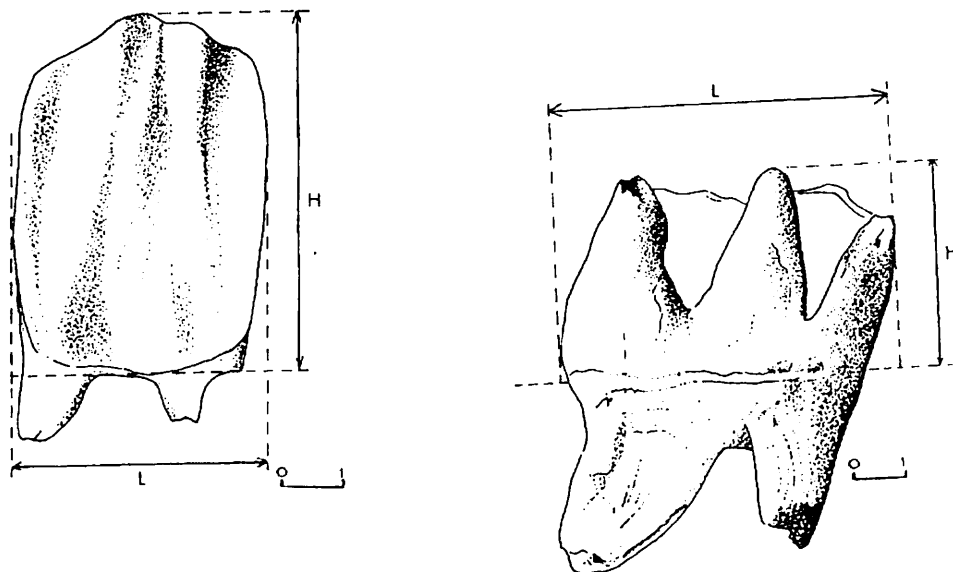
**b - jugales inférieures**

- les vallées internes dont l'ouverture se différencie par une forme en V ou en U
- cingulum antérieur et postérieur observable uniquement sur les dents isolées, les cingulum latéraux presque inexistant ;
- la forme de la table d'usure qui présentent des lophes carrés ou arrondis selon les espèces ;
- l'ouverture et la profondeur du synclinal externe ;
- aspect de l'émail et abondance du ciment.

**Caractères quantitatifs (cf figure ci dessous)**

Ils sont aussi bien applicables sur les jugales supérieures que sur les inférieures

- longueur : c'est la mesure maximale entre les maximales prise parallèlement au collet;
- largeur : prise entre le pli du paracône et l'extrémité linguale du protolophe (elle prise au niveau de collet pour les inférieures);
- la hauteur : correspond à la distance du point le plus haut de la couronne au collet.



mensurations des dents jugales (d'après Guérin, 1980)

**Liste des caractères utilisés pour l'analyse cladistique.****Caractères crâniens**

- 0 : Fosse occipitale : à peu près verticale (0) ; peu profonde (1) ; très profonde (2)  
 1 : Chignon occipital : moins large (0) ; très large (1)  
 2 : Echancre du chignon : absente (0) ; présente et peu profonde (1) ; présente et profonde (2)

**Caractères de la mandibule**

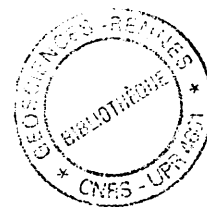
- 3 : diastème : long (0) ; court (1) ; très court (2)  
 4 : Epaisseur de la branche horizontale : mince (0) ; massive (1)  
 5 : Bord ventral de la branche horizontale : fortement courbé (0) ; faiblement courbé (1)  
 6 : Extrémité postérieure de la symphyse : très en arrière au niveau de P/4 (0) ; moyen au niveau de P/3 ; plus en avant au niveau de P/2  
 7 : Branche montante : s'élève immédiatement après M/3 (0) ; inclinée vers l'arrière après M/3 (1) ; s'élève plus loin de M/3 (2)

**Caractères dentaires**

- 8 : Dents (mm) : brachyodontie ( $24 < h < 29$ ) (0) ; brachyodontie ( $30 < h < 43.5$ ) (1) ; Hypsodonte (2) ; très hypsodonte (3)  
 9 : Cément : absent (0) ; présent (1) ; abondant (2)  
 10 : Côte du paracône : marquée (0) ; réduite (1)  
 11 : Protolophe et métalophe : transverses (0) ; très obliques (1) ; courbés vers l'arrière (2)  
 12 : Ectolophe : convexe et ondulé (0) ; régulièrement plat (1)

***Les molaires***

- 13 : Crista : absente (0) ; présente (1)  
 14 : Etranglement du protocône : marqué (0) ; faible ou nul (1)  
 15 : Médifossette : absente (0) ; non fermée (1) ; fermée (2)  
 16 : Cingulum antérieur : présent (0) ; absent (1)

***Les prémolaires***

- 17 : Constriction interne du protocône : présente (0) ; absente (1)  
 18 : Cingulum interne : présent (0) ; absent (1)

***Les jugales inférieures***

- 19 : Vallée interne postérieure de M/3 : en forme de U (0) ; en forme de V (1)

