

Nouvelles données sur les rhinocéros fossiles de Gannat (Allier, limite Oligocène-Miocène)

New data on fossil rhinoceroses from Gannat (Allier, Oligo-Miocene limit)

Alba BOADA-SAÑA, LMTG, Université de Toulouse, CNRS, IRD, OMP, 14, avenue Edouard Belin, F-31400 Toulouse, France, albamelie@yahoo.es

Sophie HERVET, Association RHINOPOLIS, 4 rue Hettier de Bois Lambert, F-03800 Gannat, France, sophie.hervet@yahoo.fr

Pierre-Olivier ANTOINE, LMTG, Université de Toulouse, CNRS, IRD, OMP, 14, avenue Edouard Belin, F-31400 Toulouse, France, poa@lmtg.obs-mip.fr

Résumé

Le gisement de Gannat (Allier), célèbre pour ces rhinocéros fossiles, se compose de plusieurs poches d'âges différents : Oligocène terminal et Miocène basal. Les rhinocéros découverts dans cette localité sont *Diaceratherium lemanense* et *Pleuroceros pleuroceros*. Grâce à une étude anatomique détaillée des éléments de la main des rhinocéros du genre *Diaceratherium* de cette localité, il est possible d'affirmer la présence d'une troisième espèce : *Diaceratherium aginense*, qui donne un cachet miocène à plusieurs poches du gisement.

Abstract

The fossil locality of Gannat (Allier, France) is famous for these fossil rhinoceroses and is composed of several pits of different ages : Late Oligocene and Early Miocene. The rhinoceroses discovered in this locality are *Diaceratherium lemanense* and *Pleuroceros pleuroceros*. With a detailed anatomical study of carpal elements of rhinoceroses from the genus *Diaceratherium*, it is possible to affirm the presence of a third species : *Diaceratherium aginense*, which gives a miocene age to several pits of Gannat.

1. Introduction

Depuis 1993, l'association Rhinopolis (Gannat, Allier) organise régulièrement des chantiers de fouilles sur la carrière oligocène-miocène de la colline du Mont-Libre à Gannat. Les collections de l'association se sont depuis considérablement enrichies, notamment avec les restes de rhinocéros provenant de cette carrière. Ce travail présente une synthèse des découvertes et des premières conclusions scientifiques concernant les rhinocéros de Gannat. Ces conclusions préliminaires sont issues d'un mémoire de Master 1 effectué à l'Université de Toulouse Paul-Sabatier en 2006-2007 (Boada-Saña, 2007) fondé sur l'étude de la main des rhinocéros du genre *Diaceratherium* Dietrich, 1931, rhinocéros dominants dans le gisement de Gannat.

2. Contexte géographique et géologique

Gannat se situe à 20 km à l'ouest de Vichy, dans la partie nord du Massif Central, à l'ouest de la Limagne d'Allier ou Grande

Limagne (segment le plus occidental du rift ouest-européen, actif depuis l'Éocène supérieur jusqu'au Miocène inférieur ; Wattinne, 2004). Les carrières de Gannat se situent au sommet des collines « Puy Clermont » et « Mont Libre », au sud-ouest de la ville. Elles sont actuellement exploitées pour la pierre à chaux par la société Bonargent-Goyon (anciennement Chaux d'Auvergne ou Sichaux).

Les calcaires de Gannat sont des dépôts lacustres en partie constitués de concrétions algaires et bactériennes (stromatolithes) appelés aussi calcaires en chou-fleur. Parmi ces niveaux calcaires à passées marneuses, on trouve des niveaux à accumulation d'étuis de larves de phryganes (fourreaux de trychoptères, appelés également "porte-bois" ou indusies) et des niveaux à accumulation de valves de crustacés (ostracodites) (Wattinne, 2004). Ces dépôts ont livré une abondante faune de vertébrés connue depuis plus de 180 ans. Cet ensemble de gisements revêt un grand intérêt historique et paléontologique, puisque deux espèces de rhinocéros fossiles y ont été nommées au 19^{ème} siècle : *Pleuroceros pleuroceros* (Duvernoy, 1853b), le rhinocéros à deux cornes latérales sur le nez, et *Diaceratherium lemanense* (Pomel, 1853), le rhinocéros sans corne de la Limagne.

Les gisements de Gannat ont fait l'objet de fouilles et récoltes diverses par l'Université de Lyon et notamment par Marguerite Huguéney (Huguéney *et al.*, 1983 ; Huguéney, 1997). D'après ces travaux, les gisements de Gannat correspondent à différentes poches datées pour partie de l'Oligocène terminal (« Gannat sommet » ; Chattien, niveau repère MP30 ; Huguéney, 1997) et du Miocène basal (« Gannat sup. » ; Aquitaniens, biozone MN1 ; Huguéney, 1997). Malheureusement, ces récoltes ne sont pas formellement localisées, certaines proviendraient de l'ancienne exploitation, aujourd'hui devenue la déchetterie de Gannat (Huguéney, com. pers.). Les découvertes de l'association Rhinopolis antérieures à 2003 ainsi que les découvertes historiques de vertébrés fossiles dans la carrière de Gannat ne sont pas mieux localisées géographiquement et stratigraphiquement. En revanche, les fouilles de l'association Rhinopolis organisées par S.H. depuis 2003 sont bien localisées (Pl. 1).

Il est donc possible d'établir plusieurs listes fauniques en fonction du lieu de fouilles (Tableau 1). Nous proposons ici :

- la liste Gannat « sommet » (MP30, d'après Huguéney *et al.*, 1983 ; Huguéney, 1997), poche non localisée sur le plan (Pl. 1B).
- la liste Gannat « sup. » (MN1, d'après Huguéney, 1997), poche non localisée sur le plan (Pl. 1B).
- la liste Gannat « coll. Rhinopolis », avec les fouilles Rhinopolis 1993 et 1994 (points 1, 2 et 3 sur le plan, Pl. 1B) et plusieurs fouilles non localisées (points 1 à 5).
- la liste Gannat « fouilles Points 4 et 5 » (Pl. 1B), correspondant aux fouilles Rhinopolis 1999, 2000 et 2003, et aux découvertes 2003 à 2007.
- la liste Gannat « fouilles Point 6 » (Pl. 1B), correspondant aux fouilles Rhinopolis 2004, 2005, 2007.

Dans les fouilles Rhinopolis des points 4 et 5, outre la présence de nombreux ossements d'oiseaux, nous pouvons également noter la présence de chéloniens (restes très fragmentaires de *Trionyx* sp., *Ptychogaster emydoïdes* et d'une tortue terrestre indéterminée), de squamates (en cours d'étude) et de crocodile(s).

Le problème de l'âge des gisements de Gannat a déjà été soulevé par Huguéney (1997). Il

est probable qu'il existe d'autres poches d'un âge MP 30 ou même plus ancien, notamment à cause de la présence des rhinocérotoïdes rhinocerotidés *Ronzotherium romani* et hyracodontidés *Eggysodon pomeli*, typiquement oligocènes, qui n'ont pour l'instant jamais été découverts en association avec les restes de *Diaceratherium* (Heissig, 1969 ; Uhlig, 1999). De même, le crâne de *P. pleuroceros* en collection à l'association Rhinopolis provient d'un niveau nettement plus bas que les fouilles jusqu'alors effectuées. Il provient d'un sondage en carrière, près du point 2, à au moins 4 mètres de la surface actuelle (Pl. 1B ; F. Escuillié, com. pers. 2007).

3. Historique des découvertes des rhinocéros fossiles à Gannat

3.1. Cuvier

Le premier paléontologue à mentionner les rhinocéros fossiles de Gannat est Cuvier (1822) dans son célèbre ouvrage « Recherches sur les ossements fossiles ». Dans le tome II (p. 537), il identifie un « squelette presque complet de *Paleotherium* » provenant du calcaire d'eau douce des environs de Gannat. Dans le tome III (p. 394), Cuvier signale une autre pièce fossile : « M. l'abbé Lacoste, de Plaisance, professeur de Physique et d'histoire naturelle au collège royal de Clermont-Ferrand (...) m'a fait tenir un fémur à 3 trochanters, trouvé aux environs de Clermont... ». Ensuite (p. 395), il identifie ce fossile : « Il seroit donc bien difficile de dire si ce fémur appartient au genre des Rhinocéros, à celui des *Palaeotheriums* ou à celui des *Lophiodons*; cependant je suis porté à le croire de ce dernier genre... ».

Plus loin, Cuvier donne des précisions sur la provenance de ce matériel « Dans la même pierre sont plusieurs côtes encore dans leur position naturelle. La pierre dans laquelle ces os sont incrustés est un calcaire très dur (...). Elle a été tirée des carrières de Gannat près de Vichy, département de l'Allier, dans une montagne dite de St-Marc, à 15 pieds de profondeur ; M. Boïrot-Desservièrès, médecin des eaux de Néris, l'avoit adressée à feu M. Faujas, du cabinet duquel elle a passé dans celui du Roi. ». Pour finir, il rapporte ce fossile à un grand *Lophiodon*. La montagne Saint-Marc est l'ancien nom du Puy-Clermont à Gannat.

Pourtant dans une feuille manuscrite (Bibliothèque centrale du MNHN, manuscrit n° Ms 628, feuille 387) Cuvier identifie manifestement bien un rhinocéros à partir de ces mêmes restes : « Les os de Rhinocéros dans un

calcaire d'eau douce de M. Faujas, ont été pris à Gannat près de Vichy dépt. de l'Allier dans une montagne dite de St-Marc, de M. Boirot Desservières, médecin des eaux de Néris, même dépt. qui les avaient envoyé à M. Faujas. Ils étaient à 15 pieds de profondeur dans le sol, il y a des coquilles d'eau douce et des os d'oiseau dont il y a aussi au cabinet ».

Ce matériel original de Cuvier n'a pas été retrouvé. Cependant, il est à noter que dans trois autres feuilles manuscrites (Bibliothèque centrale du MNHN, manuscrit n° Ms 628, feuilles 443-445) Cuvier a dessiné un fémur (« nat. De M. Faujas ») seul et aussi en position sur un bloc avec des côtes sur lequel était mentionné « fémur de Palaeotherium ...um ? trouvé à Gannat du cabinet de Mr Faujas » et qui a été recouvert de l'inscription « fémur de Palaeotherium giganteum ? trouvé près de Roanne du cabinet de Mr Faujas ».

3.2. Croizet

Osborn (1900) et Lavocat (1951) signalent un manuscrit de Croizet dans lequel ce dernier nomme le rhinocéros de Gannat *Badacatherium borbonicum*. La seule trace de cette mention que nous avons pu retrouver est un catalogue des collections de paléontologie du MNHN « Catalogue de collections par le service de l'anatomie comparée de 1839 à 1857 (...) n°1-collection de l'Abbé Croizet 1839 ». A la section n°1, on peut lire « Catalogue de la collection paléontologique formée par Mr L'abbé Croizet et transporté au muséum d'histoire naturelle de Paris en janvier 1839 ». Un peu plus loin dans le manuscrit « 2^e genre *Badacatherium*. Genre voisin des *Rhinocéros* de Java et de Sumatra que les malais nomment *Badac* (...) 13 : sept molaires supérieures gauches du *Badacatherium borbonicum* tirées des carrières de calcaire compact, assises intermédiaires de l'étagement moyen, des environs de Gannat (Allier) ». Plusieurs pièces sont signalées de la même espèce et du même gisement (une rangée dentaire, un calcaneum n°13d MNHN AC 2341, vertèbre, métacarpien, humérus et phalange) tandis que d'autres proviennent de Chaptuzat (Puy-de-Dôme). Pour Lavocat (1951), la rangée dentaire signalée dans le catalogue Croizet est celle figurée dans Blainville (1841, Pl. XIIId) avec le n°MNHN 1876-10 Cr. 13. Osborn (1900) note le numéro MNHN AC 2372, correspondant à l'inventaire de la collection d'Anatomie Comparée, plus tardif. Cette rangée dentaire a été retrouvée dans les collections du MNHN où elle porte en fait le n°1888-1 avec le numéro LIM636 attribué par L.

Ginsburg. Sur le bloc de sédiment, il est possible de lire le numéro 13 et les mentions « *Badacatherium borbonicum* Croizet » d'un côté et « Du calcaire d'Auvergne et des environs d'Aigueperse, de la collection de Mr l'Abbé Croizet » de l'autre. Des moulages de cette série sont présents dans de nombreuses collections paléontologiques, dont celles de l'Université Paul Sabatier (Toulouse) et du Muséum d'histoire naturelle de Toulouse.

Dans le catalogue des collections, le spécimen MNHN AC 2372 est noté « *Sept molaires en série sur une plaque de plâtre ouvré du Rhinocéros (Badacatherium) Borbonicus. Collection Croizet. Blainville : Ostéographie, G. Rhinocéros, Pl XII* ».

Malheureusement pour Croizet, le nom *Badacatherium borbonicum* n'a jamais été publié et il n'est donc pas valide au sens du code international de nomenclature zoologique (ICZN, 1999).

3.3. Blainville

Dans son ouvrage « Ostéographie... », Blainville (1841) figure les restes de rhinocéros d'Auvergne. Des spécimens de plusieurs gisements auvergnats sont mélangés dans son ouvrage (Gannat, Chaptuzat, Quaternaire des environs d'Issoire...). Il les rapporte à *Rhinoceros elatus* dans le texte puis dans les légendes des planches, il place implicitement *R. elatus* en synonymie avec *R. incisivus* (= *Aceratherium incisivum* Kaup, 1832, une espèce du Miocène supérieur d'Europe ; Hünermann, 1989). Sont figurés :

- le crâne MNHN AC 2375 et la mandibule associée MNHN AC 2376 (Pl. IXa), découverts à Gannat (ou environs) et acquis par l'administration du Muséum en 1839 selon Blainville (1841, légende de la Pl. IX et p. 146), en 1837 selon Duvernoy (1853b, p. 171)
- une omoplate MNHN AC 2313 qui provient de Gannat (Pl. Xb),
- un humérus, un radius et un métacarpien (non retrouvés en collection au MNHN) (Pl. Xb),
- le carpe n° MNHN AC 2373 (p. 147, Pl. Xb) de Gannat qui sera décrit par Duvernoy (1853b, 1854-1855),
- un astragale, un calcaneum et un métatarsien (Pl. XIb) (non retrouvés en collection au MNHN),
- une incisive (Pl. XII 1d),
- la rangée dentaire MNHN 1876-10 Cr. 13/AC 2372/1888-1 (Pl. XII 1d)

(« *Badactherium borbonicum* » de Croizet),

- un fragment de mandibule (symphyse) N° MNHN AC 2302 de Randan (sur catalogue MNHN : « *Portion antérieure d'un maxillaire inférieure, avec cinq molaires de Rhinocéros Randanensis du Château de Randan (Puy-de-Dôme). Donnée par S.A.R. Me Adélaïde – Blainville : ostéographie* ») (Pl. XII 1b),
- Une série de quatre molaires (Pl. XII 2b).

La mandibule notée comme provenant du gisement miocène supérieur d'Eppelsheim (Pl. XII 2b) provient en fait de l'Oligocène de Bournoncle-Saint-Pierre (Haute-Loire) et est à rapporter au grand rhinocérotidé gracile *Ronzotherium velaunum*.

3.4. Pomel et Duvernoy

En 1853, Pomel (1853b) publie son ouvrage « *Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire...* » en un seul volume aux éditions Baillière à Paris. Parallèlement, il publie différentes fractions de cet ouvrage dans les « *Annales de la Société Littéraire et industrielle d'Auvergne* » en 1852 et 1853, notamment la partie des rhinocéros dans le volume de Mars 1853 (Pomel, 1853a). Dans ces deux travaux (1853a, 1853b), Pomel nomme une nouvelle espèce pour le rhinocéros sans corne de Gannat, *Acerotherium lemanense* qu'il décrit très brièvement (Pomel, 1853a, p. 113). Pomel désigne implicitement comme matériel-type le matériel de « *R. incisivus* d'Auvergne » figuré par Blainville (1841) et provenant de Gannat. Pomel (1853a, p. 114) nomme également le rhinocéros à cornes paires de Gannat *Rhinoceros paradoxus*, pour lequel il ne désigne pas de matériel type, et dont le nom valide est *Pleuroceros pleuroceros* (Duvernoy, 1853b).

Probablement en même temps que Pomel, Duvernoy travaille sur sa monographie « *Nouvelles études sur les Rhinocéros fossiles* » où il fait une description minutieuse et détaillée des rhinocéros de Gannat et nomme *Rhinoceros gannatense* pour le rhinocéros sans corne de Gannat. Il publie également des résumés de ses travaux dans les « *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* » qui sont datés du premier semestre 1853 (Duvernoy, 1853a, 1853b). La monographie de Duvernoy parue aux Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle (tome 7, livraison première) est daté de 1853 sur la page de couverture qui correspond en fait à la page

commerciale de livraison. Sur la page de titre, l'ouvrage est daté de 1854-1855, ce qui est la date d'édition du volume, la seule à retenir pour l'œuvre de Duvernoy (date confirmée sur le « *Catalogue of Scientific papers* » de la Royal Society of London, édition de 1868). Les travaux de Pomel, publiés en mars 1853, ont donc priorité sur la monographie de Duvernoy mais aussi sur les résumés publiés par Duvernoy à la fin du premier semestre 1853 (Duvernoy, 1853b). L'épithète *lemanense* a donc priorité sur celui de *gannatense*.

Pour le rhinocéros à cornes paires, l'épithète *pleuroceros* proposé par Duvernoy (1853b) est valide en termes de nomenclature, car Duvernoy fait référence au matériel figuré dans sa monographie (Duvernoy, 1854-1855), alors que Pomel (1853a) n'a pas désigné de matériel-type pour *Rhinoceros paraxodus*.

Le matériel de Gannat figuré par Duvernoy (1854-1855) se compose de :

- « *Rhinoceros pleuroceros* » : un crâne (avec une mandibule) figuré Pl. I (fig. 2a), Pl. III (fig. 2b), Pl. IV (fig. 2c) qui a été apporté au MNHN en septembre 1850 dans un bloc, par les ouvriers carriers de Gannat (Duvernoy, 1853a). Seul le fragment de mandibule est numéroté (MNHN I-1886, fig. Pl. VIII, fig 3 et 4) (confié par M. Bayle in Duvernoy (1854-1855, p. 137) ou « *Baille* » dans le catalogue des collections).
- « *Acerotherium gannatense* » :
 - le crâne MNHN AC 2375, Br. VI 177-1 in Lavocat (1951) et le fragment de mandibule associé MNHN AC 2376, Br. VI 177-2 in Lavocat (1951),
 - deux fragments de mandibules (probablement la mandibule MNHN AC 2337 pour la deuxième),
 - un squelette post-crânien (MNHN Br. VI 177-3) amené en même temps que le crâne de *Pleuroceros* au MNH en 1839, sur un autre bloc (Duvernoy, 1854-1855, Pl. V),
 - divers ossements isolés,
 - le carpe n° MNHN AC 2373 (Duvernoy, 1854-1855, Pl. VII, fig. 2). Sur le catalogue d'entrée du MNHN est noté « *Portion de pied de devant (côté gauche), de l'Acerotherium Gannatense ou Acerothère de Gannat à quatre doigts aux pieds de devant...* »,

Le « rhinocéros de Gannat » en exposition dans la galerie de Paléontologie du MNHN correspond à un montage composite du squelette

Br. VI 177-3 et du crâne MNHN AC 2375 associé à sa mandibule MNHN AC 2376.

4. Matériel et Méthodes pour l'étude de la main des rhinocéros

4.1. Matériel

Tous les spécimens décrits proviennent des collections de l'association paléontologique Rhinopolis de Gannat (certains spécimens sont propriétés du Conseil Général de l'Allier et sont en dépôt à l'association Rhinopolis). On y trouve des éléments isolés et d'autres en connexion anatomique. Certains assemblages de carpe ou tarse ont été nommés pour simplifier les identifications. Le nom donné dépend soit du numéro de carton dans lesquels les fossiles ont été stockés pour les collections antérieures à 2003 (Gt 56, X, Z, B, Gt7...), soit, pour les collections postérieures à 2003, des noms des différents fouilleurs qui leur ont été donnés de façon à différencier ces collections (nom féminin : tarse, nom masculin : carpe).

4.2. Terminologie et abréviations utilisées

La terminologie utilisée pour les éléments du carpe est indiquée Pl. 2 (fig. A).

Abréviations utilisées : **Art** : articulation, **D** : distance, **dia** : diamètre, **diag** : diagonale, **dist** : distal/e, **DDP** : diamètre dorso-palmaire, **dors.** : dorsal/e, **DT** : diamètre transversal, **Fac** : facette, **H** : hauteur, **Ig** : Indice de gracilité, **Long** : longueur, **min** : minimale, **max** : maximale, **McI** : métacarpien I, **McII** : métacarpien II, **McIII** : métacarpien III, **McIV** : métacarpien IV, **McV** : métacarpien V, **palm** : palmaire, **ph** : phalange, **prox** : proximale, **sca** : scaphoïde, **tub** : tubérosité, **unci** : unciforme, **MNHN** : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

4.3. Méthodes

Le protocole de mesures est celui de Wermelinger (1998), modifié dans certains cas (Pl. 2). L'outil statistique employé est le test T de Student, qui permet de vérifier l'existence de deux séries distinctes préalablement identifiées, à un degré de confiance de 95 %. Pour cela, le logiciel libre *Instat plus* a été utilisé. En raison de l'âge individuel très bas des individus correspondants (nouveaux-nés), les mesures des mains tétradactyles "McV-B2-1919" et "Rival" n'ont

pas été prises en considération. Dans les diagrammes utilisés, la largeur des cartouches est fonction du nombre d'individus.

5. Systématique du genre *Diaceratherium* Dietrich, 1931

Si l'on excepte la mention d'une forme proche dans l'Oligocène supérieur de Thaïlande, le genre *Diaceratherium* (Dietrich, 1931) est restreint à l'Oligocène supérieur et au Miocène inférieur d'Europe occidentale (Antoine et al., 2000 ; Marivaux et al., 2004). Selon Brunet et al. (1987), Duranthon (1991) et Cerdeño (1993), le genre forme une lignée anagénétique, avec quatre espèces qui se relaient dans le temps : *D. lamilloquense* Michel, 1987 est l'espèce la plus ancienne (MP29) ; au sommet de l'Oligocène et au début du Miocène (MP30-MN1), le genre est représenté par *D. lemanense* (Pomel, 1853), dont *D. asphaltense* (Depéret et Douxami, 1902) et *D. tomerdingense* (Dietrich, 1931) sont des synonymes récents. *D. aginense* (Répelin, 1917) prend ensuite le relais pendant la biozone MN2, puis *D. aurelianense* (Nouel, 1866) pendant la MN3 et le début de la MN4, zone pendant laquelle le genre s'éteint (Antoine et al., 2000).

Classe MAMMALIA Linné, 1758
Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1848
Sous-famille RHINOCEROTINAE Owen, 1848
Tribu Rhinocerotini Owen, 1848
Sous-tribu Teleoceratina Hay, 1902
Genre *Diaceratherium* Dietrich, 1931

Diaceratherium lemanense (Pomel, 1853)

1822 – *Lophiodon* de Gannat – Cuvier
1839 – *Badacatherium borbonicum* – Croizet (manuscrit)
1841 – *Rhinoceros incisivus* d'Auvergne – de Blainville
1853 – *Acerotherium lemanense* – Pomel
1854-1855 – *Acerotherium gannatense* – Duvernoy
1854-1855 – *Acerotherium randannense* – Duvernoy
1900 – *Acerotherium lemanense* – Osborn
1902 – *Diceratherium asphaltense* – Depéret et Douxami
1931 – *Diaceratherium tomerdingense* – Dietrich
1951 – *Diceratherium (Brachydiceratherium) lemanense* – Lavocat
1991 – *Diaceratherium lemanense* – Duranthon

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

Autre matériel-type :

- Carpe gauche (MNHN AC-2373), figuré par Blainville (1841, Pl. Xb) et par Duvernoy (1854-1855, Pl. VII, fig. 2),
- un humérus, un radius et un métacarpien III (non retrouvés en collection au MNHN) (fig. Blainville, 1841, Pl. Xb),
- une astragale, un calcanéum et un métatarsien (fig. Blainville, 1841, Pl. XIb) (non retrouvés en collection au MNHN),
- une incisive (fig. Blainville, 1841, Pl. XII 1d),
- la rangée dentaire MNHN 1876-10 Cr. 13/AC 2372/1888-1 (fig. Blainville, 1841, Pl. XII 1d) utilisée par Croizet pour *Badacatherium borbonicum*,
- un fragment de mandibule (symphyse) N° MNHN AC 2302 de Randan (sur catalogue MNHN : « *Portion antérieure d'un maxillaire inférieure, avec cinq molaires de Rhinocéros Randanensis du Château de Randan (Puy-de-Dôme). Donnée par S.A.R. Me Adélaïde – Blainville : ostéographie* ») (fig. Blainville, 1841, Pl. XII 2b ; Duvernoy, 1854-1855, Pl. VII, fig. 3 et Pl. VIII, fig.5),
- Une série de quatre molaires (fig. Blainville, 1841, Pl. XII 2b).

Localité type : Gannat (Allier, France).

Répartition géographique : Europe occidentale et centrale.

Répartition stratigraphique : Oligocène supérieur (MP30) et Miocène inférieur (MN1).

Matériel de Gannat : éléments du carpe étudiés (collection Rhinopolis) :

- Individu « C » : main droite complète (manquent ph1 et ph3 du McII, ph2 du McIII et phalanges du McIV) et main gauche complète (manquent sca, ph1 et ph3 du McII, ph1 et ph3 du McIV),
- Individu « GT7 » : main droite incomplète (sca, unci et McV vestigial),
- Individu « Pierre-Henri » : main gauche incomplète (unci, McIV et McV), vestigial et pathologique,

- Individu « B » : main droite incomplète (sca, unci, McIV, McV fonctionnel, ph2 et ph3 du McIII et ph1 du McV),
- McV « B2-0049 » (vestigial),
- McV « B2-1624 » (vestigial).

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

1913 – *Aceratherium lemanense* Pomel – Vasseur
1917 – *Teleoceras aginense* – Répelin
1917 – *Brachypotherium aginense* – Répelin
1948 – *Teleoceras aginense* Répelin – Richard
1951 – *Diceratherium (Brachydiceratherium) lemanense* (Pomel) – Lavocat

Lectotype : Crâne (« crâne B ») et mandibule associée appartenant à un jeune adulte, décrits et figurés par Répelin (1917).

Localité type : Laugnac (Lot-et-Garonne, France), MN2.

Répartition géographique : Europe occidentale et centrale.

Répartition stratigraphique : Miocène inférieur, Agénien (MN1-MN2).

Matériel de Gannat : éléments du carpe étudiés (collection Rhinopolis) :

- Individu « Agi » : Main droite incomplète (sca, unci, McIV, McV fonctionnel, ph1-2 du McV),
- Individu « Virgile » : Main droite incomplète (sca, unci, McIV, McV fonctionnel et phalanges du McV),
- Individu « Guillaume » : Main droite incomplète (sca, unci, McIV, McV fonctionnel et phalanges McV) et main gauche incomplète (unci et McV fonctionnel),
- Individu « POA » : main droite complète (manque pisiforme) et main gauche complète (manque trapèze),
- McV « B2-2036 » : McV, ph1+ph2 du McV,
- Individu « Novembre » : main droite complète (manque trapèze) et main gauche complète (manquent trapèze, ph1 du McII) ; McV développé mais non articulé distalement,
- Individu « Jean Marc-Cyril » : main droite gauche incomplète (sca, unci, McIV, McV fonctionnel, ph1 et ph2 du McV et sésamoïde),
- Individu « Bâtonnet » : main droite incomplète (sca, unci, magnum, McV fonctionnel, ph1 et ph3 du McV) et main gauche incomplète (McV, ph1 et ph2 du McV),
- Individu « Rhino 7 » : Main droite incomplète (sca, ph1 et ph2 du McV),
- Individu « Rival » : Main gauche incomplète (sca, unci, McIV, McV et phalanges du McV), juvénile, (nouveau-né),

- McV « B2-1919 » : main droite incomplète (McV et ph1 du McV), juvénile (nouveau-né).

L'omoplate MNHN AC 2313 de Gannat (Blainville, 1841, Pl. Xb) appartient elle aussi à *Diaceratherium aginense* (cf. Pl ; VI, fig. 1).

6. Etude du carpe des *Diaceratherium* de Gannat

6.1. Description comparative

Les os des deux séries provenant de Gannat sont d'abord décrits et comparés les uns aux autres. Pour chaque os, une comparaison est ensuite faite avec le matériel type de *D. lemanense*, conservé au MNHN, décrit et illustré par Pomel (1853) et Duvernoy (1854-1855), et celui de *D. aginense*, décrit et illustré par Répélin (1917) et Bonis (1973).

6.1.1. Scaphoïde (Os carpi radiale) (Pl. 3)

Les individus rapportés à *D. aginense* montrent une concavité de la facette proximale plus profonde, avec une hauteur palmaire plus grande. *D. aginense* se caractérise morphologiquement par une tubérosité palmaire qui se prolonge distalement. Le spécimen attribué à l'individu "Novembre" montre une convexité médiale de la facette proximale moins importante que chez les autres *D. aginense*, mais ses proportions sont par ailleurs identiques à celles de cette espèce et il s'agit d'un individu subadulte. Au-dessus de la facette pour le trapézoïde, *D. aginense* montre une gouttière plus profonde (Pl.3, Fig. C-D).

Sur la face latérale, le scaphoïde s'articule avec le semi-lunaire par trois facettes : une facette articulaire proximo-dorsale (1), en contact proximal avec la facette pour le radius ; une facette distale (2) semi-elliptique, inclinée sagittalement et en contact avec celle du magnum ; une troisième surface palmaire (3), elle aussi semi-elliptique et projetée sur un tubercule (le plan de contact avec le semi-lunaire est incliné par rapport au plan sagittal). Cette dernière est séparée de la surface n°1 par une dépression d'une largeur significativement supérieure chez *D. lemanense*. Sur la face palmaire, la tubérosité, en disposition diagonale, est plus gracile chez *D. aginense* que chez *D. lemanense*, à l'exception de l'individu "B" chez lequel elle est relativement gracile (Pl.3, Fig. A-B).

La surface d'articulation distale la plus latérale, qui répond au trapèze, est en forme de demi-lune chez *D. aginense* et triangulaire chez *D. lemanense*, plus concave chez la première espèce (Pl.3, Fig. H-I).

En général, *D. aginense* présente des plus grandes dimensions, comme la hauteur palmaire (Hpalm) et une plus grande gracilité (Ig HPalm). L'épaisseur de la tubérosité palmaire (DT tub. palm.) est en particulier nettement plus importante chez *D. lemanense*. Enfin, la distance entre les facettes 1 et 3 pour le semi-lunaire (Dist. Fac. 1-3) est également plus grande chez *D. lemanense* (Pl.3, Fig. E à L).

En ce qui concerne le scaphoïde, les caractères observés sur chacune des deux séries de Gannat correspondent parfaitement à ceux présents dans la littérature chez *D. lemanense* d'une part et *D. aginense* d'autre part (Répélin, 1917; Bonis, 1973).

6.1.2. Magnum (Os Carpal III) (Pl. 4)

Le magnum est surmonté par la proéminence proximale d'une apophyse palmaire qui est plus haute chez *D. aginense* que chez les spécimens attribués à *D. lemanense*.

La partie proximale porte une facette articulaire destinée au semi-lunaire équivalent à une bande d'articulation étroite qui inclut un tubercule proéminent. Il existe une deuxième surface articulaire, qui correspond au scaphoïde et déborde sur la face dorsale. En vue distale on voit aussi une facette médiale pour le trapézoïde (plus concave sagittalement chez *D. lemanense*) et une deuxième, latérale, qui répond à l'unciforme (Pl. 4, Fig. A-B).

La face dorsale du magnum diffère selon les séries considérées : ainsi, celui de « C » (*D. lemanense*) montre une face sub-pentagonale, avec le bord latéral de la face antérieure convexe, alors que tous les spécimens attribués à *D. aginense* ont un bord en dièdre, ce qui correspond à la description faite par Répélin (1917) pour cette espèce. Sous cette orientation, la hauteur du tubercule palmaire est plus grande chez *D. aginense* que chez *D. lemanense* (Pl. 4, Fig. C à E).

En vue médiale, la facette d'articulation avec le trapézoïde est plus concave chez *D. lemanense*. Distalement à cette facette, la facette pour le McII est légèrement concave et allongée dorso-palmairement. Celle-ci est légèrement incurvée proximo-distalement chez *D. aginense* et rectangulaire chez *D. lemanense*. Le contact entre la facette du trapézoïde et celle pour le McII

présente un bord antérieur très échancré chez *D. aginense*, avec une insertion ligamentaire (B2-3162, « POA »d). Ce contact est beaucoup moins échancré chez *D. lemanense* (B2-1476 « B »d) et chez l'individu « Novembre », pourtant attribué à *D. aginense*. La surface articulaire proximale pour le scaphoïde, présente un bord concave chez *D. aginense* et rectiligne chez *D. lemanense* (Pl. 4, Fig. F à I).

En vue latérale, le magnum présente une facette articulaire, étroite et à contour semi-lunaire pour l'unciforme. Cette surface jouxte proximale celle pour le pyramidal. La facette antérieure du semi-lunaire est située dans un même plan de celui de la surface pour l'unciforme, sur l'individu *D. lemanense* « C », et dans un plan différent sur l'autre espèce.

L'examen bibliographique des séries type de chacune des deux espèces du Miocène basal confirme les différences observées sur le matériel de Gannat.

6.1.3. Unciforme (Os Carpale IV) (Pl. 5)

La tubérosité palmaire de la face proximale est très robuste chez les *Diaceratherium* de Gannat. Sur l'unciforme des individus tridactyles, la facette du pyramidal rejoint latéralement la facette qui répond au McV. Les deux facettes se rapprochent au fil des stades ontogénétiques. Chez les spécimens attribués à *D. lemanense*, il existe un contact large entre les facettes du McV et du pyramidal. Les unciformes de l'individu tridactyle "Novembre" (*D. aginense*) ne présentent pas contact entre les deux facettes, séparées par un ligament. Sur l'échantillon étudié, le contact entre les facettes du McV et du pyramidal est donc une caractéristique diagnostique de *D. lemanense* plutôt qu'une caractéristique liée à la tridactylie (Pl. 5, Fig. A à C).

Sur la face dorsale, il n'y a pas de différences morphologiques significatives, mis à part le tubercule latéral plus marqué sur la partie dorsale de la facette du McV chez *D. lemanense* (Pl. 5, Fig. D-E).

En vue disto-médiale, l'unciforme présente une facette pour le magnum plus étroite proximo-distalement chez *D. lemanense* (Pl. 5, Fig. F-G).

En vue disto-latérale, l'orientation de la facette pour le McV est plus proche de l'horizontale chez *D. aginense*. Le tubercule palmaire présente une grande variabilité morphologique et métrique au sein de chacune des deux séries. La facette du McV est en général plus

proche de la verticale chez *D. lemanense*, à l'exception de « B » et « POA », individus tétradactyles qui présentent la valeur moyenne des tridactyles (45°). L'angle d'articulation pour le McV est donc plus variable chez *D. aginense* que chez *D. lemanense*, peut-être en relation avec le développement du McV, lui-même variable.

Le diamètre antéro-postérieur de la facette pour le pyramidal est plus grand chez *D. lemanense* (DDP Fac Pyramidal, fig. I, Pl. 5), alors même que les dimensions générales de l'os sont plus faibles chez cette espèce : les différences sont très significatives pour la hauteur dorsale (Hdors, fig. H, Pl. 5), le diamètre transversal palmaire (DTpalm, fig. J, Pl. 5) et la hauteur palmaire. *D. aginense* présente des I_G plus grands ($I_G L/DT$, fig. K, Pl. 5).

6.1.4. Métacarpien II (Pl. 6)

Comme les autres métacarpiens, le McII des diacérathères de Gannat est robuste. La facette pour le trapézoïde est concave transversalement et légèrement convexe sagittalement (avec une convexité plus marquée chez *D. lemanense*). Latéralement, une crête sagittale la sépare de la facette pour le magnum, subverticale. Une tubérosité dorso-latérale est présente, plus développée chez *D. aginense* (Pl. 6, fig. A-B).

En vue latérale, l'articulation pour le McIII s'effectue par l'intermédiaire de deux facettes séparées de hauteur identique chez *D. lemanense* et sur le McII droit de « Novembre » (*D. aginense*) (Pl. 6, fig. E-G). Elle forme en revanche une bande sagittale, dont la hauteur décroît vers l'arrière chez *D. aginense* (aussi sur le McII gauche de « Novembre »). En vue antérieure, la facette pour le magnum, également en bande, est plus verticale chez *D. lemanense* et l'individu tridactyle « Novembre ».

La face médiale de la diaphyse montre une forte tubérosité qui correspond à l'insertion du muscle extenseur oblique du carpe. Entre celle-ci et la surface articulaire pour le trapèze on observe une dépression proximo-distale, plus profonde chez *D. aginense*. Médialement, la surface du trapézoïde est prolongée du côté médio-palmaire par une facette recevant le trapèze, formant une bande étroite chez *D. lemanense* et triangulaire chez *D. aginense* (Pl. 6, fig. C-D).

Palmairement, la diaphyse a une surface plus ou moins plane, avec de zones rugueuses d'insertion musculaire (*M. flexor carpi ulnaris*). Sur la partie proximale de la face palmaire, il existe un deuxième tubercule central, subdivisé en deux chez *D. lemanense*. L'épiphyse distale de cet

os présente un relief intermédiaire beaucoup plus saillant chez *D. lemanense* (Pl. 6, fig. H-J), mais beaucoup plus tranchant chez *D. aginense*.

Le McII présente globalement des dimensions plus grandes et des proportions plus graciles chez *D. aginense* (Pl. 6, fig. K).

6.1.5. Métacarpien III (Pl. 7)

En vue proximale et dorsale, la facette articulaire pour le magnum est à concavité transversale plus marquée chez *D. aginense* (Pl. 7, fig. A-C, D-E).

Médialement, la facette pour le McII, de contour réniforme, est plus basse dorsalement et étroite palmairement pour l'individu « Novembre » que pour les autres spécimens attribués à *D. aginense* (Pl. 7, fig. F-G).

Sur la face latérale, la facette articulaire dorsale pour le McIV est en triangle arrondi chez *D. lemanense* et subtriangulaire chez *D. aginense* (plus étroite pour l'individu « Novembre »). La facette palmaire présente un contour ovale de grande taille chez *D. aginense* et plus elliptique et petite chez *D. lemanense*. La surface palmaire est verticale, alors que la première est inclinée par rapport à cette verticale. Elles sont séparées par une gouttière (Pl. 7, fig. H-I).

En vue distale, le McIII présente un relief intermédiaire beaucoup plus saillant et tranchant chez *D. lemanense* ; il y atteint le bord dorsal de la facette distale. Cette tête montre une rotation par rapport à l'axe de la partie dorsale de l'os et elle est plus large, pour un diamètre dorso-palmar équivalent, chez *D. aginense* aplatie dorso-palmar. Le bord antérieur est subrectiligne chez *D. aginense* et très convexe chez *D. lemanense*. En vue latérale, la poulie distale est très saillante du côté palmaire chez *D. lemanense*. Pour cet os, il existe des valeurs significativement différentes entre les échantillons rapportés à *D. lemanense* et à *D. aginense* (Pl. 7, fig. M à R). *D. aginense* présente des dimensions plus grandes, sauf pour le DDP dist., proportionnellement plus petit. Cet os montre aussi un I_G plus élevé chez *D. lemanense*. Si la portée des résultats est amoindrie par la présence d'un échantillon disponible très réduit (3 spécimens), le reste des spécimens découverts à Gannat confirme cette observation.

6.1.6. Métacarpien IV (Pl. 8)

En vue proximale, le McIV est trapézoïdal. La facette avec l'unciforme occupe la moyenne partie de l'extrémité proximale (Pl. 8, fig. A-B). En vue dorsale, le bord dorsal est plan et presque rectiligne chez *D. lemanense* et

légèrement plus haut dorso-médialement chez *D. aginense* et les individus « B » et « Novembre » (Pl. 8, fig. C-D). Il faut noter, aussi, une concavité plus marquée sur la facette du magnum chez *D. aginense*. En vue latérale, la surface articulaire pour le McV est plus courte et plus convexe dorso-palmar. Elle est plus importante chez les tridactyles (Pl. 8, fig. E, F, G).

En face dorsale, le corps est incurvé vers l'extérieur, avec une concavité latérale beaucoup plus accentuée chez *D. aginense* et une tubérosité latéro-distale plus importante chez *D. lemanense* (Pl. 8, fig. C-D).

En vue latérale, la facette articulaire pour le McV, plus étalée chez des tridactyles, est en contact proximal avec la facette pour l'unciforme. Cette surface est de forme et de taille très variable, mais légèrement concave (Pl. 8, fig. E, F, G).

Sur l'extrémité distale, comme les deux métacarpiens décrits auparavant, le McIV a deux gorges marquées de part et d'autre d'un relief intermédiaire, nettement plus tranchant chez *D. aginense*.

Les différences métriques entre les deux espèces sont significatives (Pl. 8, fig. H, I, J) : le McIV est plus robuste chez *D. aginense* (I_G plus élevé).

6.1.7. Métacarpien V (Pl. 9-10)

Le McV est un os qui montre une grande variabilité morphologique au sein de l'échantillon disponible, surtout chez *D. aginense* (Pl. 9-10). L'individu « Novembre » est un parfait exemple de cette grande variabilité individuelle, intra- et interspécifique (Pl. 9, fig. E ; Pl. 10, fig. A et B). *D. aginense* présente généralement quatre doigts fonctionnels à la main (à l'exception du tridactyle « Novembre »), alors que le cinquième métacarpien est réduit à un nodule chez *D. lemanense*, sauf chez l'individu tétradactyle « B » (Pl. 9, fig. C ; Pl. 10, fig. L).

Le McV a un profil recourbé et la première caractéristique évidente est une plus grande longueur chez *D. aginense*. La facette articulaire pour l'unciforme, convexe et allongée dorso-palmar, occupe toute la face proximale. Le contour de cette surface est très variable (Pl. 9, fig. A, C-E). En vue médiale, le McV présente une surface articulaire pour le McIV, laquelle est sub-concave dans la direction sagittale.

Dorsalement, on observe une protubérance sur l'épiphyse proximale de tous les spécimens (Pl. 9, fig. B, E, F, H-J). Les McV fonctionnels présentent une diaphyse légèrement incurvée, avec une forte convexité latérale (Pl. 9-

10). Les McV vestigiaux sont trapus et sans diaphyse distincte, à l'exception des McV « B2-49 » (*D. lemanense*, Pl. 10, fig. I) et B2-3265 de l'individu « Novembre » (*D. aginense*, Pl. 10, fig. A), dont la diaphyse est allongée mais dépourvue d'articulation distale.

L'extrémité distale est arrondie et dépourvue de toute surface articulaire sur les pièces vestigiales, alors qu'elle montre une facette d'articulation pour la phalange 1 chez les individus tétradactyles (Pl. 9, fig. C et D). Sur l'épiphyse distale, la facette pour la phalange 1, en position dorso-distale, est plane transversalement. La partie palmaire de la facette distale répond à un sésamoïde ; elle est concave transversalement et régulièrement convexe proximo-distalement.

Statistiquement, ces deux espèces montrent des différences significatives pour la hauteur de la facette pour la phalange 1, le diamètre transversal de l'extrémité proximale, la longueur et la longueur maximale (Pl. 9, fig. K et L).

6.2. Comparaison avec le matériel de référence des deux espèces (*D. lemanense* et *D. aginense*)

La main provenant de Gannat (MNHN AC-2373) présente un McV avec une diaphyse allongée. La diaphyse étant brisée, la partie distale étant manquante, il demeure une incertitude sur la fonctionnalité ou la non-fonctionnalité de ce McV. Il ressemble beaucoup au McV vestigial « B2-49 » de Gannat (*D. lemanense*). Tous deux possèdent en particulier une section transversale circulaire. Par ailleurs, le reste de la main conservée au MNHN est en tous points identique aux spécimens que nous avons rapportés à *D. lemanense*.

6.3. Aspect fonctionnel : indices de relation (I_R) et de gracilité (I_G) des métacarpiens II-III-IV de *D. lemanense* et de *D. aginense*

Afin de contrôler d'éventuelles différences dans la pose et l'équilibre des mains des deux espèces de Gannat (en particulier liées à la tridactylie et à la tétradactylie) nous avons comparé les longueurs relatives des métacarpiens à l'aide des indices de relation (I_R) et de gracilité (I_G) : $I_R \text{ McII/ McIV} = \text{Long McII/ McIV}$, $I_R \text{ McIII/ McII} = \text{Long McIII/ McII}$, $I_R \text{ McIII/ McIV} = \text{Long McIII/ McIV}$ et $I_G = \text{Long/ DT}$ (pour McII, McIII et McIV).

Le McIV est plus court et plus large chez *D. lemanense* par rapport aux McII et McIII. Chez *D. aginense*, c'est au contraire le McIV qui est plus long et plus puissant.

L' I_G calculé présente des valeurs plus importantes chez *D. lemanense* pour le McII ; pour le McIII, les deux espèces montrent des indices de gracilité très proches ; en revanche, le McIV de *D. aginense* est un peu plus robuste (Tableau 2).

La comparaison des individus tridactyles et tétradactyles sur la mesure de l' I_G montre que les tridactyles présentent une valeur légèrement supérieure pour le McIII. En ce qui concerne les McII et McIII, un seul spécimen de *D. aginense* tétradactyle a pu être mesuré, ce qui minimise la portée des observations. La réduction du McV chez *D. lemanense* paraît donc impliquer un changement des proportions relatives des McII-III-IV, probablement lié au déplacement du poids de l'animal sur les trois doigts qui restent fonctionnels.

Par ailleurs, l'écartement des doigts est sensiblement plus grand chez *D. aginense*, ce qui est visible sur l'orientation des facettes entre McII et McIII, et entre McIII et McIV. La main est donc beaucoup plus large et spatulée chez *D. aginense*. L'hypothèse la plus plausible est qu'il s'agissait d'un taxon adapté à la marche sur des sols très meubles. La persistance d'un McV développé chez *D. aginense* va dans le même sens.

7. Implications

L'étude anatomique du carpe des diacérathères de Gannat prouve pour la première fois la présence de *Diaceratherium aginense* dans les spécimens récoltés lors des fouilles 1993 à 2007 : auparavant, seuls *Diaceratherium lemanense* et *Pleuroceros pleuroceros* y avaient été reconnus. D'autre part, *Diaceratherium lemanense* et *D. aginense* sont la première fois retrouvés associés dans le même gisement, avec des éléments de squelette entremêlés dans certaines poches.

La découverte conjointe de ces deux espèces de *Diaceratherium* permet d'ailleurs d'affiner l'âge de plusieurs poches de Gannat – du moins pour les fouilles bien localisées –, en donnant un cachet miocène aux niveaux fossilifères correspondants : la présence de *Diaceratherium aginense* indique en effet l'appartenance du gisement à la biozone MN1. Toutefois, il est à noter que le niveau repère MP30 (entre 23,3 et 23,03 Ma, soit 0,27 Ma) et la

biozone MN1 (entre 23,03 et 22,8 Ma, soit 0,23 Ma) ont une durée très réduite au regard des unités adjacentes (0,7 Ma pour la MP29 et 2,8 Ma pour la MN2 ; Gradstein et al., 2005) et que leur distinction est loin d'être aisée.

Enfin, grâce à l'examen des spécimens illustrés par Répelin (1917) et Bonis (1973), la présence simultanée des deux espèces a également été mise en évidence dans le gisement de Paulhiac (gisement type de la MN1) dans le sud-ouest de la France (Boada-Saña, 2007).

8. Conclusion

A partir des éléments du carpe, il est possible de décompter une dizaine d'individus de *Diaceratherium aginense* ainsi que de *Diaceratherium lemanense*. La plupart de ces individus sont des juvéniles ou des individus âgés. Actuellement, trois crânes de *Diaceratherium* ont été trouvés par l'association Rhinopolis. Ils ne sont pas encore identifiés au niveau spécifique. Les restes de *Pleuroceros* quant à eux restent très fragmentaires.

A l'heure actuelle, l'individu « Pentecôte » découvert en 1993 reste le plus complet, puisque les côtes, les vertèbres, le bassin, le tarse et le carpe sont indéniablement en connexion anatomique. Le crâne, quant à lui, n'a pas été trouvé à proximité du squelette, et sa connexion avec les éléments postcrâniens est sujette à caution.

Les découvertes de ces dernières années ont permis de faire un grand pas dans l'étude de ces rhinocéros d'intérêt historique autant qu'évolutif. L'étude du reste du squelette postcrânien, des éléments dentaires et crâniens du genre *Diaceratherium* fait actuellement l'objet d'un stage de recherche en master 2 paléontologie à l'Université Montpellier 2 (A.B.-S.). Elle devrait permettre de mieux caractériser l'anatomie des deux diacérathères et d'éventuellement valider les hypothèses émises sur les éléments du carpe de Gannat. En particulier, cette étude a pour objectif de mieux cerner les variabilités intra et interspécifiques de ces deux rhinocéros et de préciser leurs relations phylogénétiques au sein du genre *Diaceratherium*.

Remerciements

Nos remerciements vont à la Société Bonargent-Goyon (carrière de Gannat) qui a permis la conduite des différentes fouilles, aux services

techniques de la mairie de Gannat qui a offert un soutien logistique lors des fouilles, aux bénévoles et salariés de Rhinopolis grâce auxquels l'enrichissement des collections de l'association a été possible, à Christophe Bouix pour la préparation du matériel et la reconstitution du squelette de *D. lemanense*, à Pascal Tassy et à Claire Sagne pour l'accès aux collections du MNHN et pour les précieux renseignements fournis, et enfin, à Marguerite Hugué pour la détermination du matériel associé (non-périssoctyles).

Cette étude a pu être réalisée dans le cadre du projet Leader+ « Voyage au pays des Rhinos » cofinancé par l'association Rhinopolis, le Conseil Général de l'Allier et la Communauté Européenne.

Références bibliographiques

- Antoine P.-O., Bulot C., Ginsburg L.,** 2000. Les rhinocérotidés (Mammalia, Perissodactyla) de l'Orléanien (Miocène inférieur) des bassins de la Garonne et de la Loire : intérêt biostratigraphique. C. R. Acad. Sc., Sc. de la Terre et des Planètes, Paris, 330, pp. 571-576.
- Blainville H.-M. Ducrotay de,** 1841. Ostéographie ou Description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et à la géologie, Paris, Arthus Bertrand, 7 volumes.
- Boada-Saña A.,** 2007. La main des rhinocérotidés (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène basal de Gannat (Allier) : combien de doigts et combien d'espèces ? Travail personnel encadré (Master 1 Sciences de la Terre), Université Paul Sabatier (Toulouse III), 29 p. (inédit).
- Bonis L. de,** 1973. Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs - Carnivores - Périssoctyles. Paris, Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat., 192p.
- Brunet M., Bonis L. de, Michel P.,** 1987. Les grands Rhinocerotidae de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe occidentale: intérêt biostratigraphique. Münchner Geowiss. Abh. (A), 10, pp. 59-66.
- Cerdeño E.,** 1993. Étude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du Miocène moyen de France. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 4e sér., 15C (1-4), pp. 25-77.
- Cuvier G.,** 1822. Recherches sur les ossements fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. Tome II, p. 537, Tome III, pp. 395-396.
- Duranthon F.,** 1991. Biozonation des molasses continentales oligo-miocènes de la région toulousaine par l'étude des mammifères. Apports à la connaissance du bassin d'Aquitaine (France). C. R. Acad. Sc., série II, 313, pp. 965-970.

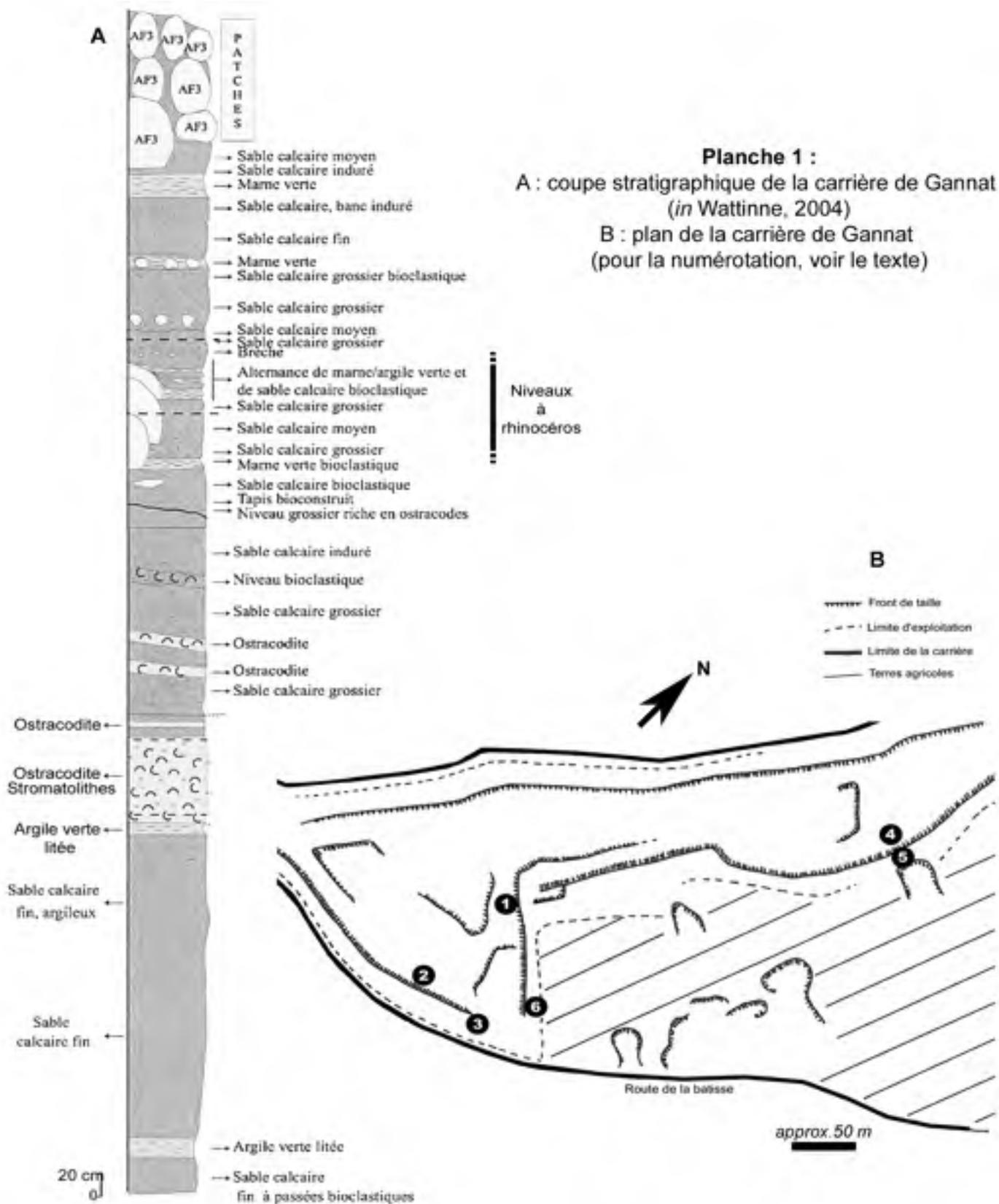
- Duvernoy G.-L.**, 1853a. Nouvelles études sur les Rhinocéros fossiles. C. R. Acad. Sc., 36, pp. 117-125.
- Duvernoy G.-L.**, 1853b. Suite des études sur les Rhinocéros fossiles (Premier mémoire). Des espèces de Rhinocéros des terrains tertiaires miocènes. C. R. Acad. Sc., 36, pp. 169-176.
- Duvernoy, G.-L.**, 1854-1855. Nouvelles études sur les rhinocéros fossiles. *Archives du Muséum national d'histoire naturelle*, 7: 1-144.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G.**, 2005. A Geological Time Scale 2004. Cambridge University Press, Cambridge, 610 p.
- Heissig K.**, 1969. Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim. Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss., 138, pp. 1-133.
- Hugueney M.**, 1997. Biochronologie mammalienne dans le Paléogène et le miocène inférieur du centre de la France : Synthèse réactualisée. Actes du Congrès Biochrom'97, J.P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.). Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier, 21, pp. 417-430.
- Hugueney M., Jonet P., Mathis C.**, 1983. La position biostratigraphique du gisement de Gannat (Allier) au sein de l'Oligocène supérieur : données nouvelles obtenues par la découverte de petits mammifères. In : Actes du symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard 1983, E. Buffetaut, J.-M. Mazin, E. Salmon (Eds), pp. 301-309.
- I.C.Z.N.**, 1999. International code of zoological nomenclature, 4th ed. [= Code international de nomenclature zoologique, 4ème Ed.] / International Commission on Zoological Nomenclature ; International Trust for Zoological Nomenclature, in association with British Museum (Natural History), London, 306 p.
- Lavocat R.**, 1951. Révision de la faune des Mammifères Oligocènes d'Auvergne et du Velay. Editions Sciences et Avenir, Paris, 153 p.
- Marivaux L.**, Chaimanee Y., Yamee C., Srisuk P., Jaeger J.-J., 2004. Discovery of *Fallomus ladakhensis* (Rodentia, Diatomyidae) in the lignites of Nong Ya Plong (Phetchaburi Province, Thailand): systematic, biochronologic and paleoenvironmental implications. *Geodiversitas*, 26, pp. 493-507.
- Osborn H. F.**, 1900. Phylogeny of the rhinoceroses of Europe. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 13, pp. 229-267.
- Pomel A.**, 1853a. Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier. *Ann. Soc. Litt. Ind. Auvergne*, 26, pp. 81-229.
- Pomel A.**, 1853b. Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier. J. B. Baillière, Paris, 193 p.
- Répin J.**, 1917. Études paléontologiques dans le Sud-Ouest de la France: Les Rhinocérotydés de l'Aquitainien Supérieur de l'Agenais (Laugnac). *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 16, pp. 1-47.
- Roman F.**, 1912. Les rhinocérotydés de l'Oligocène d'Europe. *Arch. Mus. hist. nat. Lyon*, 12, pp. 1-92
- Uhlig U.**, 1999. Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der unteroligozänen Spaltenfüllung Möhren 13 bei Treuchtlingen in Bayern. Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss., 170, pp. 1-254.
- Wattinne A.**, 2004. Evolution d'un environnement carbonaté lacustre à bioconstructions, en Limagne bourbonnaise (Oligo-miocène, Massif Central, France). Thèse du Muséum national d'histoire naturelle (Paris), 195 p.
- Wermelinger M.**, 1998. Etude ostéologique du membre thoracique de *Prosantorhinus* cf. *douvillei* (petit rhinocéros du Gisement Miocène (MN4b) de Montréal-du-Gers (Gers, France)). Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, Thèse n°98-TOU3-4077.

Mammifères	Gannat « sommet » MP 30	Gannat « sup. » MN 1	Gannat- coll. Rhinopolis fouilles non localisées (Points 1 à 5)	Fouilles Rhinopolis (Points 4 et 5)	Fouilles Rhinopolis (Point 6)
Marsupiaux :					
<i>Amphiperatherium exile</i>	X		?	?	
Insectivores :					
<i>Amphichinus arvernensis</i>	X		sp.	sp.	
<i>Carposorex</i> sp.	?				
<i>Paratalpa micheli</i>	X				
Lagomorphes :					
<i>Amphilagus antiquus</i>				X	
<i>Piezodus branssatensis</i>	X				
Rongeurs :					indéterminé
<i>Palaeosciurus feignouxii</i>			X	X	
<i>Eucricetodon collatus longidens</i>	X		X	X	
<i>Rhodanomys transiens</i>	X		X	X	
<i>Peridyromys murinus</i>	X				
<i>Bransatoglis concavidens</i>	X				
<i>Heteroxerus paulhiacensis</i>	X		X		
<i>Steneofiber eseri</i>	?				
<i>Plesiosminthus myarion</i>		X			
Soricinae indet.					
Carnivores :	3				
<i>Proailurus lemanensis</i>			X		
<i>Amphicyon</i> sp.	X				
<i>Potamotherium valletoni</i>	?			?	
Autre(s) carnivore(s) indet.			X	?	
Artiodactyles :					
<i>Cainotherium geoffroyi</i>	X		sp.	sp.	sp.
<i>Dremotherium guthi</i>	X		sp.	sp.	
Artiodactyle indet., grande taille				X	
Périsso-dactyles :					
<i>Ronzotherium romani</i>	?				
<i>Eggysodon pomeli</i>	X				
<i>Diaceratherium lemanense</i>	X		X	X	X
<i>Pleuroceros pleuroceros</i>	X		X		
<i>Mesaceratherium paulhiacense</i>			?		
<i>Diaceratherium aginense</i>			X	X	X

Tableau 1 : listes fauniques des différents points de fouilles sur la carrière de Gannat (voir détail dans le texte), modifiées d'après Hugueney et al. (1983), Hugueney (1997)

	<i>D. lemanense</i>	<i>D. aginense</i>
I _G McII	4,25	4,00
I _G McIII	3,48	3,40
I _G McIV	3,99	4,10

Tableau 2. Comparaison des indices de gracilité des McII, McIII et McIV chez les deux espèces de *Diaceratherium* de Gannat.



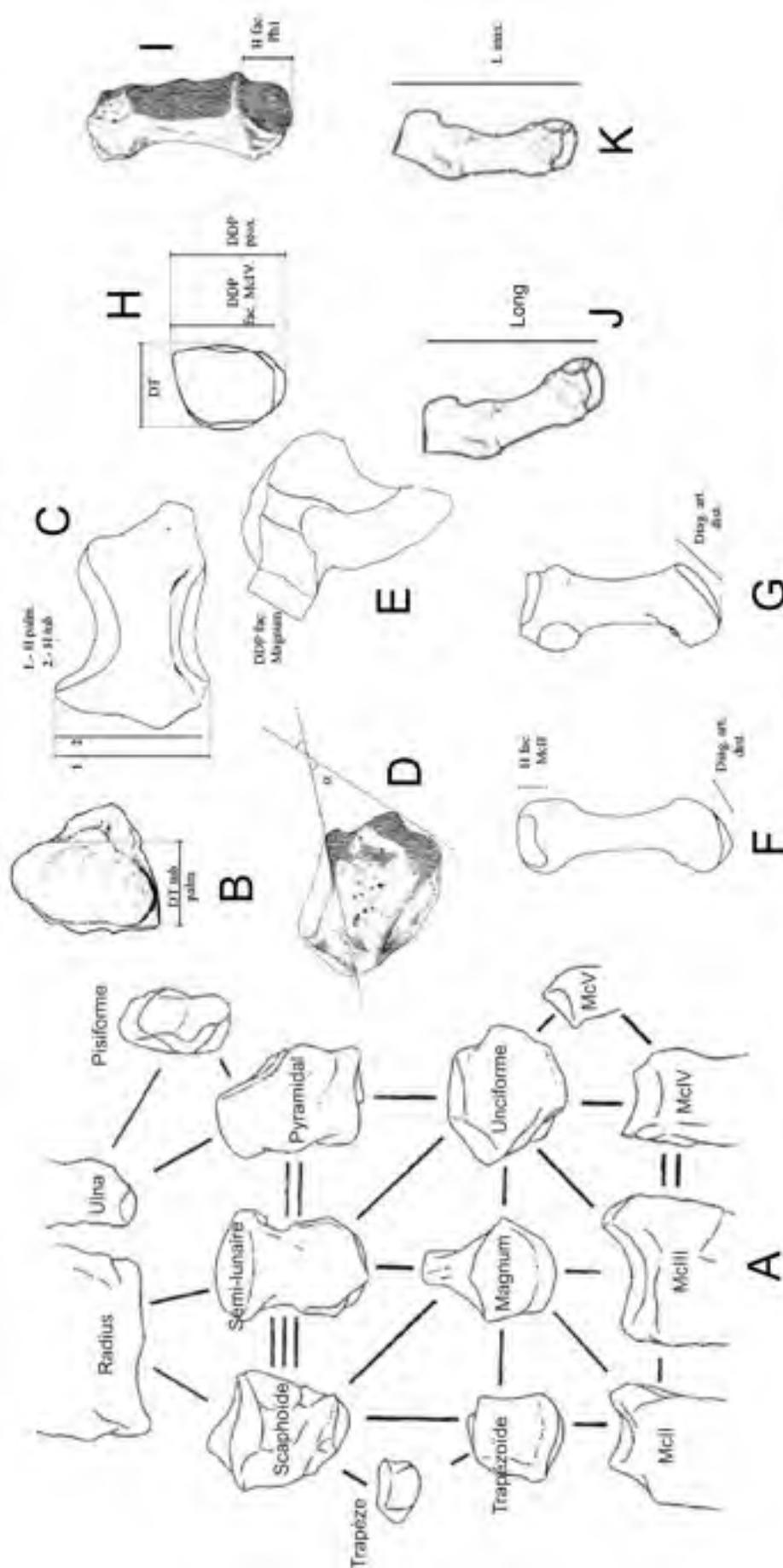


Planche 2 :

- A :** Carpe gauche éclaté du rhinocerotidé miocène tétradactyle *Aceratherium incisivum*, montrant les positions et les relations des os concernés. Modifié d'après Hünemann (1989).
- B à K :** mesures nouvelles ou modifiées par rapport à Wermelinger (1998). **B :** Scaphoïde, vue palmaire ; **C :** Scaphoïde, vue médiale (Wermelinger, 1998) ; **D :** Unciforme, angle Unciforme-facette McV (Bonis, 1973) ; **E :** Unciforme, vue disto-médiale (Wermelinger, 1998) ; **F :** McIII, vue médiale ; **G :** McIV, vue médiale (Wermelinger, 1998) ; **H :** McV, vue proximale (Wermelinger, 1998) ; **I :** McV, vue latéro-dorsale (Bonis, 1973) ; **J :** McV, vue dorsale Longueur McV ; **K :** McV, vue dorsale Longueur max. McV.

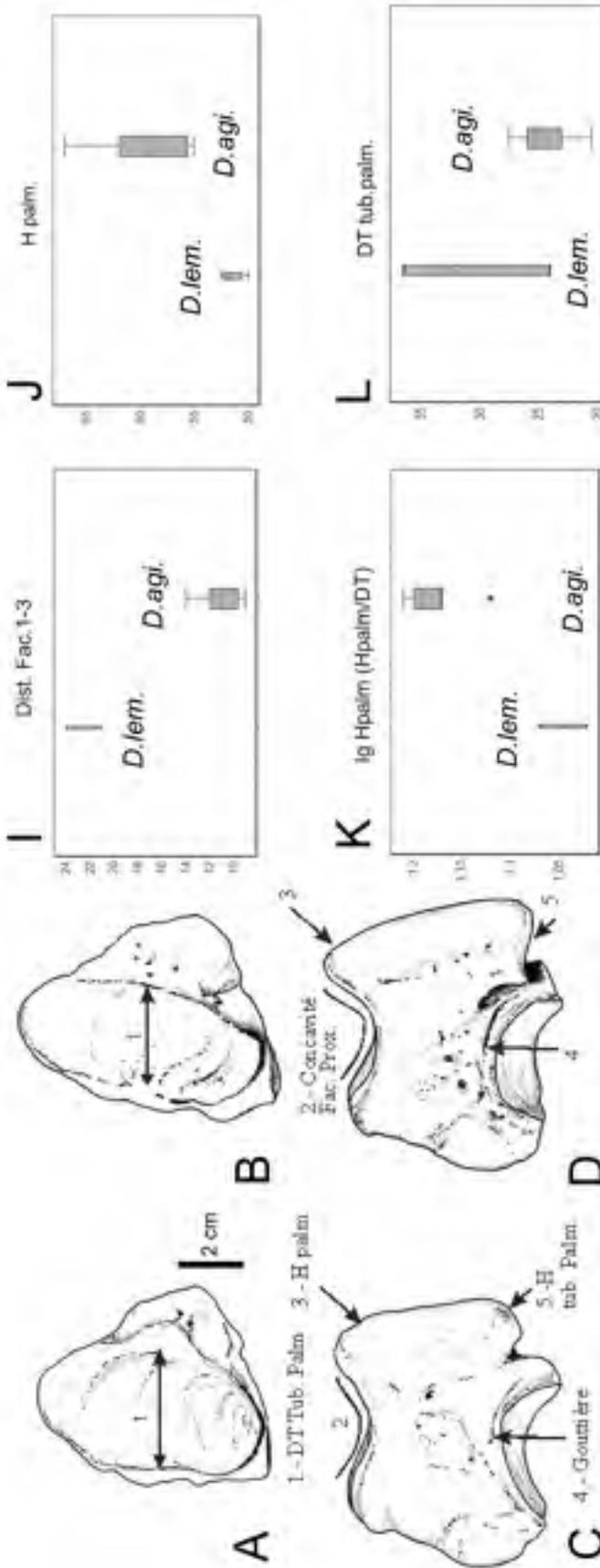


Planche 3 : Scaphoïde

A, C, E, G : *D. lemanense*, B, D, F, H. : *D. aginense*.

A : "GT7" droit (B2-1528), vue palmaire ; **B :** "Virgile" droit (B2-2144), vue palmaire ; **C :** "GT7" droit (B2-1528), vue médiale ; **D :** "Virgile" droit (B2-2144), vue médiale ; **E :** "C" droit (B2-1452), vue latérale ; **F :** "Virgile" droit (B2-2144), vue latérale ; **G :** "C" droit (B2-1452), vue distale ; **H :** "Agi" droit (B2-1493), vue distale.

I à L : Comparaison des dimensions des scaphoïdes chez *D. lemanense* (à gauche) et *D. aginense* (à droite) de Gannat (en mm).

Planche 4 : Magnum

A, C, F : *D. lemanense*
B, D, E, G, H, I : *D. aginense*

A: "C" droit (B2-1476), vue proximale

B: "Novembre" droit (B2-3264), vue proximale

C: "C" droit (B2-1476), vue dorsale

D: "POA" gauche (B2-3162), vue dorsale

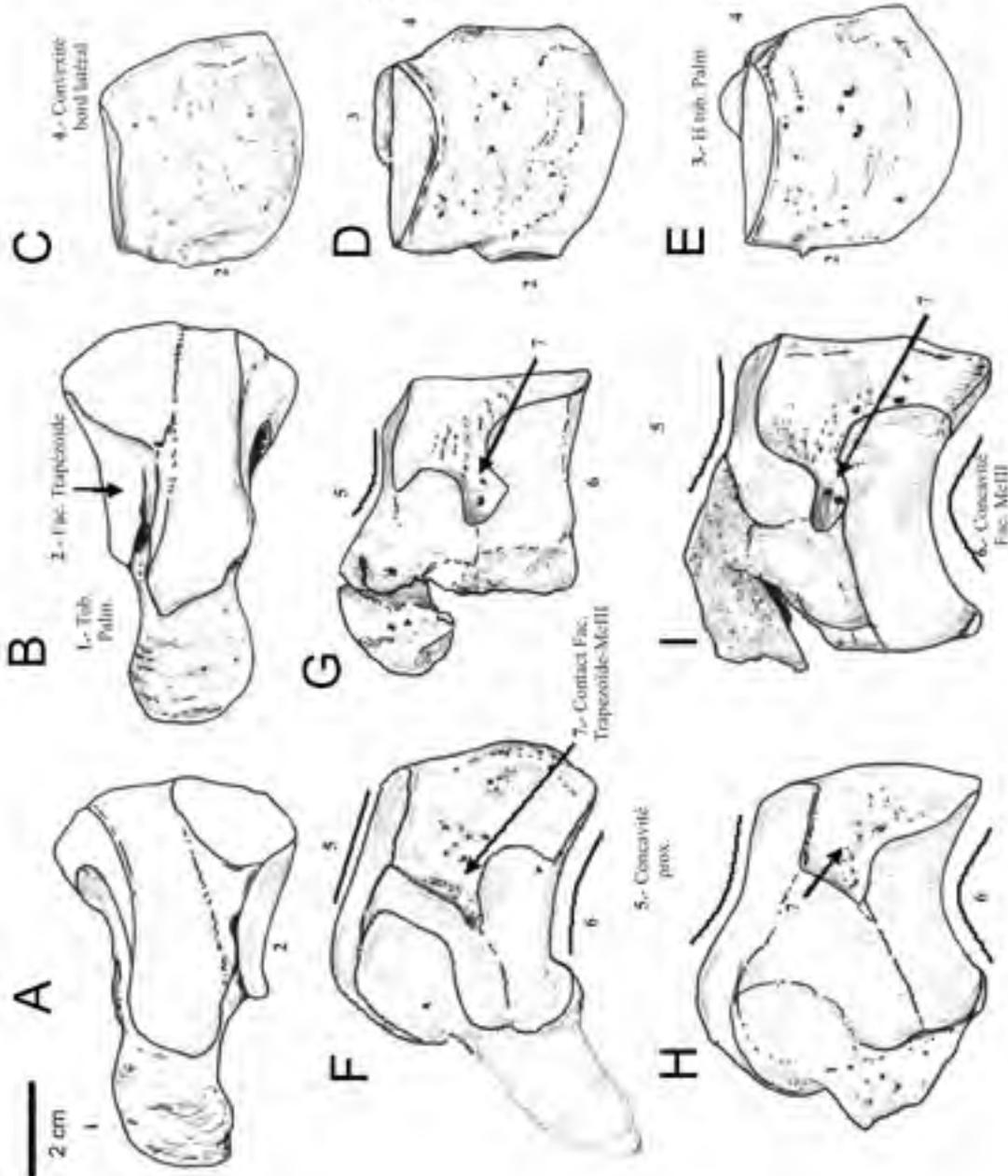
E: "Novembre" gauche (B2-3218), vue dorsale

F: "C" gauche (B2-1476), vue médiale

G: "Bâtonnet" gauche (B2-7506), vue médiale

H: "Novembre" gauche (B2-3218), vue médiale

I: "POA" gauche (B2-3162), vue médiale



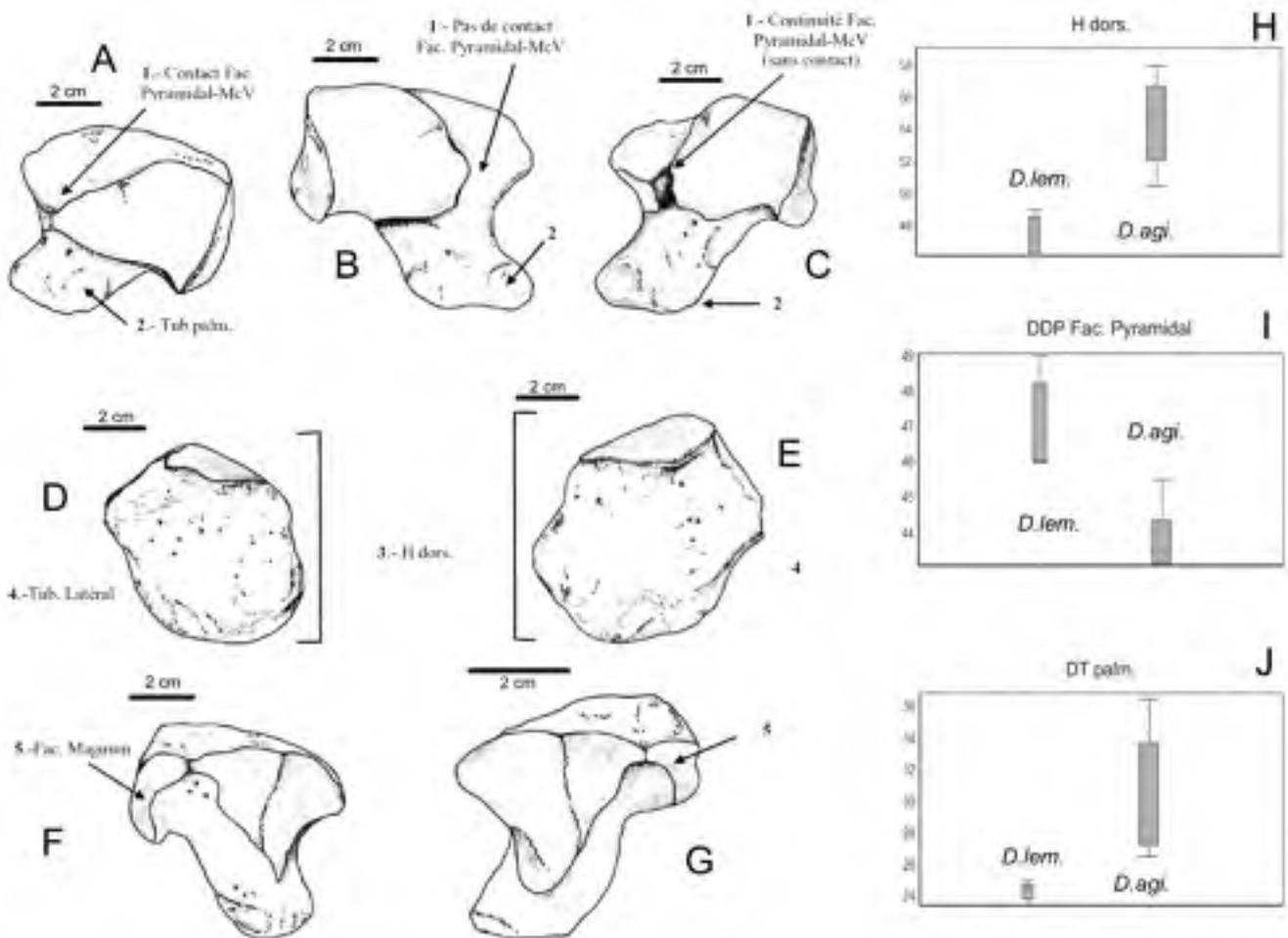


Planche 5 : Unciforme

A, D, F : *D. lemanense* ; B, C, E, G : *D. aginense*

A : "C" gauche (B2-1475), vue proximale ; **B :** "Agi" droit (B2-1497), vue proximale ; **C :** "Novembre" gauche (B2-3217), vue proximale
D : "C" gauche (B2-1475), vue dorsale ; **E :** "Virgile" droit (B2-2112), vue dorsale ; **F :** "C" gauche (B2-1475), vue disto-médiale ;
G : "Virgile" droit (B2-2112), vue disto-médiale.

H à K : Comparaison des dimensions des unciformes chez *D. lemanense* (à gauche) et *D. aginense* (à droite) de Gannat (en mm).

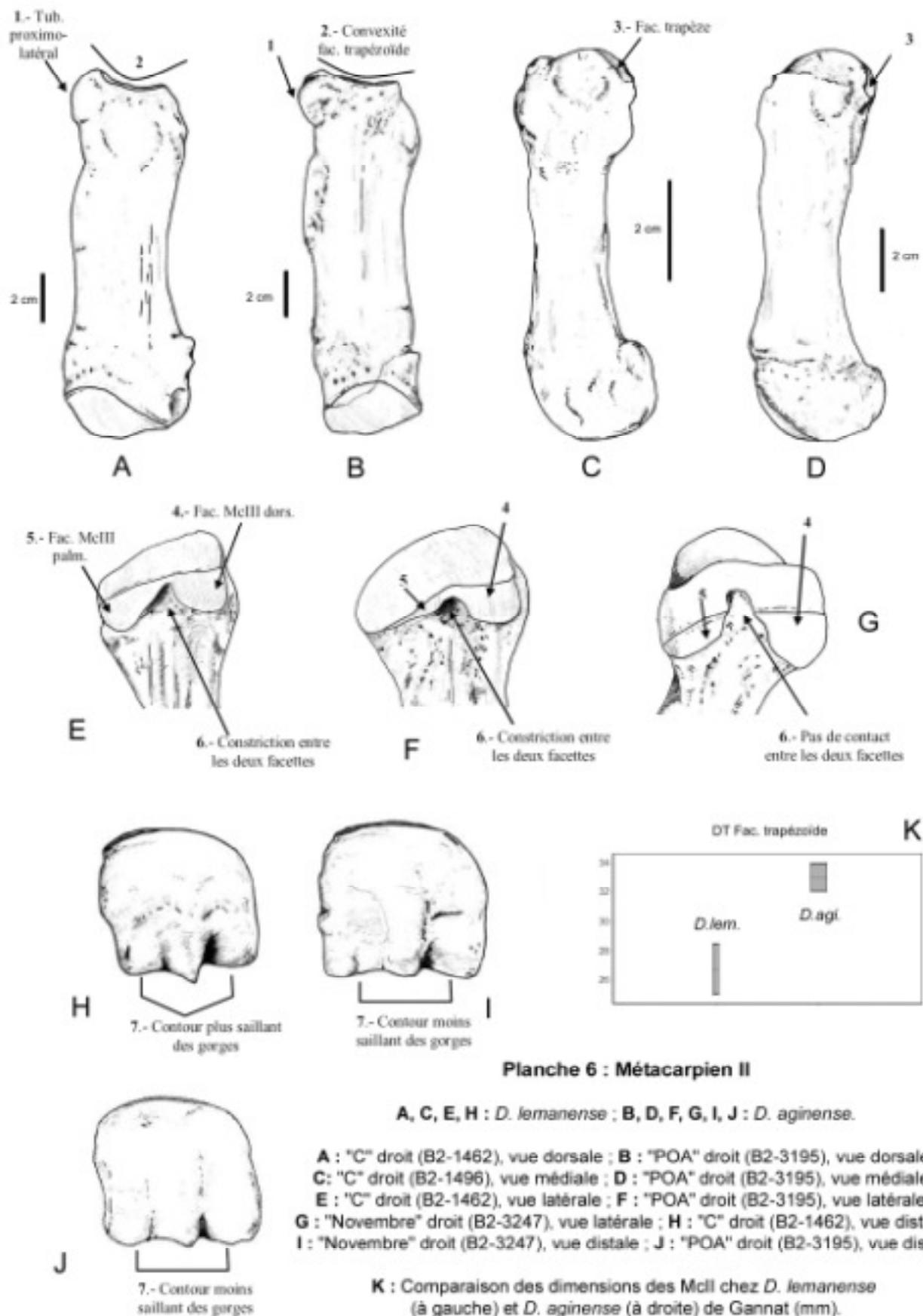


Planche 6 : Métacarpien II

A, C, E, H : *D. lemanense* ; **B, D, F, G, I, J :** *D. aginense*.

A : "C" droit (B2-1462), vue dorsale ; **B :** "POA" droit (B2-3195), vue dorsale
C : "C" droit (B2-1496), vue médiale ; **D :** "POA" droit (B2-3195), vue médiale ;
E : "C" droit (B2-1462), vue latérale ; **F :** "POA" droit (B2-3195), vue latérale ;
G : "Novembre" droit (B2-3247), vue latérale ; **H :** "C" droit (B2-1462), vue distale ;
I : "Novembre" droit (B2-3247), vue distale ; **J :** "POA" droit (B2-3195), vue distale

K : Comparaison des dimensions des McII chez *D. lemanense* (à gauche) et *D. aginense* (à droite) de Gannat (mm).

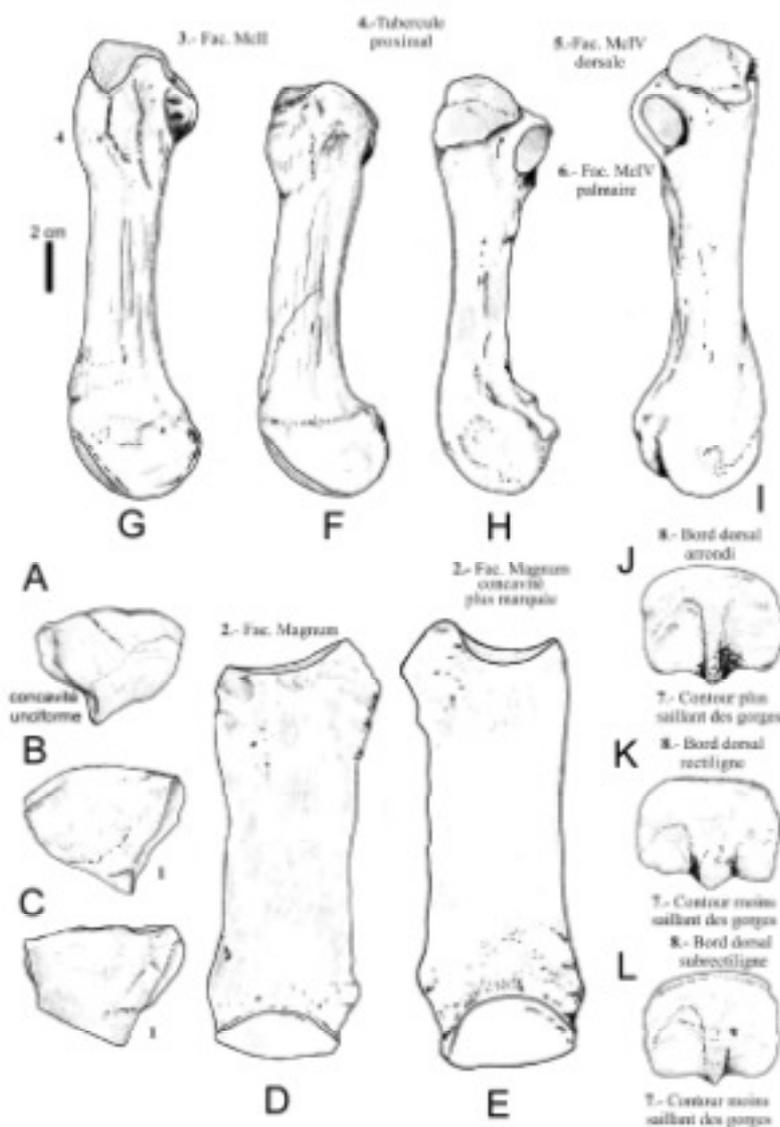
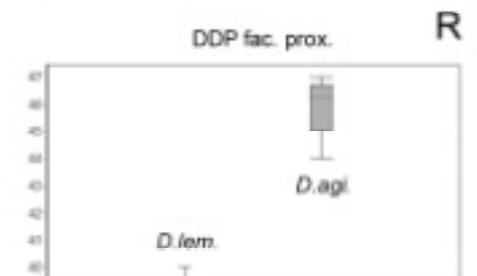
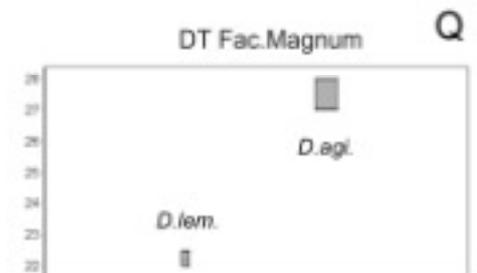
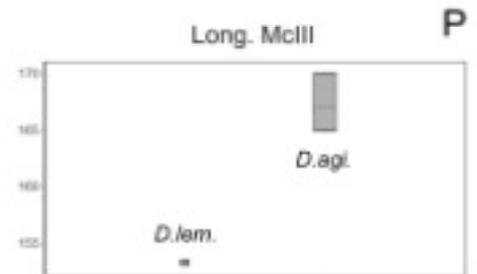
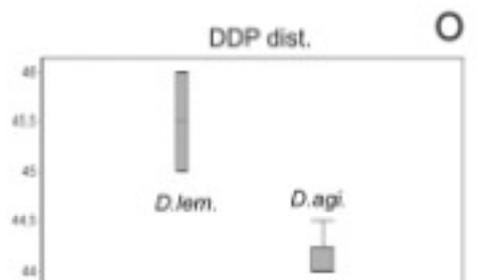
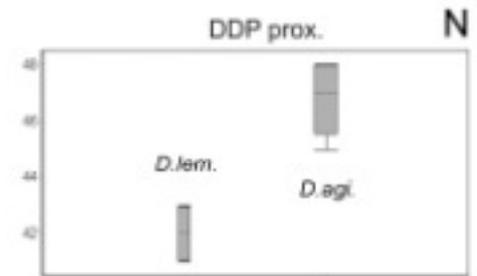
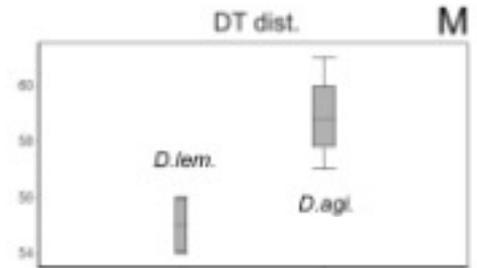


Planche 7 : Métacarpien III

A, D, F, H, J : *D. lemanense* ; B, C, E, G, I, K, L : *D. aginense*.

- A : "C" gauche (B2-1482), vue proximale ;
- B : "POA" droit (B2-3196), vue proximale ;
- C : "Novembre" droit (B2-3246), vue proximale ;
- D : "C" gauche (B2-1482), vue dorsale ;
- E : "Novembre" droit (B2-3246), vue dorsale ;
- F : "C" droit (B2-1461), vue médiale ;
- G : "Novembre" droit (B2-3246), vue médiale ;
- H : "C" gauche (B2-1482), vue latérale ;
- I : "Novembre" droit (B2-3246), vue latérale ;
- J : "C" gauche (B2-1482), vue latérale ;
- K : "POA" gauche (B2-3196), vue latérale ;
- L : "Novembre" droit (B2-3246), vue latérale

M à R : Comparaison des dimensions des McII chez *D. lemanense* (à gauche) et *D. aginense* (à droite) de Gannat (mm).



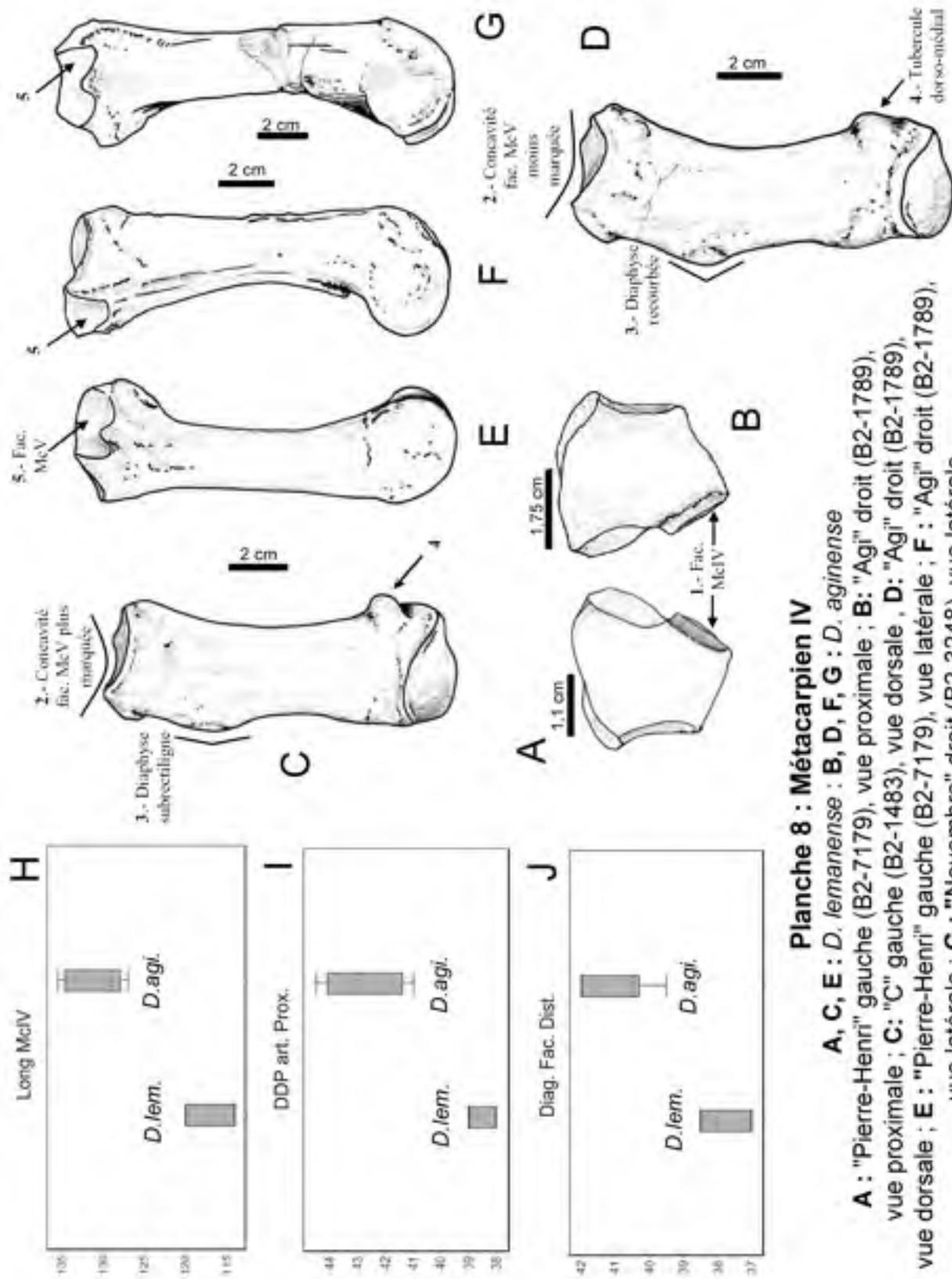


Planche 8 : Métacarpien IV

A, C, E : *D. lemanense* ; **B, D, F, G** : *D. aginense*
A : "Pierre-Henri" gauche (B2-7179), vue proximale ; **B** : "Agi" droit (B2-1789), vue proximale ; **C** : "C" gauche (B2-1483), vue dorsale, **D** : "Agi" droit (B2-1789), vue dorsale ; **E** : "Pierre-Henri" gauche (B2-7179), vue latérale ; **F** : "Agi" droit (B2-1789), vue latérale ; **G** : "Novembre" droit (B2-3248), vue latérale.

H à J : Comparaison des dimensions des McIV chez *D. lemanense* (à gauche) et *D. aginense* (à droite) de Gannat (mm).

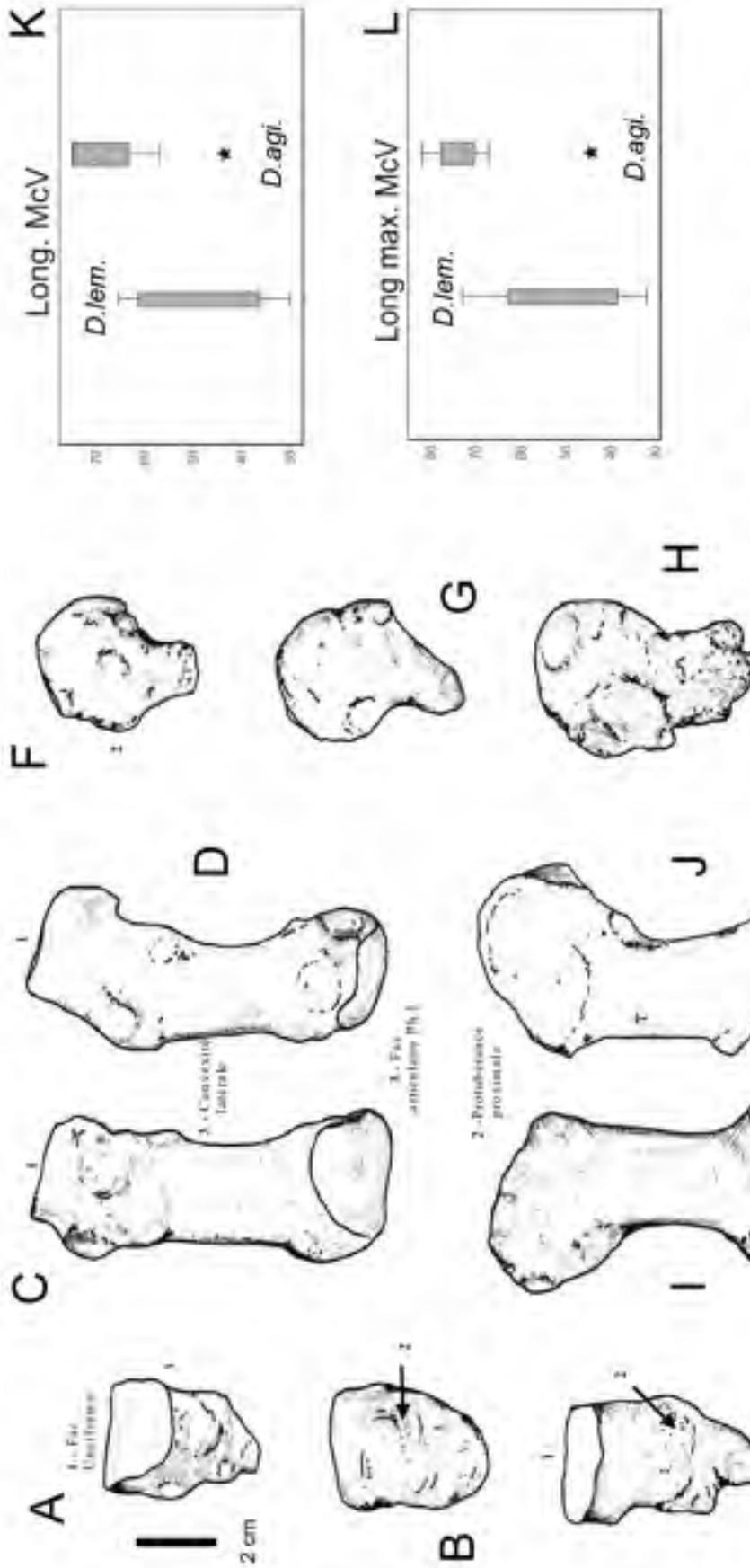


Planche 9 : Métacarpien V

A, B, C, F, G, H, I : *D. lemanense* ; **D, E, J :** *D. aginense*.
A : "C" droit (B2-1460), vue dorsale ; **B :** "GT7" droit (B2-1535), vue dorsale ; **C :** "B" droit (B2-1382), vue dorsale ;
D : "Agi" droit (B2-1495), vue dorsale ; **E :** "Novembre" gauche (B2-3227), vue dorsale ; **F :** "C" droit (B2-1460),
 vue latérale ; **G :** "C" gauche (B2-1481), vue latérale ; **H :** "Pierre-Henri" gauche (B2-7484), vue latérale ;
I : "B" droit (B2-1382), vue latérale ; **J :** "Agi" droit (B2-1495), vue latérale.

K et L : Comparaison des dimensions des McV chez *D. lemanense* (à gauche) et *D. aginense* (à droite) de Gannat (mm). Le point isolé correspond à l'individu subadulte « Novembre ».

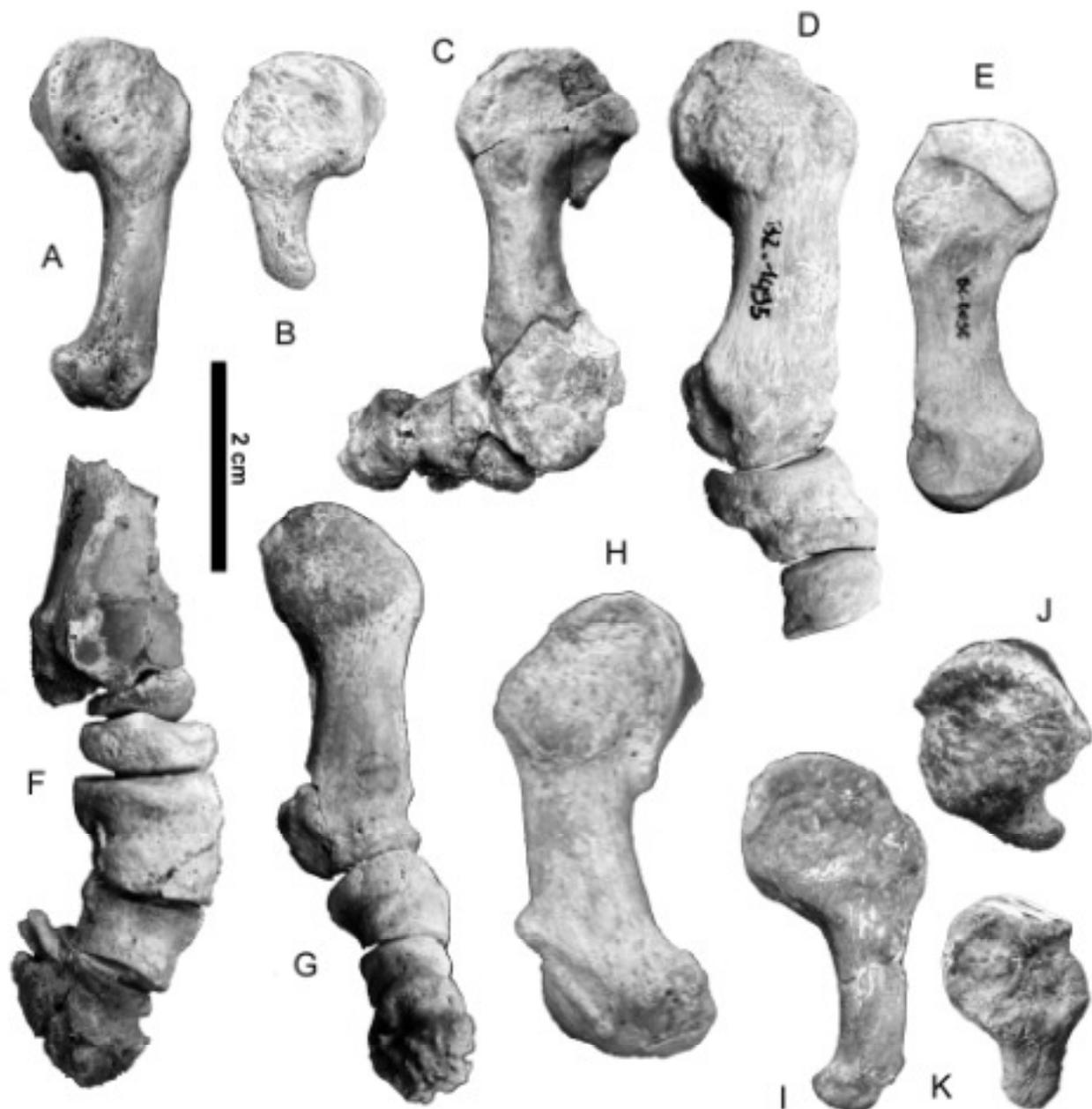


Planche 10

- A** : *D. aginense*, McV gauche, "Novembre" (B2-3227), vue latérale
B : *D. aginense*, McV droit, "Novembre" (B2-3264), vue latérale
C : *D. aginense*, McV et phalanges 1 et 2 droits, "Jean-Marc-Cyril" (B2-7403), vue médiale
D : *D. aginense*, McV et phalanges 1 et 2 droits, "Agi" (B2-1495), vue latérale
E : *D. aginense*, McV droit, B2-2036, vue médiale
F : *D. aginense*, McV et phalanges 1 à 3 gauches, "POA" (B2-3162, B2-3206, B2-3207), vue médiale
G : *D. aginense*, McV et phalanges 1 à 3 droits, "Virgile" (B2-2111, B2-2157, B2-2158, B2-2159), vue médiale
H : *D. aginense*, McV gauche (B2-3066), vue latérale
I : *D. lemanense*, McV droit (B2-49), vue latérale
J : *D. lemanense*, McV gauche (B2-1624), vue latérale
K : *D. lemanense*, McV droit, "C" (B2-1460), vue latérale
L : *D. lemanense*, McV droit, "B" (B2-1382), vue latérale

