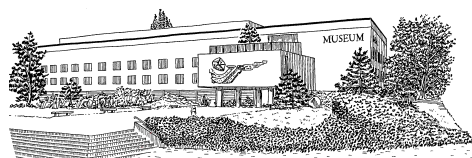


R E V U E D E PALÉOBIOLOGIE

ISSN 1661-5468

VOL. 29, N° 2, 2010



Muséum d'Histoire Naturelle • Ville de Genève • Suisse

***Coelodonta antiquitatis praecursor* (Rhinocerotidae) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France)**

Claude GUÉRIN¹

Résumé

L'aven de Romain-la-Roche a livré 225 restes déterminables du Rhinocerotidae *Coelodonta antiquitatis praecursor* GUÉRIN, 1980, correspondant à un minimum de cinq individus adultes, et quatre juvéniles à différents stades de croissance. C'est le plus important gisement actuellement recensé pour cette sous-espèce, et il permet d'en mieux connaître l'ostéologie et l'ostéométrie : des crânes subcomplets ont été découverts pour la première fois, et tous les types d'os des membres sont présents dans le gisement. Les dimensions et proportions des os et des dents sont comparées avec celles des *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki* d'Europe. *C. a. praecursor* ne saurait être confondu avec *C. tologojensis*, dont la présence dans le Pléistocène moyen d'Europe reste à démontrer. La grande taille et les proportions plutôt élancées de *C. a. praecursor* sont confirmées. Le degré d'évolution de cette population date le site de la partie tout à fait supérieure de la zone MNQ 24 (fin du stade isotopique MIS 6), correspondant à peu près à la fin de l'avant-dernière glaciation. La présence de *C. antiquitatis* indique un paléoenvironnement de steppe froide plus ou moins boisée. Bien qu'un peu d'industrie moustérienne ait été trouvée dans le gisement, l'Homme n'est pour rien dans l'accumulation des restes de rhinocéros de Romain-la-Roche.

Mots-clés

Coelodonta antiquitatis praecursor, anatomie, biométrie, biochronologie, paléoenvironnement, Pléistocène, Est de la France.

Abstract

***Coelodonta antiquitatis praecursor* (Rhinocerotidae) of the uppermost Middle Pleistocene swallowhole of Romain-la-Roche (Doubs, North Eastern France).**- The swallowhole of Romain-la-Roche yielded 225 rhinoceros remains, whose 174 are in a good state of preservation. The rhino is *Coelodonta antiquitatis praecursor* GUÉRIN, 1980 and constitutes a population of more than 5 grown-up individuals and 4 juveniles at various growth stages. The site is the most important presently known for the subspecies, and allows a better knowledge of its osteology and osteometry : subcomplete skulls were discovered for the first time, and all kind of limb bones are present in the site. The dimensions and proportions of the bones and the teeth are compared with those of european *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* and *Dicerorhinus mercki*. *C. a. praecursor* is not identical to *C. tologojensis*, whose existence in the European Middle Pleistocene needs demonstration. *C. a. praecursor* appears as a large and rather slender subspecies. The degree of anatomical evolution of the Romain-la-Roche population allows us to date the site of the upper part of the biozone MNQ 24 (end of the MIS 6), corresponding about to the end of the penultimate glaciation. The presence of *C. antiquitatis* gives clear indication of an environment of a more or less wooded steppe. Although some pieces of Mousterian industry were found in the site, Man has nothing to do with the accumulation of rhinoceros remains in it.

Keywords

Coelodonta antiquitatis praecursor, anatomy, biometry, biochronology, palaeoenvironment, Pleistocene, Eastern France.

INTRODUCTION

Les fouilles dans l'aven de Romain-la-Roche ont été réalisées de 1980 à 1991 par Patrick PAUPE et son équipe. P. PAUPE avait envisagé une monographie de ce très beau gisement ; dans ce projet j'étais en charge, entre autres, des Rhinocerotidae. Disparu brutalement, P. PAUPE n'a pu réaliser que quelques publications préliminaires dans lesquelles était déjà annoncée l'abondance des restes de rhinocéros laineux (PAUPE, 1986, 1987, 1996, 1997 ; PAUPE & THÉVENIN, 1989).

En 1980 j'ai publié une synthèse sur les Rhinocerotidae d'Europe occidentale depuis le Miocène supérieur jusqu'à l'Holocène, dans laquelle j'avais retenu la présence, depuis la deuxième moitié du Pléistocène moyen jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur, de trois espèces principales, le rhinocéros de Merck *Dicerorhinus mercki* (JAEGER, 1839 ; KAUP, 1841), le rhinocéros de prairie *Dicerorhinus hemitoechus* (FALCONER, 1868) et le rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH, 1799). Depuis, j'ai pu disposer d'une importante quantité de matériel de comparaison auquel je n'avais pas eu

¹ UMR 5125 du CNRS et Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard-Lyon I, 27-43 Boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne Cedex, France. Claude.Guerin@univ-lyon1.fr

accès, et aussi de restes nouveaux, découverts lors de fouilles plus récentes. Il s'agit notamment de fossiles conservés à Weimar (Institut für Quartärpaläontologie), à Berlin (Museum für Naturkunde de l'Université von Humboldt), à Bottrop (Quadrat Bottrop, Museum für Ur- und Ortsgeschichte), à Rome (Istituto de Paleontologia Umana et Museo Pigorini) et à Arras (dépôt du Service départemental de l'Archéologie), provenant pour l'essentiel d'Allemagne (Weimar Ehringsdorf, Taubach, et creusement du canal du Rhin à la Herne, d'Italie (Romanelli, Sora), et de France (Padirac dans le Lot, Biache-Saint-Vaast dans le Pas-de-Calais, Soucy dans l'Yonne, etc.), qui, pour les trois espèces, m'ont permis d'accroître sensiblement mon corpus de données biométriques de comparaison. Cet accroissement, d'ailleurs plus important pour les deux *Dicerorhinus*, m'a permis aussi d'éliminer de mes statistiques les *Coelodonta* d'origine européenne sans trop réduire mon échantillon pour ce dernier genre.

Par ailleurs de nouvelles publications concernant peu ou prou le même sujet sont parues ultérieurement. Certaines traitent plutôt des Rhinocerotidae en général (ANTOINE, 2002; CERDEÑO, 1995; GUÉRIN, 1989; PROTHERO *et al.*, 1989), d'autres décrivent en détail les rhinocéros du Pléistocène moyen récent ou du Pléistocène supérieur d'un site européen particulier (GUÉRIN, 1983, 1986; AUGUSTE 1995; LHOMME *et al.*, 2000; THEW *et al.*, 2000). C'est ainsi qu'en 1983 j'ai exposé en détail l'anatomie osseuse et dentaire des *Coelodonta antiquitatis* de la grotte de Jaurens en Corrèze et en 1986 celle des *Dicerorhinus mercki* et *D. etruscus brachycephalus* de Vergranne (Doubs). Enfin d'autres publications sont consacrées à des approches plus particulières et jusqu'alors peu souvent abordées, comme certains points particuliers de leur anatomie (cornes: FORTELIUS, 1983) ou leur phylogénie moléculaire (ORLANDO *et al.*, 2003).

Le remarquable travail de P.O. ANTOINE (2002) est dédié aux Elasmotheriina, mais 36 espèces de Rhinocerotidae y sont étudiées, dont *Coelodonta antiquitatis*; il s'agit en fait d'une analyse très détaillée de 282 caractères anatomiques pour la plupart qualitatifs et concernant le crâne, la mandibule, les dents et le squelette post-crânien, et d'une étude de l'évolution de ces caractères dans toute la famille.

T. DENG (2008) a fait le point sur ce que l'on connaît de l'origine asiatique de *Coelodonta antiquitatis*.

En ce qui concerne les *Dicerorhinus* pléistocènes, deux publications de M. FORTELIUS *et al.* (1993) et P. MAZZA (1996-97), suivies par la thèse de F. LACOMBAT (2003), se veulent générales mais se fondent surtout sur une partie limitée du matériel que j'avais étudié avant 1980 et ne concernent que peu de matériel inédit. Ces travaux réalisés en un temps bien plus bref et sur une aire géographique plus restreinte que mon travail de 1980 apportent évidemment peu de résultats nouveaux, en dehors de quelques considérations systématiques qui se réduisent à l'exhumation de taxons oubliés:

utilisation du genre *Stephanorhinus* KRETZOI, 1942 pour désigner les *Dicerorhinus* plio-pléistocènes européens, réévaluation au rang d'espèce de *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* (SCHROEDER, 1903) rebaptisé pour l'occasion *Stephanorhinus hundsheimensis* (TOULA, 1901, et non pas 1902), remplacement – qui avait déjà été proposé par d'autres – de *Dicerorhinus mercki* par *Stephanorhinus kirchbergensis* (JAEGER, 1839). Ces auteurs n'ont d'ailleurs pas eu à rechercher ces synonymies puisque je les avais indiquées (parmi d'autres), en exposant pourquoi il n'était pas nécessaire d'en tenir compte.

1. MATÉRIEL ET RÉPARTITION DANS LE GISEMENT

Tout le matériel de Romain-la-Roche est conservé au Musée de Montbéliard. Chaque fossile est doté d'un numéro propre, par exemple RHI 1 R 20-53 Ro 86, défini par sa famille (il commence par RHI pour les rhinocerotidés), se continuant par un numéro d'inventaire (ici RHI 1), suivi de l'indication du carré de fouille dont il provient (R 20) associé à un numéro de fouille qui est celui de sa découverte dans le carré (ici R 20-53), et de l'année de fouille précédée de Ro pour Romain-la-Roche (ici Ro 86 car le spécimen a été recueilli lors de la campagne 1986).

J'ai indiqué à la suite du numéro de fouille la couche dans laquelle le fossile a été recueilli, selon la stratigraphie établie par P. PAUPE (1987, 1996). Pour les fossiles découverts hors stratigraphie l'indication du carré de fouille est remplacée par HS. Il faut noter que toutes les pièces ne possèdent pas un numéro RHI, d'abord parce que cette numérotation définitive n'a pas été complètement menée à son terme, ensuite parce qu'il y a eu quelques confusions avec des restes de Proboscidiens et de grands Bovidae.

- 4 crânes: RHI 1 (R 20-53 Ro 86) adulte; RHI 2 (R 19-225 Ro 86) subadulte; RHI 334 (P 17-01, couche VII, squelette complet); RHI 168 (S 18-148 Ro 86 couche VII?) en fragments non remontés, juvénile, non étudiable sauf les dents.
- 3 mandibules: RHI 5 (R 20-52 Ro 86); RHI 4 (Q 18-24 Ro 86); (Q 18-118 Ro 86), cette dernière juvénile (les D/4 sont encore en place) et originellement déclassée.
- rangées dentaires supérieures complètes ou fragmentaires: complètes sur le crâne RHI 1; les D4/, M1/ et M2/ du crâne RHI 168; P2/-3/ gauches (P 17-21); D2/-D3/ droites RHI 15 (HS 2193); P2/-M1/ droites RHI 43 à 46 (Q 17-4; couche VII).
- dents supérieures isolées: P2/ droite RHI 310 (Q 19-95 Ro 87 couche VIII); M3/ droite RHI 39 (P 17-49 Ro 84 couche VII?).
- rangées dentaires inférieures complètes ou fragmentaires: complètes sur la mandibule RHI 4; ensemble P/2, P/3, D/4 et M/1 gauches (Q 18-118); ensemble D/2-/4 droites RHI 17 (HS 2284 Ro 80).

- dents inférieures isolées: M/3 droite RHI 309 (Q 19-71 Ro 87 couche VIII); P/3 gauche RHI 29 (HS 349 Ro 81); P/2 droite RHI 30 (HS 285 Ro 81); D/4 RHI 14 (HS 2285 Ro 80); P/4 gauche RHI 26 (HS 286 Ro 81); P/4 gauche RHI 20 (HS 2294 Ro 80 Ro 81); P/4 droite RHI 21 (HS 2293 Ro 80); M/1 gauche RHI 28 (HS 283 Ro 81); M/1 droite RHI 19 (HS 2290 Ro 80). Jugales inférieures non étudiables: (HS 123 Ro 83) fragment; molaire de lait (HS2494 Ro 80) non usée.
- 1 atlas: RHI 336 (P 17-03 couche VII).
- 1 axis: RHI 337 (P 17-04 couche VII).
- 5 omoplate: RHI 261 (Q 17-40 Ro 86; couche VII?) gauche; RHI 75 (T 17-3 Ro 85; couche VII?) droite; RHI 76 (T 17-18 Ro 85; coucheVII?) gauche; RHI 63 (P 17-50 Ro 84) droite; (P 17-14 Ro 83) droite; (P 17-9 Ro 83); omoplate gauche (P 17-14 Ro 83) soudée avec un ensemble de 7 vertèbres.
- 2 humérus: RHI 369 (P 17-11 Ro 83, couche VII) et RHI 266 (Q 19-90 Ro 80); humérus non étudiables: RHI 323 (S 18-56 Ro 87, couche VIII) épiphyse proximale juvénile; RHI 41 (Q 13-33 Ro 84 couche VIII?) gauche pas épiphysé proximement; (Q 13-33 Ro 84 couche VII?) droit pas épiphysé proximement.
- 4 radius adultes et étudiables: RHI 101 (Q 18-52 Ro 86, couche VII); RHI 265 (Q 19-98 Ro 80); RHI 328 (P 20-2 Ro 88 couche VIII); RHI 195 (R 19-24 Ro 86 couche VII); radius non étudiables: (P 16-13 Ro 83), (P16-14 Ro 83), (Q 16-7 Ro 83), tous juvéniles.
- 1 cubitus adulte RHI 354 (Q 16-6 Ro 83, couche VII); 4 cubitus non étudiables: RHI 169 (Q 18-61 Ro 86, couche VII?) non épiphysé proximement; RHI 263 gauche (R 19-242 Ro 86) olécrâne cassé; RHI 264 droit (Q 19-97 Ro 86) olécrâne cassé.
- 6 scaphoïdes: RHI 147 gauche (Q 18-4 Ro 86 couche VII?); RHI 52 droit (Q 17-8 Ro 84 couche VII?); RHI 121 gauche (Q 18-47 Ro 86 couche VII?); RHI 501 (P 16-4 Ro 85); gauche (P 16-17); scaphoïdes non mesurables: droit (P 16-17 Ro 83) associé aux pyramidal, onciforme et magnum P 16-08 Ro 83; droit (P 16-08 Ro 83).
- 6 semi-lunaires: RHI 516 gauche (Q 20-8, Ro 89 Ro 86 couche VII?); RHI 258 droit (Q 17-35 Ro 86 couche VII?); RHI 489 gauche (P 17-38 Ro 84 couche VII?) incomplet; RHI 372-377 (P 16-4 ou -14?, Ro 83 couche VII); RHI 385-389 droit et gauche (P 16-14 Ro 83), dont l'un s'articule avec le trapézoïde et le magnum portant le même numéro.
- 7 pyramidaux: RHI 514 gauche (P 21-1 Ro 89 couche VII?); RHI 286 droit (R 20-17 Ro 80 couche VIII); RHI 130 gauche (R 18-43 Ro 86 couche VII?); RHI 153 gauche (Q 18-7 Ro 86 couche VII?); RHI 485 droit (P 17-39 Ro 84 couche VII?); pyramidaux non étudiables: RHI 373-376 (P 16-14 Ro 83 couche VII); droit (P 16-8 Ro 83), associé aux onciforme et magnum de même numéro, et au scaphoïde P 16-17 Ro 83.
- 4 pisiformes: RHI 511 (Q 20-83 Ro 88 couche VII?); RHI 240 droit (Q 19-95 Ro 86 couche VII?); pisiformes non étudiables: (HS 315 Ro 84); RHI 373-376 (P 16-14 Ro 83) .
- 2 trapézoïdes: RHI 167 (R 19-24 Ro 86, couche VII?); RHI 509 (P 16-4 ou -14? Ro 88 couche VII?).
- 6 magnums: RHI 285 gauche (R 20-40 Ro 87 couche VIII?); gauche (Q 18-84); RHI 165 gauche (R 19-241 Ro 86 couche VII?); RHI 358 droit (P 16-08 couche VII); RHI 66 (P 17-56 Ro 84);? RHI 501 (P 16-4 ou -14? Ro 85 couche VII?).
- 7 onciformes: RHI 288 gauche (R 20-17 Ro 87 couche VIII?); RHI 194 gauche (R 19-200 Ro 86 couche VII?); RHI 191 gauche (R 19-19 Ro 191 couche VII?); RHI 484 droit (P 17-48 Ro 84 couche VII); droit (P 16-08); squelette en exposition (P 15-14); RHI 373-376 (P 16-14, couche VII).
- 4 Mc II: RHI 143 gauche (Q 18-102 Ro 86 couche VII?); RHI 166 gauche (R 19-24 Ro 86 couche VII?); RHI 36 droit (P 17-42 Ro 84); RHI 379 gauche (Q 16-8 Ro 83 couche VII).
- 5 Mc III: RHI 141 gauche (Q 18-100 Ro 86 couche VII?); RHI 164 gauche (R 19-241 Ro 86 couche VII?); RHI 37 droit (P 17-42 Ro 84); RHI 378 gauche (Q 16-8 Ro 83 couche VII); RHI 362 droit (P 16-10 Ro 83 couche VII).
RHI 141 s'articule avec les métacarpiens RHI 142 et 143; RHI 164 s'articule avec les métacarpiens RHI 163 et 166, et avec le magnum RHI 165.
- 5 Mc IV: RHI 142 gauche (Q 18-101 Ro 86 couche VII?); RHI 163 gauche (R 19-24 Ro 86 couche VII?); RHI 38 droit (P 17-42 Ro 84); RHI 366 droit (P 16-11 Ro 83 couche VII); spécimen droit sans numéro appartenant au squelette exposé.
- 2 Mc V vestigiaux: RHI 275 (P 14-2 Ro 83, couche VII?); RHI 373-376 (P 16-14 Ro 83, couche VII).
- 3 fémurs: RHI 218-60 gauche (P 18-28 Ro 86 couche VII?) fragment distal; RHI 520 gauche (Q 18-A6 Ro 86 couche VII?) complet; gauche (R 19-1998).
- 3 rotules: RHI 254 (Q 17-33 Ro 86, couche VII?); RHI 490 (HS 197 Ro 84, couche VII?); (R 16-8 Ro 83).
- 6 tibias étudiables: RHI 119 (Q 48-45 Ro 86 couche VII?) gauche; RHI 136 (R 18-59 Ro 86 couche VII) droit; RHI 371 (R 16-18 Ro 83 couche VII); (R 16-1-2); RHI 391 (R 16-8 Ro 83 couche VII, squelette exposé) gauche; RHI 262 gauche (Q 19-98 Ro 80); RHI 426 fragment distal droit; tibias non étudiables: RHI 314 moitié distale gauche (R 19-96 Ro 87, couche VIII?); RHI 291 deux tiers distaux (O 13-4 Ro 82 couche VII?).
- 6 astragales étudiables: RHI 118 (Q 16-44 Ro 86 couche VII?) gauche; RHI 256 (Q 17-35 Ro 86 couche VII?) droit; RHI 132 (Q R 18-58 Ro 86 couche VII?) gauche; RHI 392 (R 16-9 Ro 83 couche VII) gauche; (R 19-9, squelette exposé) gauche; RHI 434 (R 16-1-2 Ro 82 couche VII, squelette exposé) droit; 4 astragales non étudiables: RHI 479 droit (Q 20-50 Ro 87 couche VII) mal conservé et encroûté; RHI 298 droit (Q 20-75 Ro 87 couche VIII?) incomplet encroûté et déformé;

- RHI 262 droit fragmentaire (HS 3536 Ro 81); (R 16-1-2 Ro 82) incomplet.
- 4 calcanéums étudiables: RHI 257 droit (Q 17-35 Ro 86 couche VII?); RHI 92 gauche (R 18-6 Ro 86 couche VII?); RHI 393 gauche (R 16-10 Ro 83 couche VII); gauche (R 16-16, squelette exposé); calcanéums non étudiables: RHI 307 gauche (Q 19-49 Ro 87 couche VIII?), cassé proximale et sans doute juvénile; RHI 133 gauche (R 18-58 Ro 86 couche VII?), tubérosité cassée, non mesurable, va avec l'astragale RHI 132; droit (R 16 1-2, Ro 82), débris inexploitable.
 - 5 cuboïdes: RHI 176 gauche (Q 18-71 Ro 86 couche VII?); RHI 255 droit (Q 17-34 Ro 86 couche VII?); RHI 231 gauche (P 18-50 Ro 86 couche VII?); RHI 396 (R 16-11 Ro 83 couche VII); gauche (squelette exposé).
RHI 396 s'articule avec le naviculaire et le grand cunéiforme portant le même numéro.
 - 8 naviculaires: RHI 506 droit (Q 20-84 Ro 87 couche VII?); RHI 173 gauche (Q 18-69 Ro 86 couche VII?); RHI 277 gauche (Q 16-102 Ro 83 couche VII?); RHI 431 (R 16-1-2 Ro 82 couche VII); RHI 396 (R 16-11 Ro 83 couche VII); RHI 277 gauche (Q 16-102 Ro 83 couche VII?); droit (R 10-1-2, squelette exposé); BOV 1338 non mesurable (Q 20-50), couche VIII?; naviculaire non mesurable: le gauche du squelette exposé, soudé à un grand cunéiforme gauche.
 - 2 grands cunéiformes étudiables: RHI 175 (Q 18-71 Ro 86 couche VII?) et RHI 395 (R 16-11 Ro 83 couche VII); grands cunéiformes non étudiables: (R 16-1-2 Ro 82); grand cunéiforme du squelette exposé, gauche, soudé à un naviculaire gauche.
 - 1 petit cunéiforme RHI 95 (Q 18-102 Ro 86 couche VII?), associé avec trois métatarsiens, non mesurable.
 - 5 Mt II: RHI 172 gauche (Q 18-68 Ro 86 couche VII?); RHI 229 droit (P 18-48 Ro 86 couche VII?); RHI 95 gauche (Q 18-102 Ro 86 couche VII?); RHI 399 gauche (R 16-14 Ro 83 couche VII); RHI 429 droit (R 17-9 squelette exposé).
 - 5 Mt III: RHI 171 gauche (Q 18-67 Ro 86 couche VII?); RHI 228 droit (P 18-47 Ro 86 couche VII?); RHI 95 gauche (Q 18-102 Ro 86 couche VII?); RHI 428 droit (R 16-4 Ro 82 couche VII); RHI 428 droit (R 16-4 squelette exposé).
RHI 171 s'articule avec les métatarsiens RHI 172 et RHI 194; RHI 228 s'articule avec le Mt II RHI 229; RHI 95 est associé avec un Mt II, un Mt IV et un petit cunéiforme portant le même numéro.
Mt III non étudiable: RHI 398 gauche (R 16-3 Ro 83).
 - 6 Mt IV: RHI 174 gauche (Q 18-71 Ro 86 couche VII?); RHI 226 droit (P 18-38 Ro 86 couche VII?); RHI 95 gauche (Q 18-102 Ro 86 couche VII?); RHI 397 gauche (R 16-12 Ro 83 couche VII); RHI 427 droit (R 16-3 Ro 87 couche VII, squelette exposé).
 - 1 phalange I axiale étudiable RHI 148 (Q 18-120); phalanges I axiales non étudiables: RHI 430 (R 16-4 Ro 82); RHI 400 (R 16-15 Ro 83); (P 16-12 Ro 83).
 - 2 phalanges I abaxiales: RHI 247 (Q 19-95 Ro 86 couche VII?); RHI 297 (Q 20-64 Ro 87 couche VIII?); phalanges I abaxiales non étudiables: RHI 308 (Q 19-61 Ro 87 couche VIII?), encroûtée, non mesurable; RHI 401 (R 16-15 Ro 83); RHI 367 (P 16-11 Ro 83).
 - 2 phalanges II axiales: RHI 48 (P 16-16 Ro 84 couche VII?); RHI 149 (Q 18-120 Ro 86 couche VII?); phalanges II axiales non étudiables: RHI 252 (Q 17-20, Ro 86 couche VII?); (R 16-4 Ro 82); RHI 402 (R 16-15); (P 16-12 Ro 83); (Q 17-25 Ro 83), très juvénile, associée aux phalanges II abaxiale et III abaxiale de même numéro.
 - 4 phalanges II abaxiales: RHI 246 (Q 19-65 Ro 86 couche VII?); RHI 507 (O 16-22 Ro 88 couche VII); RHI 332 (Q 20-74 Ro 88 couche VIII?); RHI 515 (Q 20-8 Ro 89 couche VII?); 2 phalanges II abaxiales non étudiables: (R 16-59 Ro 83); (Q 17-28 Ro 83), très juvénile.
 - 1 phalange III axiale RHI 249 (Q 17-99 Ro 86 couche VII?); 4 phalanges III axiales non étudiables: RHI 303 (R 19-102, Ro 87 couche VIII?), incomplète sur ses bords et encroûtée, peut-être juvénile; RHI 287 (R 20-43 Ro 87 couche VIII?), incomplète et encroûtée; (Q 16-9 Ro 83); (P 16-12 Ro 83).
 - 4 phalanges III abaxiales: RHI 331 (Q 20-18 Ro 88 couche VIII); RHI 330 (Q 20-6 Ro 88 couche VIII?); RHI 327 (P 19-55 Ro 88 couche VIII?); RHI 245 (Q 19-85 Ro 86 couche VII?); 5 phalanges III abaxiales non étudiables: RHI 290 (R 20-57 Ro 87 couche VIII), RHI 193 (R 19-199 Ro 86 couche VII?); (Q 16-9); RHI 403 (R 16-15 Ro 83); (Q 17-28 Ro 83), très juvénile.
- Je n'ai pas étudié les sésamoïdes, ni pris en compte les vertèbres et les côtes, pas plus que de nombreux débris inéditables provenant de l'écrasement de dents et d'os par des chutes de gros blocs.
- Cet ensemble représente 225 restes déterminables dont 174 sont bien conservés et étudiables. Toutes ces pièces appartiennent à *Coelodonta antiquitatis*.
- La pièce anatomique la mieux représentée est l'astragale, dont il existe neuf spécimens adultes ou subadultes étudiables, cinq droits et quatre gauches, deux des droits s'appariant clairement à deux des gauches. Vient ensuite le tibia, dont on connaît sept exemplaires, quatre gauches et un droit (qui s'apparie) étant adultes et étudiables, et deux juvéniles. Par ailleurs il existe un fragment de rangée dentaire supérieure avec D2/ et D3/ vierges ou à peine usées, et trois D/4 dont deux vierges (une mandibule portant les D/4 présente les deux rangées dentaires correspondantes, nous disposons donc en fait de 4 D/4); nous sommes donc en présence d'au moins trois spécimens très jeunes, attestés aussi par quelques phalanges très juvéniles, et un autre non-adulte nettement plus âgé car plusieurs os, dont une épiphyse proximale d'humerus et au moins un cubitus, ne sont pas encore synostosés mais ont déjà atteint une taille respectable. Il y a donc au minimum à Romain-la-Roche cinq rhinocéros adultes ou subadultes, et quatre juvéniles à divers stades de croissance.

Ces fossiles proviennent pour l'essentiel des couches VI-VII b et VIII a. Les couches VI et VII, souvent non différenciées, sont constituées d'argile mêlée à des éboulis décimétriques, parfois bréchifiés, et d'argile jaune compacte; la couche VIII est composée principalement d'alternance de cailloutis et d'argile (PAUPE, 1989). La similitude lithologique de ces couches explique l'incertitude d'attribution de certains fossiles à l'une ou à l'autre.

Certains os sont très concrétionnés, et il arrive que plusieurs soient regroupés par une concrétion (Pl. I, A).

2. SYSTÉMATIQUE ET DÉFINITIONS

Si personne ne met en doute l'appartenance du genre *Coelodonta* BRONN, 1837 à la famille des Rhinocerotidae GRAY, 1821, sa classification au sein de cette famille est très discutée. On notera au passage qu'il existe aussi des désaccords quant à la paternité des divers taxons supragénériques.

- Pour K. HEISSIG (1973, 1989), sous-famille Rhinocerotinae DOLLO, 1885 et tribu Rhinocerotini DOLLO, 1885.
- Pour C. GROVES (1983), sous-famille Rhinocerotinae DOLLO, 1885, tribu Rhinocerotini DOLLO, 1885, sous-tribu Rhinocerotina DOLLO, 1885.
- Pour D. PROTHERO & E. SCHOCH (1989), sous-famille Rhinocerotinae OWEN, 1845, tribu Rhinocerotini OWEN, 1845, sous-tribu Dicerorhinina RINGSTRÖM, 1924.
- Pour E. CERDEÑO (1995), sous-famille Rhinocerotinae OWEN, 1845, tribu Rhinocerotini OWEN, 1845, sous-tribu Elasmotheriina BONAPARTE, 1845.
- Pour M. MCKENNA & S. BELL (1997), sous-famille Rhinocerotinae GRAY, 1821, tribu Rhinocerotini GRAY, 1821, sous-tribu Rhinocerotina GRAY, 1821, infra-tribu Rhinoceroti GRAY, 1821.
- Pour P.O. ANTOINE (2002), sous-famille Rhinocerotinae GRAY, 1821, tribu Rhinocerotini GRAY, 1821, sous-tribu Rhinocerotina GRAY, 1821.

Je considère pour mon compte (GUÉRIN, 1980, 1989) que *Coelodonta* appartient à la sous-famille des Dicerorhininae SIMPSON, 1945 (ce dernier taxon est souvent attribué à RINGSTRÖM, 1924), et je n'éprouve pas le besoin d'utiliser pour ce genre des taxons de rang intermédiaire entre la sous-famille et le genre.

Genre *Coelodonta* BRONN, 1837

Synonymes: *Gryphus* SCHUBERT, 1823 (non valide car préemployé); *Tichorhinus* BRANDT, 1849.

Espèce *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH, 1799):

Synonymes: *Rhinoceros lenensis* PALLAS, 1773; *Rhinoceros tichorhinus* FISCHER, 1811; *Rhinoceros tichorhinus* CUVIER, 1812.

Diagnose

La taille générale était moyenne à très grande. Le massif facial est très long, la cloison nasale totalement ossifiée unit solidement les nasaux et les intermaxillaires. Il y avait deux cornes, une antérieure, nasale, et une postérieure, frontale. En vue de profil l'insertion de la corne postérieure est bien marquée sous forme d'une petite convexité. La face occipitale s'étend vers l'arrière et le haut, sa partie supérieure surplombe largement les condyles occipitaux. Le pseudo-méat auditif est fermé vers le bas. Mandibule à symphyse longue et élargie en avant, à branche horizontale épaisse et haute dont le bord ventral est fortement convexe. Jugales à émail chagriné, munies de beaucoup de ciment. M1/ et M2/ à ectolophe très fortement ondulé, pli du paracône petit mais net; crochet toujours présent, crista normalement présente, médifossette habituellement fermée. Les prémolaires ont les mêmes caractères; leur protocône peut être isolé (surtout aux P2/). Muraille interne extrêmement rare. Le squelette post-cranien montre des os longs puissants et des métapodes trapus; les membres sont de type graviportal.

Apparu dans le Villafranchien de Chine, le genre ne compte qu'une seule espèce en Europe, *C. antiquitatis* Blumenbach, arrivée vers la fin du Pléistocène moyen au début de l'avant-dernière glaciation (Riss, qui débute avec le MIS 10), et disparue à la fin de la dernière glaciation (Würm, MIS 2 à 4) lors de la grande extinction qui s'est produite entre 13000 et 10000 ans BP. Ses premiers représentants européens appartiennent à la sous-espèce *C. antiquitatis praecursor* GUÉRIN, 1980, qui se caractérise notamment par ses membres plus élancés.

Au Pléistocène supérieur son aire de répartition est immense, de la Corée du Sud et de la Chine orientale jusqu'à l'Ecosse et à l'Espagne.

Le rhinocéros laineux, appelé aussi rhinocéros à narines cloisonnées, est le plus fréquent et le dernier représentant de la lignée des Dicerorhininae paléarctiques; chez lui les tendances évolutives de cette sous-famille atteignent leur maximum et il est suffisamment différent de ses ancêtres et cousins pour constituer à lui seul un genre particulier. L'anatomie de ses parties molles est assez bien connue car des cadavres momifiés ont été retrouvés, conservés dans les pergélisols de Sibérie et dans les ozocérites de Galicie, dans la région de Starunia, près de ce qui était alors la frontière polono-soviétique. Deux des momies sibériennes ont été décrites, l'une ayant été découverte en 1771 près de Vilouisk, sur les rives de la Vilioui (affluent de la Léna), l'autre en 1887 dans la région de Verkhoïansk sur les bords d'un affluent de la Iana; les deux momies polonaises recueillies en 1907 et 1929 ont fait aussi l'objet d'études détaillées. Comme le mammoth *Mammuthus primigenius* qui vivait à la même époque dans le même environnement, le rhinocéros laineux est donc un fossile particulièrement bien connu. Pour un animal de taille moyenne, la longueur de la tête atteint 90 cm, celle de l'ensemble tête et corps (de la pointe des naseaux à la

naissance de la queue) est de 400 cm. La hauteur au garrot est d'au moins 185 cm. Le poids d'un vieux mâle devait largement dépasser deux tonnes. Les cornes, qui ne se fossilisent pas, sont connues grâce aux momies (FORTELIUS, 1983); la corne antérieure recourbée vers l'arrière est très aplatie transversalement et plus large en arrière, rayée transversalement (ce sont peut-être des zones de croissance annuelle, mais la corne postérieure ne présente pas ce caractère), plus longue que le crâne (FORTELIUS, 1983 donne 75 à 123 cm le long de la courbure antérieure pour 7 individus); la postérieure, elle aussi recourbée vers l'arrière mais à section plus ronde, et dépourvue de rayures, est longue de 65 à 99 cm pour 4 spécimens. La corne antérieure servait à l'occasion à déblayer la neige recouvrant l'herbe que l'animal voulait consommer, elle porte de ce fait un double méplat d'usure sur sa face antérieure. Le corps était recouvert d'une fourrure épaisse de 10 à 15 cm sur le corps et faite de longs jarres raides et d'un sous-poil très dense, brun-roux à blond; il existait une crinière brun sombre.

La silhouette, les dimensions et les proportions générales de *Coelodonta antiquitatis* sont voisines de celles de l'actuel rhinocéros « blanc » d'Afrique, *Ceratotherium simum*, sauf pour les proportions relatives de la tête (pour une longueur totale moyenne identique, le rhinocéros laineux possède une face bien plus longue) et la présence de la toison. On notera que dans les deux espèces, qui sont hypsodontes, la tête est portée bas, comme pour tous les grands mammifères tondeurs de graminées.

Le rhinocéros laineux était bien adapté à un environnement de steppe froide. Il vivait en groupes familiaux d'une dizaine d'individus et consommait des herbes (graminées, composées, armoises) et des rameaux de conifères, de saule et d'aulne. On ne peut actuellement expliquer pourquoi il n'a pu franchir le détroit de Bering comme l'a fait le mammoth, qui vivait à côté de lui dans le même environnement (GUÉRIN, 1980, 1982 b).

Ses restes osseux et dentaires ont été découverts dans plusieurs centaines de gisements de l'Empire zoogéographique paléarctique, notamment en Europe occidentale. Il est connu dans de très nombreux gisements européens; vers le sud, il est attesté dans la péninsule Ibérique, et en Italie jusqu'en Calabre. Parmi les gisements les plus importants, citons Pair-Non-Pair (Gironde), La Fage (Corrèze), Jaurens (Corrèze), Coulon (Gard) et le Mont Dol (Ile-et-Vilaine) en France, Hofstade en Belgique, le canal du Rhin à la Herne en Allemagne, et la région du Bruijn Bank en Mer du Nord, d'où les chalutiers ont ramené dans leurs filets, depuis des années, des milliers de restes fossiles...

Il sera représenté par les hommes du Paléolithique supérieur dans l'art pariétal (notamment dans la Grotte Chauvet, à Rouffignac et à Font-de-Gaume...) et dans l'art mobilier (Gönnersdorf entre autres).

Selon T. DENG (2008) le genre *Coelodonta* apparaît en Chine du Nord avec *C. nihowanensis* CHOW BENSUN, 1978, du Pliocène terminal de Nihewan et de Longdan

(loess du Bassin de Linxia, Gansu, datés entre 2,55 et 2,16 Ma par le paléomagnétisme; ce dernier site renferme les plus anciens *Coelodonta* actuellement connus); la taille est petite pour le genre, et les nasaux sont étroits. *C. nihowanensis* évolue graduellement pour donner *Coelodonta tologojensis* BELIAEVA, 1966, de Tologoi près de Oulan-Oudé sur la rivière Selenga en Transbaïkalie occidentale; le corps est moins massif que chez *C. antiquitatis*, les os des membres sont plus élancés mais moins que pour *C. nihowanensis*, la taille est plus grande que celle de ce dernier, les jugales ne sont pas encore hypsodontes. *C. tologojensis* est très probablement l'ancêtre direct de *C. antiquitatis*, né lui aussi en Chine du Nord où il constitue l'espèce de rhinocéros la plus représentée (TONG, 2001), et qui a étendu progressivement son aire de répartition au reste de l'Asie du Nord et à l'Europe. Il apparaît en Europe vers la fin du Pléistocène moyen, et son plus ancien gisement européen serait Bad Frankenhausen en Allemagne, site qui aurait environ 460 000 ans (MIS 12), et daterait d'avant le maximum glaciaire de l'Elster (KAHLKE & LACOMBAT, 2007); la méthode de datation utilisée n'est pas précisée. En 2008 les deux mêmes auteurs redéterminent le rhinocéros de Bad Frankenhausen comme *C. tologojensis* et font de *C. antiquitatis praecursor* un synonyme récent de ce dernier. Nous reviendrons sur cette détermination en conclusion à la description du rhinocéros de Romain-la-Roche.

3. ÉTUDE ANATOMIQUE

Le référentiel utilisé pour les diagrammes des rapports est la moyenne de 30 à 40 individus adultes de l'actuel *Diceros bicornis*, le rhinocéros « noir » africain (valeurs in GUÉRIN, 1980, auxquelles s'ajoutent quelques spécimens nouveaux).

Toutes les dimensions sont en mm.

Les abréviations suivantes sont utilisées :

abs. = absolu; anat. = anatomique; art. = articulaire; D = molaire de lait; DAP = diamètre antéro-postérieur; DDV = diamètre dorso-ventral; dia = diaphyse; DT = diamètre transversal; dist = distal; H = hauteur; H ant. = hauteur antérieure; L = longueur; l = largeur; min = minimum; M = molaire; Mc = métacarpien; Mt = métatarsien; n = nombre de spécimens; P = prémolaire; prox = proximal.

3. 1. Crâne

Seuls deux des crânes de Romain-la-Roche sont mesurables. Le spécimen RHI 1 (Pl. I A et B) est assez complet et parfaitement utilisable, bien que gauchi verticalement jusqu'à 45° environ; RHI 2 n'a pu être mesuré que partiellement car il est exposé au public dans le Musée Cuvier du Château de Montbéliard, et son accès est difficile.

Quoi qu'il en soit et pour nos deux individus, lorsqu'on les compare à un échantillon de 21 à 66 *C. antiquitatis* (Tabl. 1), toutes les variables correspondant à des longueurs se révèlent supérieures aux valeurs moyennes, mais la plupart de celles correspondant à des largeurs sont un peu plus faibles que les moyennes; le toit crânien est plus haut mais la face occipitale est un peu plus basse. Le Tableau 1 donne également les dimensions du fragment de crâne de La Fage en Corrèze, premier élément crânien de *C. antiquitatis praecursor* découvert en Europe occidentale (GUÉRIN, 1973), et les dimensions du crâne du prétendu *C. tologijensis* de Bad Frankenhausen (KAHLKE & LACOMBAT, 2008), dont nous parlerons plus loin.

Tous les caractères qualitatifs sont ceux de *Coelodonta antiquitatis*, particulièrement le grand allongement du massif facial, la cloison nasale complètement ossifiée, l'insertion bien marquée des deux cornes, le dièdre aigu du chignon qui surplombe loin vers l'arrière les condyles occipitaux, et le pseudo-méat auditif piriforme fermé en bas par contact des apophyses post-glénoïde et post-tympanique. Notons aussi les processus antéorbitaires très nets, les processus sus-orbitaires bien marqués mais aux limites floues, les processus post-orbitaires forts, ainsi que la face occipitale haute, très oblique vers l'arrière et le haut, bien trapézoïdale, limitée vers le haut par une grande crête convexe, dont la largeur maximale se situe au niveau des apophyses mastoïdes, et les condyles perpendiculaires au plan sagittal. Le tubercule basi-occipital est très fort; il n'y a pas de pont osseux isolant le foramen ovale.

Pour le spécimen RHI 1, dont les dents sont d'usure moyenne à forte et qui est donc largement adulte, le fond de l'échancrure nasale se situe à peu près au-dessus du milieu de P4/. Sur notre échantillon de comparaison, la position du fond de l'échancrure nasale a pour limites le milieu de P3/ et l'avant de M1/, sa situation la plus fréquente variant de l'intervalle P3/-P4/ à l'arrière de P4/. De ce point de vue RHI 1 est donc tout à fait conforme à *Coelodonta antiquitatis*. Il en est de même pour la position relative de l'avant de l'orbite, qui est au-dessus du milieu de M3/, alors que pour *C. antiquitatis* les limites vont de l'intervalle M2/-M3/ à l'arrière de M3/, la position normale étant la moitié postérieure de M3/. Il en est encore de même pour le foramen infra-orbitaire, situé au-dessus du quart antérieur de M1/; dans l'espèce, cette position varie du milieu de P4/ à l'avant de M2/, elle est le plus souvent entre l'intervalle P4/-M1/ et l'intervalle M1/-M2/. Enfin la position du fond de l'échancrure post-palatine se situe au niveau de l'intervalle M2/-M3/; pour notre échantillon de comparaison les limites vont de l'avant de M2/ au milieu de M3/, la situation la plus habituelle étant de la moitié postérieure de M2/ à l'intervalle M2/-M3/.

Pour l'individu RHI 2 ces positions relatives sont plus avancées (milieu de P3/ pour le fond de l'échancrure nasale, milieu de M2/ pour le bord antérieur de l'orbite,

avant de M2/ pour le fond de l'échancrure post-palatine), mais l'individu n'est que subadulte, comme le montrent ses P4/ et ses M3/ pas encore «à table».

P.O. ANTOINE (2002) paraît n'avoir disposé que d'un échantillon très réduit car il n'indique aucune variation individuelle concernant ces positions relatives, il précise simplement que le fond de l'échancrure nasale est au-dessus de P4/-M1/, que le bord antérieur de l'orbite est au niveau de M3/ et que le foramen infra-orbitaire est au-dessus des molaires, ce qui est faire peu de cas de la variabilité intraspécifique.

P.O. ANTOINE reprend l'essentiel des caractères qualitatifs typiques de *C. antiquitatis* tels que je les avais énumérés en 1980, en reformule certains et en ajoute quelques autres: processus antéorbitaire (= lacrymal) présent, mais processus post-orbitaire absent. Arcade zygomatique basse, dépourvue de processus post-orbitaire, à racine antérieure basse. Indice zygomatique (rapport largeur bizygomatique/largeur maximale des frontaux) faible. Crâne dolichocéphale du fait de la valeur du rapport largeur bizygomatique/longueur. Corne frontale petite. Profil dorsal du crâne concave, et espace déprimé sur le squamosal entre les crêtes temporales et nuchale. Crêtes fronto-pariétales très séparées l'une de l'autre. Extrémité rostrale du crâne très large avec nasaux fusionnés. Chignon plan. Apophyse postglénoïde en dièdre droit; processus post-tympanique peu développé, processus paroccipital bien développé, ces deux processus étant nettement séparés à leur base. Tubercule nuchal des occipitaux peu développé. Basioccipital doté d'une crête sagittale. Foramen magnum subtriangulaire. Rangée dentaire restreinte à la moitié antérieure du crâne.

Certains de ces caractères méritent d'être discutés: ainsi l'absence de processus post-orbitaire, avec laquelle je suis en désaccord, la petitesse de la corne frontale (FORTELIUS 1983 donne la longueur de 4 spécimens «historiques» dont le plus grand atteint 99 cm), l'écartement des crêtes fronto-pariétales qui est en fait extrêmement variable (GUÉRIN, 1980, p. 39) et le contour du foramen magnum, lui aussi très variable.

Au niveau des crânes, aucune confusion n'est possible entre *C. antiquitatis* et les deux *Dicerorhinus* sympatriques. Pour ces derniers les principales différences portent sur la cloison nasale ossifiée seulement dans sa partie antérieure, la face occipitale beaucoup moins oblique vers l'arrière et le haut (elle est subverticale pour *D. mercki*, et chez *D. hemitoechus* elle n'est oblique vers l'arrière et le haut que dans sa partie supérieure), la bosse d'insertion de la corne frontale très faible ou absente pour *D. hemitoechus*.

3. 2. Mandibule

Les mandibules provenant de Romain-la-Roche (Tabl. 2) sont globalement plus longues que la moyenne de l'échantillon de comparaison, la distance arrière

Tableau 1 : Dimensions comparées des crânes de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

crâne	Romain-la-Roche		La Fage	Bad Frankenhausen KAHLKE & LACOMBAT		<i>Coelodonta antiquitatis</i>					
	n°	Ro 86	Ro 86			N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
	var.	R 20-53	R 19-225								
Long. occipito-nas.	2	775	755			55	719.67	666	800	31.80	4.42
Dist. nasal-chignon	3	815	780		785	50	777.58	706	883	38.12	4.90
L. échancr. nas.	4	229	212			54	205.51	183	237	11.50	5.60
l. AR.crâne constr.	5	118			124.7	60	125.11	107	144.5	8.22	6.57
Dist. chign.-proc. post.o	6	348				55	335.32	295	385	19.38	5.78
Dist. chign.-proc. sus.o	7	420	350			24	391.02	351.5	440	20.40	5.22
Dist. chign.-proc. anté. o	8	430	420			40	413.05	375.5	458	19.85	4.81
Dist. éch.nas.-orbite	9	150	153.5	141	162.5	66	150.61	128	178	10.55	7.01
Dist. AR M3-cond.	13	388				21	351.71	286	410	29.94	8.51
Dist. nas.-orbite	14	396	390		380	51	374.06	240	435	28.12	7.52
l. grde crête occip.	15	198			184	55	206.90	150	257.5	20.09	9.71
l. apo. masto.	16	254.5		248*	(256)	55	273.03	245	313	15.96	5.85
l. mini. frontal	17	116.5			55.2	56	89.96	53	136.5	18.18	20.21
l. proc. post. O	18	200				43	216.38	180.5	257	15.75	7.28
l. proc. sus O	19	234.5				41	247.43	213	320	19.44	7.86
l. proc. anté. O	20	252*				42	287.12	224	360	28.53	9.94
l. arc. zygom.	21	314		340*	(356)	34	336.71	308	383	18.91	5.62
l. fond éch. nas.	22	126.5				62	164.41	134	206	12.28	11.50
H. face occip.	23	158	150			53	174.27	141.5	208	14.20	8.15
H. crâne niv. P2	25	213				37	196.15	173.5	228	11.54	5.88
H. crâne niv. P4-M1	26	228				28	195.73	168	232	15.59	7.96
H. crâne niv. M3	27	225*		166		35	205.60	166	242.5	19.15	9.32
l. palais niv. P2	28	45			61.2	30	63.72	46	76	9.19	14.43
l. palais niv. P4-M1	29	75			83.4	28	86.16	63	103	10.47	12.15
l. palais niv. M3	30	86.5			103.5	32	97.13	79.5	112	8.75	9.01
DT trou occip.	31	64.5		65*	57.5	59	60.00	43	76	5.80	9.67
DT ext. cond. occip.	32	147		150*	154	58	156.80	130	177.5	10.16	6.48

	<i>Dicerorhinus mercki</i>						<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>					
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Long. occipito-nas.	1	780.00					12	696.67	644	752	29.35	4.21
Dist. nasal-chignon	2	735.00	730	740			12	722.17	683	786	28.69	3.97
L. échancr. nas.	2	234.00	220	248			12	249.71	231	280	14.01	5.61
l. AR.crâne constr.	4	134.25	125	149	10.69	7.96	11	122.32	110	138	7.81	6.39
Dist. chign.-proc. post.o	3	328.33	320	335	7.64		12	323.58	295	380	24.52	7.58
Dist. chign.-proc. sus.o	2	377.50	370	385			6	371.67	361	407	17.59	4.73
Dist. chign.-proc. anté. o	1	402.00					5	394.00	373	410	14.98	3.80
Dist. éch.nas.-orbite	4	112.50	89	133	19.49	17.32	13	115.31	95.5	143	14.08	12.21
Dist. AR M3-cond.	3	320.00	298	335	19.47		5	340.00	317	361	19.33	5.68
Dist. nas.-orbite	2	362.50	350	375			5	344.20	283	385	38.62	11.22
l. grde crête occip.	3	151.00	131	167	18.33		14	132.11	101	160	15.75	11.92
l. apo. masto.	2	261.25	252	270.5			15	245.50	220	268	14.03	5.72
l. mini. frontal	3	59.50	57	62	2.50		14	46.25	18	70	14.18	30.66

l. proc. post. O	2	218.00	216	220			4	251.00	239	266	11.17	4.45
l. proc. sus O	1	259.00					7	249.29	211	278.5	26.27	10.54
l. proc. anté. O	0						8	269.75	247	308	19.85	7.36
l. arc. zygom.	1	354.00					9	332.22	295	380	25.77	7.76
l. fond éch. nas.	4	152.50	127	171	21.67	14.21	13	162.42	140	183	13.26	8.16
H. face occip.	4	165.25	155	178	11.53	6.98	16	158.56	141	186	10.44	6.59
H. crâne niv. P2	2	233.00	228	238			6	189.83	160	228	22.37	11.79
H. crâne niv. P4-M1	3	231.67	192	257	34.79		6	189.67	172	225	18.69	9.86
H. crâne niv. M3	4	194.00	135	236	42.72	22.02	6	182.83	168	205	13.63	7.45
l. palais niv. P2	0						4	66.50	60	70	4.43	6.67
l. palais niv. P4-M1	1	70.00					5	74.60	49	88	15.21	20.39
l. palais niv. M3	1	82.00					4	88.63	74.5	102	13.42	15.15
DT trou occip.	3	55.83	49	61.5	6.33		15	52.90	37	61.5	5.92	11.19
DT ext. cond. occip.	4	137.50	133	149	7.72	5.62	17	138.71	111.5	155	11.77	8.49

symphyse-talon est même supérieure au maximum observé dans l'espèce, mais pour cette variable mon échantillon de comparaison est réduit à 12 individus; elles sont sensiblement aussi hautes, mais en revanche le diamètre transversal de la branche horizontale est inférieur à la moyenne de 55 spécimens.

Le niveau de l'arrière de la symphyse mandibulaire est, pour le spécimen Q 18-84 Ro 86, entre P/2 et P/3, et pour RHI 5 sur l'arrière de P/2, c'est dans les deux cas une position normale pour l'espèce: les limites de cette position sont de l'avant de P/1 à l'arrière de P/3, la situation la plus fréquemment observée varie du milieu de P/2 au milieu de P/3. Pour le spécimen Q 18-118 Ro 86, mal conservé et très incomplet, l'arrière de la symphyse se situe en avant de P/2, ce qui constitue une position anormalement avancée, mais l'individu est juvénile.

Comme pour le crâne, on retrouve sur les mandibules de Romain-la-Roche les caractères qualitatifs généraux de *Coelodonta antiquitatis*: la branche horizontale présente une face externe convexe verticalement, une face interne subverticale et un bord ventral épais et bien convexe d'avant en arrière, avec zone d'inflexion située entre P/4 et M/1. Le bord antérieur de la branche montante est fortement oblique vers l'arrière et le haut. Le talon est faiblement marqué.

P.O. ANTOINE (2002) ajoute un certain nombre de caractères généraux: en vue de profil, l'angle symphyse/branche horizontale est faible; la symphyse est grêle; il n'y a pas de sillon lingual sur la face interne de la branche horizontale; l'apophyse coronoïde est bien développée; par rapport à la rangée dentaire le foramen mandibulaire se situe en dessous du collet. Il indique aussi que le trou mentonnier se trouve en avant de P/2, mais j'ai noté en 1980 que cette position était très variable selon les individus.

Ici encore aucune confusion n'est possible avec les deux *Dicerorhinus*: chez *D. mercki* la branche horizontale est puissante, haute et épaisse, à bord ventral faiblement convexe, la branche montante possède un bord antérieur

subvertical et le talon est épais et saillant. Pour *D. hemitoechus* la branche horizontale est relativement basse et étroite avec un bord ventral faiblement convexe, la branche montante présente un bord antérieur oblique vers l'arrière et le haut, il n'y a pas de talon bien net.

3. 3. Dents supérieures

Les jugales supérieures de Romain-la-Roche, isolées ou incluses dans des rangées dentaires complètes ou fragmentaires, comprennent au total 4 P2/, 4 P3/, 3 P4/, 5 M1/, 4 M2/, 3 M3/, 1 D2/, 1 D3/ et 2 D4/. Toutes présentent un dessin anguleux, un émail très chagriné (ANTOINE le qualifie même d'arborescent), un ciment épais (mais il peut très bien n'être pas conservé), une forte hypsodontie, une complication des bordures de l'ectoploche et un allongement des replis internes accroissant la surface triturante. Tous ces caractères (Pl. II, A) sont ceux de *Coelodonta antiquitatis*.

P.O. ANTOINE ajoute à ces caractères généraux une série prémolaire courte, un plissement de l'émail nul, un ciment faible ou variable, les racines des jugales reliées et non séparées ou coalescentes. Il considère que la couronne est haute et qu'il y a hypsodontie partielle. Il estime aussi que le cingulum labial est toujours absent, que l'anticrochet est plutôt absent, que crochet et crista sont toujours présents, que la médifossette est plutôt présente et le cingulum lingual plutôt absent. On verra ci-après, dent par dent, que l'observation d'un grand nombre de spécimens permet de préciser et parfois d'infirmes ces observations.

Les dimensions comparées des jugales supérieures de Romain-la-Roche sont données Tableau 3, toutes entrent parfaitement dans les limites de variation de *Coelodonta antiquitatis*.

Afin de quantifier l'hypsodontie, pour chaque dent vierge ou très peu usée j'indique l'indice d'hypsodontie, soit 100 x H/L; la hauteur H est dans la plupart des

Tableau 2: Dimensions comparées des mandibules de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

		Ro 86	Ro 86	Ro 86	<i>Coelodonta antiquitatis</i>					
		Q 18-84 RHI 4 double	R 20-52 RHI 5 D	Q 18-118 double	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	1	540			11	532.27	508	560	16.38	3.08
Dist. AR symphyse-talon	2	440	452		12	426.33	410	445	11.21	2.63
H. br. horiz. entre P2-P3	3				42	81.79	61	106	9.43	11.53
H. br. horiz. entre P3-P4	4				49	88.48	68	110	8.81	9.96
H. br. horiz. entre P4-M1	5	95	90	84	57	96.81	75	126	9.98	10.31
H. br. horiz. entre M1-M2	6				53	101.09	74	124	9.84	9.73
H. br. horiz. entre M2-M3	7	109	87.5	89	53	100.89	79	126	10.07	9.98
H. br. horiz. après M3	8				48	108.31	83	122	8.97	8.28
DT br. horiz. entre P4-M1	9			49	54	61.82	49.5	77	5.72	9.26
DT br. horiz. sous AV M3	10	51	51	52	55	57.81	47	78	7.04	12.18
L. symphyse	11	120	120*		21	122.17	79	158	17.54	14.36
DAP br. montante niv. table	13	182	202		17	172.32	144	202	15.26	8.86
DT condyle	14				7	99.93	93	108	5.21	5.21
H. condyle	15	260	227		13	267.35	227	334	30.02	11.23
H. apo. Coronoïde	16				2	331.50	306	357		

	<i>Dicerorhinus mercki</i>						<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>					
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	2	536.50	530	543			0					
Dist. AR symphyse-talon	5	457.60	427	523	39.22	8.57	2	408.50	407	410		
H. br. horiz. entre P2-P3	12	85.00	66	108	11.61	13.65	26	72.31	52	97	10.06	13.91
H. br. horiz. entre P3-P4	9	90.22	80	103	9.01	9.99	26	78.10	64	96	8.86	11.35
H. br. horiz. entre P4-M1	18	97.08	86	114	9.60	9.89	25	86.48	68	102	8.57	9.91
H. br. horiz. entre M1-M2	15	102.93	90	117	10.31	10.01	24	92.31	70	110	11.13	12.06
H. br. horiz. entre M2-M3	16	108.63	93	125	10.19	9.38	27	94.80	75	115	10.67	11.25
H. br. horiz. après M3	10	115.75	100	125	7.07	6.11	21	101.24	79	124	11.97	11.82
DT br. horiz. entre P4-M1	11	61.77	50	68.5	5.61	9.07	23	55.89	44	71	7.84	14.02
DT br. horiz. sous AV M3	18	65.75	53	83	7.58	11.52	26	58.06	44	68.5	5.60	9.64
L. symphyse	4	118.25	109	137	13.00	10.99	6	112.08	89	135	21.87	19.52
DAP br. montante niv. table	5	166.40	158	193	14.91	8.96	9	147.78	133	164	10.47	7.09
DT condyle	4	121.00	108	131	9.76	8.07	3	109.00	94	117	13.00	
H. condyle	4	281.75	257	300	17.95	6.37	5	255.60	232	276	20.06	7.85
H. apo. Coronoïde	0						2	263.00	254	272		

cas quelque peu sous-évaluée, d'autant que pour les bourgeons dentaires il est très difficile de savoir s'ils sont complètement calcifiés à leur base. Pour chaque catégorie de dent les valeurs vraiment significatives sont donc les plus élevées.

Les deux *Dicerorhinus* se distinguent parfaitement l'un de l'autre et de *Coelodonta antiquitatis* par leurs dimensions, leurs proportions et leurs caractères morphologiques, dont le plus discriminant est le profil de l'ectolophe. Chez *D. mercki* les molaires sont très

volumineuses, leur émail est épais et lisse, le profil de leur ectolophe est presque plat avec une succession d'ondulations verticales très molles; les prémolaires sont très larges, P3/ et P4/ ont un profil d'ectolophe plat ou faiblement convexe dépourvu de plis nets. Chez *D. hemitoechus* l'ectolophe des molaires est fortement ondulé; il en est de même pour les P3/ et P4/ chez qui les ondulations sont constituées par le pli du paracône, le mésostyle et le pli du métacône.

Tableau 3: Dimensions comparées des dents supérieures de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 87 Q 19-95 RHI 310 D	crâne Ro 86 S 18-48 RHI 168 G	crâne Ro 86 S 18-48 RHI 168 D	Ro 83 P 17-2/1 G	Ro 84 P 17-49 RHI 39 D	Ro 84 Q 17-4 RHI43-46 D	Ro 80 HS 2193 RHI 15 D	Ro 86 R 20-53 RHI 1 D	Ro 86 R 20-53 RHI 1 G
P 1/ L									
P 1/ I									
P 2/ L	32			35		35		23.5	
P 2/ I	33			34		37.5		32	
P 3/ L				40		40.5		31	31.5
P 3/ I				42		48		43	42.5
P 4/ L						45.5		38	40.5
P 4/ I						52,5*		47.5	48.5
M 1/ L		54	50			57		46.5	47
M 1/ I		56	53.5			57		54	55
M 2/ L		61.5	59.5					52.5	51
M 2/ I		58	59					55	54.5
M 3/ L abs.					58			56.5	52
M 3/ L anat.								47	50
M 3/ I					64.5			47	49
L RD								223.5	227
L P/								88.5	94
L 2 dern. P/								65	70
L des M/								144	145
D1/ L									
D1/ I									
D2/ L							27		
D2/ I							22		
D3/ L							34.5		
D3/ I							31.5		
D4/ L		50	47						
D4/ I		47	47						

	<i>Coelodonta antiquitatis</i>						<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>					
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
P 1/ L	0						2	23.25	23	23.5		
P 1/ I	0						2	20.25	19.5	21		
P 2/ L	33	30.89	20.5	37	4.16	13.48	40	33.44	29	40	2.14	6.39
P 2/ I	46	33.60	27.5	42	3.90	11.61	53	36.27	27	44	2.98	8.20
P 3/ L	66	37.77	24.5	55	3.85	10.20	56	41.49	34	49	2.84	6.83
P 3/ I	81	41.57	35	51	3.07	7.38	79	48.38	43	57	2.55	5.27
P 4/ L	64	43.43	35.5	58	4.20	9.67	52	44.23	37	51	2.51	5.67
P 4/ I	81	48.50	41.5	60	3.45	7.11	65	55.18	47	62	2.64	4.79
M 1/ L	58	50.84	33.5	58.5	4.25	8.36	59	54.37	43.5	63.5	3.92	7.20
M 1/ I	79	53.21	43.5	63	3.52	6.62	71	58.97	52.5	68	3.46	5.86
M 2/ L	84	56.24	47	65.5	3.72	6.62	45	59.81	46.5	66.5	3.88	6.48
M 2/ I	94	55.70	45	63	3.29	5.90	50	62.56	56	72	3.58	5.73
M 3/ L abs.	110	57.34	42.5	70	5.04	8.80	66	63.23	50	77	5.64	8.91
M 3/ L anat.	102	52.14	43	61	4.15	7.97	65	53.55	41.5	64	5.05	9.42
M 3/ I	105	50.17	40	61	3.72	7.42	71	55.03	41	65	4.54	8.25

	<i>Coelodonta antiquitatis</i>						<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>					
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
L RD	18	227.19	207	254	16.53	7.28	12	258.17	243	267	6.31	2.44
L P/	16	88.97	77	100	7.80	8.77	15	112.20	101	125	5.73	5.10
L 2 dern. P/	19	63.42	54	72.5	5.66	8.93	20	81.93	72	90	4.42	5.39
L des M/	30	145.12	121.5	167	12.19	8.40	16	157.47	133	168	10.66	6.77
D1/L	6	22.58	21	25	1.66	7.33	14	24.96	21	29	1.77	7.09
D1/I	6	18.25	17	20.5	1.17	6.43	13	22.27	20	25	1.59	7.14
D2/L	33	30.65	28	33	1.44	4.71	20	35.25	33	37.5	1.31	3.72
D2/I	36	29.57	26	38	2.04	6.89	25	34.80	32	38.5	1.34	3.85
D3/L	31	42.15	31	45.5	2.94	6.98	26	43.23	39	48	2.11	4.88
D3/I	36	37.06	31.5	41	1.84	4.96	25	41.94	37	45	2.07	4.93
D4/L	28	48.84	44	57	3.21	6.56	25	48.06	44	52	2.48	5.17
D4/I	31	42.92	39	50	2.48	5.78	25	46.74	42	56	2.98	6.38

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
P 1/ L	2	28.25	28	28.5		
P 1/I	2	26.00	23.5	28.5		
P 2/L	16	38.69	33	43.5	3.10	8.02
P 2/I	28	42.43	35	50.5	3.66	8.62
P 3/L	18	42.19	33	49	4.73	11.21
P 3/I	31	48.34	35	63	8.16	16.88
P 4/L	34	51.84	44	66	3.96	7.63
P 4/I	45	63.68	54	70	4.21	6.61
M 1/L	20	56.98	48.5	63.5	4.24	7.44
M 1/I	34	63.59	55	71.5	4.80	7.54
M 2/L	37	64.86	53	71	4.06	6.26
M 2/I	50	68.11	62	78.5	3.74	5.49
M 3/L abs.	46	65.72	54	75	4.46	6.79
M 3/L anat.	41	55.94	48	75	5.53	9.89
M 3/I	51	59.99	47.5	68.5	5.22	8.71
L RD	6	269.67	255	289.5	11.54	4.28
L P/	8	120.81	111	133	7.44	6.16
L 2 dern. P/	12	88.63	78	97	5.85	6.60
L des M/	9	167.17	159	176	6.39	3.82
D1/L	3	29.00	26	32	3.00	
D1/I	3	25.33	23	29	3.21	
D2/L	7	36.93	34	39.5	2.34	6.32
D2/I	8	37.38	31	42	3.57	9.56
D3/L	9	45.89	41.5	50.5	3.30	7.18
D3/I	10	46.85	42	54.5	3.99	8.51
D4/L	6	53.83	48	57	3.13	5.81
D4/I	8	52.81	48	57.5	3.06	5.79

- molaires supérieures :

Les molaires supérieures des Rhinocerotidae sont typiquement lophodontes avec trois lames, un protolophe antérieur transversal joignant protocône et paracône, un ectolophe latéral longitudinal joignant paracône et métacône, un métalophe postérieur transversal joignant métacône et hypocône. A l'intérieur des trois lames peuvent exister des replis internes, la crista issue de l'ectolophe, le crochet issu du métalophe et l'anticrochet issu du protolophe.

M1/ : l'ectolophe est ondulé avec un parastyle saillant, un pli du paracône petit mais net encadré par deux dépressions, un mésostyle épais et saillant, un métastyle plus ou moins divergent. La crista est presque toujours présente, le crochet toujours présent, parfois double, l'anticrochet assez rare (12,3 % des cas); la médifossette est normalement fermée (88 %), rarement multiple; il n'y a pas d'étranglement du protocône (<1 %); le cingulum lingual est assez rare (17%). Dans quelques rares cas (Aurensan, Hautes-Pyrénées) une muraille interne relie le protocône à l'hypocône.

ANTOINE considère de son côté que chez *C. antiquitatis* l'étranglement du protocône est plutôt absent ou faible, que le pli du paracône est présent mais faible, que le pli du métacône est absent, que le métastyle est allongé, que le métalophe est long, et que le profil postérieur de l'ectolophe est rectiligne et non concave. Il ajoute que la cristella est absente, que le cingulum postérieur est continu, que l'hypocône est individualisé sur le métalophe, que la postfossette est toujours présente et que l'anticrochet et l'hypocône sont parfois reliés par une muraille interne.

Le spécimen RHI 46 possède un indice d'hypsodontie de $100 \times 63,5/57 = 111,4$.

L'hypsodontie chez *Coelodonta antiquitatis* varie de 94,6 à 125, moyenne pour 12 = 115,2. Pour *Dicerorhinus hemitoechus* elle varie de 100 à 124,5, moyenne pour 10 = 111,6. Chez *D. mercki* la variation est de 100,8 à 113,9, moyenne pour 3 = 109,2.

M2/ : elle est construite comme la M1/. Le crochet est toujours présent, exceptionnellement multiple; la crista est presque toujours présente (absente une fois sur 90), exceptionnellement multiple; l'anticrochet est assez rare (12%); la médifossette est normalement fermée (84,6% des cas); le protocône est le plus souvent sans étranglement (on en trouve des traces dans 36% des cas, il n'est net que dans 7% des observations); le cingulum lingual est rare (13%); j'ai observé un cas de muraille interne reliant le protocône à l'hypocône (grotte Néron à Soyons en Ardèche).

P.O. ANTOINE écrit que l'étranglement du protocône est plutôt absent et faible, que le pli du paracône est présent et faible, qu'il n'y a pas de pli du métacône. Il ajoute que le métastyle est allongé, que le métalophe est long, que le profil postérieur de l'ectolophe est rectiligne et

que le cingulum postérieur est continu. Il précise aussi qu'il n'y a pas de sillon lingual à la base du protocône, que l'hypocône est individualisé sur le métalophe, que le mésostyle est présent mais faible et qu'il n'y a pas de liaison par muraille interne entre l'anticrochet et l'hypocône, bien que j'en aie observé au moins un cas.

Le spécimen RHI 168 présente un indice d'hypsodontie de $100 \times 69/61,5 = 112,2$.

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 96 à 130,6, moyenne pour 20 : 118,5. Chez *D. hemitoechus* elle varie de 103,9 à 121,8, moyenne pour 8 = 111,7. Pour *D. mercki* la variation est de 92,6 à 115, moyenne pour 7 = 108,1.

M3/ : sur 104 observations, le fût est triangulaire dans 48,1 % des cas, semi quadratique dans 25 %, quadratique dans 26,9 %. Le profil de l'ectolophe est le même que pour M1/ et M2/; le crochet est toujours présent, la crista très fréquente (94 %); l'anticrochet est absent dans 83,6 % des cas. La médifossette est toujours fermée, l'étranglement du protocône rare et quand il est présent (17%) c'est sous forme de trace. Le cingulum lingual n'est présent que dans moins de 50 % des observations.

P.O. ANTOINE note que le fût est quadrangulaire (alors que nous venons de voir qu'il est triangulaire dans presque la moitié d'un grand nombre d'observations), mais considère qu'ectolophe et métalophe sont fusionnés en ectométalophe, ce qui est contradictoire avec l'assertion précédente. Il ajoute que l'étranglement du protocône est plutôt absent, que le protocône est en feuille de trèfle et non pas digité, que le protolophe est transversal et qu'il existe un sillon postérieur sur l'ectométalophe.

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 90,6 à 125,9, moyenne pour 38 = 104,7. Chez *D. hemitoechus* elle varie de 81,4 à 117,9, moyenne pour 15 = 92,4. Pour *D. mercki* la variation est de 77,2 à 116,8, moyenne pour 8 = 91,4.

La M3/ du crâne RHI 168, incomplètement calcifiée à sa base, possède un fût triangulaire, il en est de même pour les M3/ du crâne RHI 1. Toutes les M3/ de Romain-la-Roche ont donc un fût triangulaire.

- prémolaires supérieures :

Les prémolaires supérieures sont construites sur le même plan que les molaires et s'en distinguent surtout par leur hypsodontie plus forte, et un débouché de la vallée linguale nettement plus éloigné du collet.

P.O. ANTOINE note que la P1/ est parfois absente (et qu'elle possède un cingulum antérolingual) alors qu'en plus de 40 ans de recherches sur les Rhinocerotidae je n'ai jamais observé de P1/ chez *Coelodonta antiquitatis*. P.O. ANTOINE écrit aussi que pour toutes les prémolaires supérieures il n'y a jamais de cingulum labial, que le crochet est toujours présent mais toujours simple, qu'il n'existe pas d'échancrure du métalophe, que le cingulum lingual est plutôt absent et réduit à un bouton. Il ajoute que la post-fossette est large et que l'anticrochet est plutôt absent.

P2/: l'ectolophe est ondulé; le crochet est normalement présent (35 fois sur 36), la crista toujours présente, l'anticrochet rare; la médifossette est presque toujours fermée (97,2% des cas); le protocône est normalement isolé, jamais étranglé; le cingulum lingual est relativement rare.

P.O. ANTOINE indique que le protocône est aussi ou plus puissant que l'hypocône, et que le protolophe est présent et joint avec l'ectolophe; nous avons vu qu'en fait il est très fréquent qu'un hiatus sépare ces deux lophes. Il ajoute que protocône et hypocône sont toujours séparés. Sur la P2/ RHI 310 un fort hiatus du protolophe isole le protocône. Il en est de même pour P 17-21, qui possède aussi un petit tubercule à l'embouchure de la vallée interne, et pour RHI 44.

Le spécimen n° RHI 44 présente une hypsodontie de $100 \times 48,5/35 = 138,6$

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 117,5 à 151,7, moyenne pour 20 = 133,9. Pour *D. hemitoechus* elle varie de 111,6 à 133,8, moyenne pour 8 = 122,1. Chez *D. mercki* l'indice est de 131,6 à 149,4, moyenne pour 3 = 142,4.

P3/: l'ectolophe est ondulé mais le pli du paracône est moins saillant latéralement (surtout à ses extrémités) que les ondulations qui lui succèdent. Le crochet est presque toujours présent (1 absence sur 72), la crista toujours présente, une fois multiple, et l'anticrochet est assez rare (il n'est présent que dans 12,1% des cas); la médifossette est presque toujours fermée (96% des cas); le protocône est souvent isolé (38%) par échancrure du protolophe ou de l'avant de l'ectolophe, quand il n'est pas isolé il n'est presque jamais étranglé. Le cingulum lingual est rarement présent (14,8%).

P.O. ANTOINE indique de son côté que la médifossette est toujours présente, qu'il y a toujours constriction du protocône, que protocône et hypocône sont toujours séparés. Il précise que le métalophe est dirigé vers l'arrière et l'intérieur, que le protolophe est joint avec l'ectolophe (alors qu'ils sont souvent séparés par un hiatus), et que la crista est toujours présente.

Le spécimen P 17-21 possède un petit tubercule à l'embouchure de sa vallée linguale, et un long tubercule sur le bord postérieur de sa post-fossette; son protocône est étranglé, ce qui est très rare. RHI 45 montre un net hiatus du protolophe isolant le parastyle du côté lingual. La P3/ de Romain-la-Roche n° RHI 45 possède un indice d'hypsodontie de $100 \times 61/40,5 = 150,6$.

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 128,2 à 167,1, moyenne pour 37 = 147,5. Pour *D. hemitoechus* elle est de 104,2 à 148,1, moyenne pour 16 = 121,8. Pour *D. mercki* elle varie de 127,3 à 146,9, moyenne pour 4 = 140.

P4/: l'ectolophe est irrégulièrement ondulé. Le crochet est presque toujours présent (97,1%), la crista de même (95,8%), l'anticrochet est assez rare (15,9%);

la médifossette est presque toujours fermée (93,2% des observations). Le protocône est parfois isolé (11,1%), rarement étranglé; le cingulum lingual est rarement présent (13,8%). J'ai observé un cas de muraille interne reliant le protocône à l'hypocône (Tutto de Camayot, Ariège).

P.O. ANTOINE relève que la médifossette est toujours présente, que le protocône et l'hypocône sont toujours séparés, qu'il y a toujours constriction du protocône, que le métalophe est dirigé vers l'arrière et l'intérieur et que l'anticrochet est plutôt absent.

Le spécimen n° RHI 43 a un indice d'hypsodontie de $100 \times 62/45,5 = 136,3$.

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 106,8 à 169,8, moyenne pour 32 = 144,6. Pour *D. hemitoechus* elle varie de 113,6 à 153,5, moyenne pour 12 = 134,1. Chez *D. mercki* elle est comprise entre 114,8 et 132,8, moyenne pour 4 = 126,9.

- molaires de lait supérieures :

Elles sont construites comme les jugales définitives dont elles se distinguent essentiellement par leur brachyodontie et la minceur de leur émail. Il existe des D1/ dans cette espèce, j'en ai observé 6, mais aucune n'a été trouvée à Romain-la-Roche.

D2/: l'ectolophe est ondulé. Le crochet et la crista sont toujours présents, parfois multiples, l'anticrochet peu fréquent (< 20%); la médifossette est toujours fermée, parfois incomplètement, exceptionnellement multiple. L'étranglement du protocône est rare. Le cingulum lingual est plus souvent présent qu'absent.

P.O. ANTOINE note qu'il n'y a pas de mésostyle, ni de muraille interne, ni de plis secondaires (alors que j'en ai observé souvent), ni de mésolophe.

La D2/ du fragment de rangée dentaire RHI 15, vierge de toute usure, présente un métalophe bilobé côté lingual, un protocône faiblement étranglé et pas de cingulum lingual. Son indice d'hypsodontie est $100 \times 24,5/27 = 90,7$.

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 70,8 à 98,4, moyenne pour 7 = 84. Pour *D. hemitoechus* elle varie de 76,3 à 87,1, moyenne pour 6 = 80,9. Pour deux spécimens de *D. mercki* elle est de 71,4 et 88,5, moyenne 80.

D3/: l'ectolophe est ondulé avec un pli du paracône encadré par deux sillons verticaux, et un mésostyle et un pli du métacône au moins aussi étendus latéralement que le pli du paracône. Le crochet et la crista sont toujours présents, parfois multiples; l'anticrochet est aussi souvent présent qu'absent. La médifossette est souvent fermée, parfois incomplètement. L'étranglement du protocône est aussi souvent présent qu'absent. Le cingulum lingual est aussi souvent présent qu'absent mais presque jamais continu.

P.O. ANTOINE indique seulement qu'un mésostyle est présent.

La D3/ du fragment de rangée dentaire RHI 15, pratiquement pas usé, possède un cingulum lingual discontinu mais son protocône n'est pas étranglé. Son indice d'hypsodontie est $100 \times 28,5/34,5 = 82,6$.

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 68,1 à 75,3, moyenne pour 7 = 71,4. Pour *D. hemitoechus* elle varie de 71,1 à 83, moyenne pour 7 = 79,2. Chez deux individus de *D. mercki* l'indice est 72,3 et 79,3, moyenne = 75,8.

D4/ : elle présente les mêmes caractères morphologiques que la D3/. La médifossette est normalement fermée (une exception) mais dans 25 % des cas la fermeture n'est pas totale. L'anticrochet est rarement présent. L'étranglement du protocône est plus souvent présent qu'absent mais généralement faible. Le cingulum lingual est plus souvent absent que présent.

P.O. ANTOINE ne signale que la présence d'un mésostyle. La D4/ du crâne RHI 168 possède une pointe sur le bord postérieur de sa postfossette.

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 69,1 à 95,8, moyenne pour 10 = 82,9. Chez *D. hemitoechus* elle varie de 74,4 à 89,6, moyenne pour 11 = 81,9. Pour deux spécimens de *D. mercki* elle atteint 78,3 et 85,7, moyenne = 82.

3. 4. Dents inférieures

A Romain-la-Roche elles comprennent 3 P/2, 3 P/3, 4 P/4, 4 M/1, 1 M/2, 2 M/3, 1 D/2, 1 D/3 et 3 D/4, isolées ou incluses dans des rangées plus ou moins complètes (Pl. II, B). Comme chez tous les Rhinocerotidae elles sont constituées d'un lobe antérieur en croissant (paralophide et protolophide) et d'un lobe postérieur en demi-croissant (métalophide et hypolophide). Toutes ont un émail chagriné, du ciment, une forte hypsodontie, un contour anguleux de la table d'usure. Les M sans cingulums sur les côtés ont des vallées en V à différence de niveau assez forte, l'antérieure étant toujours plus éloignée du collet que la postérieure. Les P ont des vallées en V aigu, avec forte différence de niveau, et pas de cingulum sur le côté. Tous ces caractères sont ceux de *C. antiquitatis*.

P.O. ANTOINE note de son côté que le trigonide est anguleux, et que le métaconide est individualisé sur le métalophide par un étranglement.

Les dimensions sont données Tableau 4, toutes les jugales inférieures de Romain entrent bien dans l'intervalle de variation de *C. antiquitatis*.

Les jugales inférieures des deux *Dicerorhinus* se distinguent de celles de *Coelodonta* par leur émail lisse et leurs cingulums latéraux pas rares; le volume des molaires qui ont des vallées linguales généralement en U, et la largeur des prémolaires caractérisent *D. mercki*.

- molaires inférieures :

P.O. ANTOINE retient comme caractères généraux l'absence de cingulum lingual, l'obliquité de

l'hypolophide et l'absence de sillon lingual sur l'entoconide des M/2 et /3.

M/1: les vallées sont en V souvent très aigu, leur différence de niveau est faible à forte. Il n'y a pas de cingulums latéraux.

Le spécimen RHI 19 possède un indice d'hypsodontie de $100 \times 56,5/43 = 131,4$.

L'hypsodontie pour *Coelodonta antiquitatis* varie de 103,3 à 119,4, moyenne pour 5 = 110,3. Pour *Dicerorhinus hemitoechus* elle varie de 83,7 à 111,1 moyenne pour 9 = 101,3. Chez *D. mercki* la variation est de 75,5 à 111,5, moyenne pour 5 = 89,4.

M/2: Les caractères sont les mêmes que pour la M/1.

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 104 à 127,9, moyenne pour 7 = 113,7. Chez *D. hemitoechus* elle va de 63 à 105,8, moyenne pour 7 = 92,6. Pour *D. mercki* elle varie de 79,2 à 98,2, moyenne pour 5 = 87,6.

M/3: elle présente les mêmes caractères que les M/1 et /2.

Le spécimen RHI 309 possède un indice d'hypsodontie de $100 \times 63/55 = 114,5$.

L'hypsodontie pour *Coelodonta antiquitatis* varie de 86,8 à 125,3, moyenne pour 32 = 109,6. Pour *D. hemitoechus* elle est de 78,9 à 105,5, moyenne pour 8 = 93,4. Chez *D. mercki* elle varie de 69 à 111,8, moyenne pour 13 = 88,6.

- prémolaires inférieures

Elles ont les mêmes caractères que les molaires, sauf qu'elles sont plus hypsodontes et que la différence de niveau des deux vallées est toujours forte. P.O. ANTOINE remarque que la vallée linguale postérieure est étroite et en V et qu'il n'y a pas de cingulums lingual ni labial.

P/2: P.O. ANTOINE note que cette dent est toujours présente et possède un paralophide recourbé et sans constriction, un paraconide développé et une vallée postérieure plutôt fermée.

Sur le spécimen RHI 30, la table d'usure du lobe postérieur est creusée longitudinalement.

Chez *C. antiquitatis* l'indice d'hypsodontie varie de 107,6 à 138,8, moyenne pour 8 = 120,4. Pour *D. hemitoechus* la variation est de 85,3 à 127,6, moyenne pour 5 = 106,1. Chez *D. mercki* il varie de 90,3 à 121,9, moyenne pour 8 = 107,9.

P/3: L'indice d'hypsodontie du spécimen RHI 29 est de $100 \times 38/31,5 = 120,6$, celle de la P/3 de la mandibule Q 18-118 atteint $100 \times 44/34 = 129,4$.

Chez *Coelodonta antiquitatis* l'hypsodontie varie de 113,9 à 150, moyenne pour 9 = 133,3. Chez *D. hemitoechus* elle varie de 79,5 à 137,3, moyenne pour 13 = 115,1. Pour *D. mercki*, elle va de 80 à 111,7, moyenne pour 2 = 95,9.

Tableau 4: Dimensions comparées des dents inférieures de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 87 Q 19-71 RHI 309 D	Ro 86 Q 18-118 double	Ro 81 HS 286 RHI 26 G	Ro 81 HS 285 RHI 30 D	Ro 81 HS 283 RHI 28 G	Ro 81 HS 349 RHI 29 G	Ro 80 HS 2284 RHI 17 D	Ro 80 HS 2294 RHI 20 G	Ro 80 HS 2285 RHI 14 D	Ro 80 HS 2293 RHI 21 D	Ro 80 HS 2290 RHI 19 D	Ro 86 Q 18-84 RHI 4 double
P/1 L												
P/1 1												
P/2 L		28.5		29								23
P/2 1		17.5		20								18
P/3 L		34				31.5						28
P/3 1		22				29						24
P/4 L			43.5					39		39.5		35
P/4 1			28					23.5		24		28.5
M/1 L		49			43						43	43.5
M/1 1		27			29.5							31
M/2 L												46
M/2 1												31.5
M/3 L	55											48.5
M 3/1	32											28.5
L RD inf												224
L des /P												85
L 2 dern./P												62
L des /M												138.5
D/1L												
D/1 1												
D/2L							20.5					
D/2 1							11.5					
D/3L							32					
D/3 1							17.5					
D/4L		42					44		42.5			
D/4 1		24.5					20					

	<i>Coelodonta antiquitatis</i>						<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>					
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
P/1 L	1	20.00					1	24.00				
P/1 1	1	11.50					1	13.00				
P/2 L	32	27.66	19	35.5	3.61	13.05	27	29.74	26	35.5	2.51	8.45
P/2 1	32	18.25	14	22	1.77	9.72	32	18.52	14.5	21	1.76	9.49
P/3 L	54	33.33	25	42	3.82	11.47	51	37.18	27	46	3.31	8.89
P/3 1	60	23.58	18	30.5	2.46	10.44	66	24.61	21	30	1.75	7.12
P/4 L	65	39.67	32.5	48	3.56	8.97	46	41.63	35	50	3.94	9.47
P/4 1	73	27.26	22	35	2.39	8.76	67	28.34	24	31	1.61	5.70
M/1 L	60	46.50	38	56	3.93	8.44	54	47.46	36.5	56.5	4.75	10.00
M/1 1	90	29.83	23	36	2.21	7.43	91	29.68	26	35	1.91	6.44
M/2 L	79	50.09	42	58.5	3.26	6.50	58	51.53	41	60.5	4.56	8.85
M/2 1	99	31.41	24	38.5	2.28	7.26	89	30.97	25.5	36	2.05	6.62
M/3 L	98	52.86	43	63	3.79	7.17	66	55.10	45	71.5	4.82	8.75
M 3/1	94	30.83	26	37	2.33	7.56	73	30.82	26.5	34.5	1.91	6.19
L RD inf	15	221.77	193	261	19.43	8.76	14	249.86	224	266	13.65	5.46
L des /P	23	96.28	74.5	123	11.75	12.20	18	99.67	86.5	108	6.19	6.21

L 2 dern./P	37	68.72	52.5	86.5	7.53	10.96	27	73.06	64	79.5	4.39	6.01
L des /M	40	140.15	123.5	181	10.67	7.61	31	145.89	132	160	7.93	5.44
D/1L	3	24.67	17.5	32.5			4	17.88	17	19	0.85	4.78
D/1l	3	13.50	12	14.5			3	11.33	10.5	12	0.76	6.74
D/2L	15	27.10	25	29.5	1.24	4.58	17	30.06	27.5	35	2.02	6.73
D/2l	16	16.28	15	18.5	0.91	5.60	18	16.72	15	18.5	1.07	6.42
D/3L	29	37.14	34.5	41.5	1.65	4.43	23	41.11	37.5	45.5	2.07	5.03
D/3l	33	20.36	17	24	1.39	6.84	29	22.03	20.5	25	1.22	5.52
D/4L	19	42.55	37	51	3.42	8.03	20	43.43	37	50.5	2.88	6.63
D/4l	21	22.29	19	25.5	1.96	8.79	23	24.35	22	27.5	1.39	5.69

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
P/1 L	1	26.00				
P/1 l	1	15.50				
P/2 L	23	32.67	30.5	37	1.84	5.62
P/2 l	29	21.02	18	23	1.25	5.95
P/3 L	20	40.95	35	46.5	3.23	7.88
P/3 l	29	28.43	23.5	35.5	2.82	9.91
P/4 L	29	44.38	38	51	2.85	6.42
P/4 l	36	33.13	25.5	38.5	2.84	8.59
M/1 L	29	51.84	43	59	3.85	7.42
M/1 l	35	34.54	27	42	3.61	10.45
M/2 L	33	56.97	51	63	3.21	5.63
M/2 l	50	35.54	29.5	40	2.80	7.88
M/3 L	42	58.82	50	68	4.43	7.54
M/3 l	46	33.99	28	40	2.62	7.70
L RD inf	6	283.33	266	290	9.24	3.26
L des /P	9	118.56	113.5	127	4.86	4.10
L 2 dern./P	17	84.76	75	92	4.45	5.25
L des /M	17	165.88	139	195	11.08	6.68
D/1L	2	20.25	17.5	23		
D/1l	1	14.00				
D/2L	8	33.00	28	38	3.15	9.55
D/2l	9	19.28	16.5	21.5	1.58	8.21
D/3L	13	42.15	38	44.5	1.59	3.76
D/3l	15	23.40	21	28.5	1.93	8.24
D/4L	11	45.91	42	51	2.71	5.90
D/4l	11	27.09	23	31	2.51	9.26

P/4: L'indice d'hypsodontie est respectivement $100 \times 56,5/43,5 = 129,9$ pour le spécimen RHI 26, $100 \times 53/39 = 135,9$ pour RHI 20 et $100 \times 55/39,5 = 139,2$ pour RHI 21.

L'hypsodontie pour *C. antiquitatis* varie de 114,6 à 143,8, moyenne pour 14 = 130,3. Pour *D. hemitoechus* elle va de 81,3 à 129,4, moyenne pour 9 = 106,9. Chez *D. mercki*, elle varie de 96,3 à 120,5, moyenne pour 3 = 108,9.

- molaires de lait inférieures

Elles ont les mêmes caractères que les jugales définitives sauf qu'elles sont moins hypsodontes, que leur émail est plus mince et que les vallées sont parfois en U, avec une différence de niveau en général faible.

P.O. ANTOINE retient comme caractères généraux pour les D inférieures que le métaconide est étranglé, l'entoconide étranglé ou pas, et qu'il peut y avoir ou non un pli du protoconide. Il écrit aussi qu'il n'y a pas de D/1 chez *Coelodonta antiquitatis*, mais j'en ai observé trois

exemplaires provenant de Montgaudier (IPH), Rhino Hole (Université de Bristol) et Uphill Caves (Musée de Weston super Mare).

D/2: Sur la D/2 du fragment de mandibule RHI 17 la vallée linguale antérieure est embryonnaire, ce qui est très fréquent dans l'espèce.

P.O. ANTOINE note que la D/2 présente ou non un repli antérieur de l'ectolophide, que le paralophide est simple ou dédoublé, qu'il peut y avoir ou pas des rugosités externes et que la vallée postérieure est plutôt ouverte.

Le spécimen RHI17 possède un indice d'hypsodontie de $100 \times 18/20,5 = 87,8$.

Chez *C. antiquitatis* l'hypsodontie varie de 75 à 113,2, moyenne pour 8 = 86,8. Pour *D. hemitoechus* elle varie de 69,2 à 113,6, moyenne pour 6 = 85,1. Je n'ai disposé que d'une seule D/2 vierge de *D. mercki*, son indice d'hypsodontie est 70,7.

D/3: La D/3 du fragment de mandibule RHI 17 possède un net cingulum postérieur en V inversé.

P.O. ANTOINE écrit qu'il peut y avoir ou non des rugosités externes, que l'ectolophide possède ou non un repli, que le paralophide est dédoublé ou simple et qu'il y a ou non un sillon lingual de l'entoconide.

Le spécimen RHI 17 présente un indice d'hypsodontie de $100 \times 26/32 = 81,3$.

L'hypsodontie pour *C. antiquitatis* varie de 65,8 à 88,9, moyenne pour 12 = 74,3. Chez *D. hemitoechus*, la variation s'établit entre 65,9 et 85,7, moyenne pour 10 = 74,6. La seule D/3 vierge de *D. mercki* dont j'ai disposé a une hypsodontie de 67,1.

D/4: La D/4 du fragment de mandibule RHI 17 possède un fort cingulum postérieur en V inversé.

Les spécimens RHI 17 et RHI 14 présentent respectivement un indice d'hypsodontie de $100 \times 26/44 = 59,1$ et $100 \times 31,5/42,5 = 74,1$.

L'hypsodontie chez *C. antiquitatis* varie de 60 à 90,2, moyenne pour 10 = 76,5. Pour *D. hemitoechus* elle varie de 65,1 à 85,2, moyenne pour 7 = 74,6. Chez *D. mercki*, elle est de 69,8 à 84,5, moyenne pour 4 = 75,7.

3. 5. membre antérieur

Comme le crâne, la mandibule et les dents, tous les os post-crâniens des rhinocéros de Romain-la-Roche présentent les caractères morphologiques de *Coelodonta antiquitatis*.

3.5.1. omoplate

L'omoplate de *C. antiquitatis* se caractérise par son articulation à contour subrectangulaire, son tubercule susglénoïdal puissant, son apophyse coracoïde à peine visible, et l'absence d'échancre glénoïdale.

P.O. ANTOINE retient qu'elle est allongée (il définit un indice d'allongement = $100 \times \text{DAP maximal} / \text{Hauteur maximale}$ qui pour l'espèce est compris entre 150 et 200), et que sa cavité glénoïde est ovale et non pas dotée d'un bord médial rectiligne.

5 omoplates ont été recueillies à Romain-la-Roche, aucune n'est complète. Leurs dimensions les situent autour de la moyenne d'un échantillon (inchangé depuis 1980) de 23 à 35 *C. antiquitatis* européens:

DAP sus-articulaire: 148; 111; 148 (128 à 178,5, moyenne pour 33 = 153,3)

DAP articulaire: 110; 96; 90; 103; 105 (85 à 116, moyenne pour 33 = 103,8)

DT articulaire: 81; 94,5; 76; 83,5; 85 (n= 35, 68 à 97,5, moyenne = 82,8)

DAP du col: 95,5; 131; 130 (112 à 147, moyenne pour 34 = 128,2)

DT du col: 43 (33 à 53, moyenne pour 23 = 42,3).

3.5.2. humérus

Les principaux caractères anatomiques de l'humérus de *C. antiquitatis* sont: vaste tête articulaire arrondie, sommet et convexité du trochiter peu distincts l'un de l'autre, large coulisse bicipitale à section en U asymétrique; tubérosité deltoïdienne placée assez haut; large fosse olécrânienne.

De son côté P.O. ANTOINE retient le trochiter haut, la fosse olécrânienne basse, l'absence de gouttière distale sur l'épicondyle; il note qu'en vue articulaire l'articulation distale est en forme de coquetier et non en sablier.

Par rapport à mon échantillon de comparaison de 19 à 80 *C. antiquitatis* européens (Tabl. 5, Fig. 1), les deux spécimens complets de Romain-la-Roche sont un peu plus courts que la moyenne mais se signalent par un diamètre transversal au milieu de la diaphyse très fort alors que le diamètre antéro-postérieur au même niveau est réduit, et par un diamètre antéro-postérieur distal élevé.

L'humérus de *C. antiquitatis* est, pour toutes les variables, en moyenne plus grand que celui de *D. hemitoechus* (4 à 19 exemplaires), mais les proportions générales sont voisines dans les deux espèces (Tabl. 5, Fig. 1). Celui de *D. mercki* (5 à 21 spécimens) est nettement plus long, mais son épiphyse proximale est moins volumineuse, surtout transversalement.

3.5.3. radius et cubitus

J'ai établi en 1980 comme principaux caractères typiques du radius de *C. antiquitatis*: l'articulation humérale comporte une facette latérale peu étendue et dont le bord antérieur est très en retrait du bord antérieur de la facette médiale; le bord postérieur de cette articulation est en V très ouvert; la tubérosité latérale de l'épiphyse proximale est puissante; l'insertion du biceps brachial est vaste, souvent profonde et à peu près médiane. La diaphyse est large et épaisse, avec un fort relief

Tableau 5: Dimensions comparées des humérus de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 83 P 17-11 RHI 369 D	Ro 86 Q 19-90 RHI 266 G
Longueur	425	426
DT prox.	182*	178.5
DAP prox.	200*	181
DT dia.	87	114
DAP dia.	85	62
DT distal	151	165
DAP distal	125*	164

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	7	393.21	341	423	26.66	6.78
DT prox.	7	158.86	129	176	16.82	10.59
DAP prox.	4	141.50	128	153	10.66	7.53
DT dia.	19	68.18	58	79	6.24	9.15
DAP dia.	17	73.74	64	83	5.33	7.23
DT distal	18	140.36	117.5	158	9.94	7.08
DAP distal	15	108.87	91	122	7.47	6.86

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	26	435.69	382	475	20.25	4.65
DT prox.	29	196.52	172	218	11.33	5.77
DAP prox.	19	189.89	157	220	17.02	8.96
DT dia.	80	83.63	68	99	6.92	8.27
DAP dia.	80	86.89	72	107	7.50	8.63
DT distal	57	166.19	135	194	11.23	6.76
DAP distal	58	127.45	101	141	8.34	6.54

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	5	468.40	446	498	19.19	4.10
DT prox.	7	173.00	164	198	11.90	6.88
DAP prox.	6	167.08	148	181.5	11.54	6.91
DT dia.	18	72.14	65	81	4.33	6.00
DAP dia.	19	79.97	71	92	4.92	6.15
DT distal	21	157.55	133.5	177	10.60	6.73
DAP distal	18	123.97	112	138	7.64	6.16

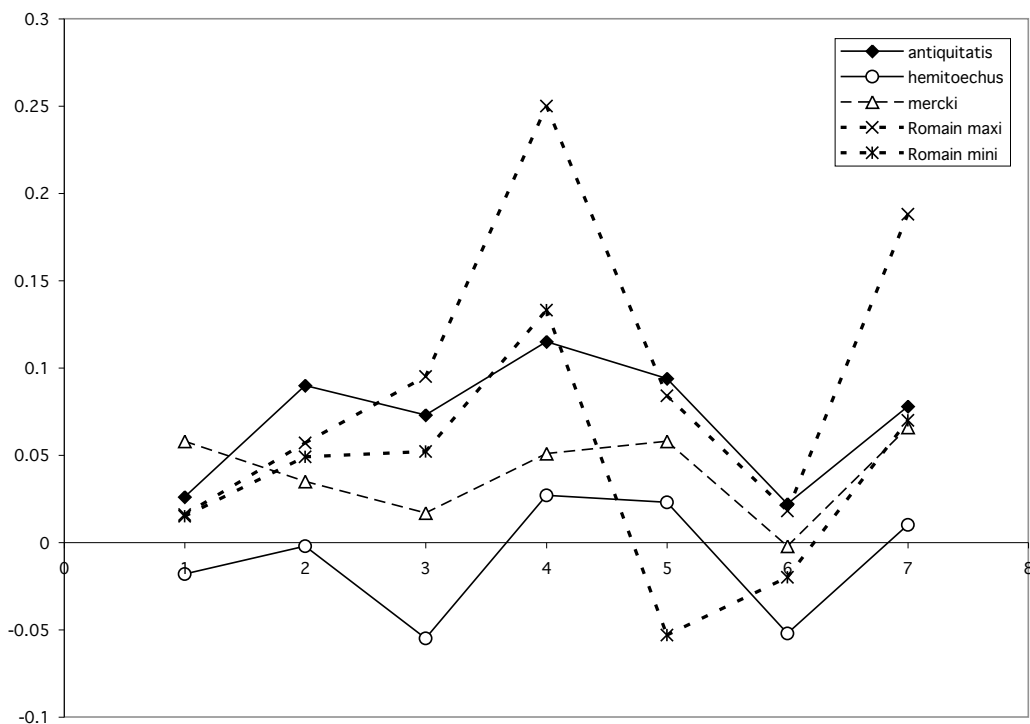


Fig. 1: Diagramme des rapports de l'humérus: valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 5.

oblique sur la moitié proximale de sa face antérieure. L'articulation distale est limitée vers l'arrière et le haut par une gouttière transversale profonde; les tubérosités de la face antérieure de l'épiphyse distale sont séparées par une gouttière verticale large et peu profonde.

P.O. ANTOINE note que le bord antérieur de l'articulation proximale est rectiligne et non en M; que le bord médial de la diaphyse est rectiligne; que les facettes proximales pour le cubitus sont toujours fusionnées; que l'insertion du biceps brachial est superficielle; que la coulisse des extenseurs du carpe est faible; qu'il n'y a pas de deuxième articulation distale répondant au cubitus; que l'expansion postérieure de la facette pour le scaphoïde est haute; enfin que le radius est en contact avec le cubitus et parfois soudé avec lui.

Deux des quatre radius de Romain-la-Roche sont complets. Comparés à un échantillon de 74 à 106 *C. antiquitatis* européens, ils sont nettement plus longs que la moyenne, mais pour tous les spécimens l'épiphyse proximale est un peu plus étroite, alors que les diamètres de la diaphyse et de l'épiphyse distale en sont très proches (Tabl. 6). La Figure 2 met en évidence ces proportions, elles montrent aussi que le radius de *C. antiquitatis* n'est en moyenne pas beaucoup plus long que celui de *D. hemitoechus* (16 à 23 spécimens), mais bien plus trapu. Le radius de *D. mercki* (9 à 20 individus) est beaucoup plus long que celui des deux autres espèces,

bien plus gros que chez *D. hemitoechus* mais avec des proportions voisines de celles de ce dernier, sauf pour le diamètre antéro-postérieur de la diaphyse, relativement très élevé chez *D. mercki*.

Les caractères morphologiques principaux du cubitus de *C. antiquitatis* résident dans le bord antérieur de l'olécrâne faiblement oblique et très épais, et dans l'articulation proximale très large.

P.O. ANTOINE ajoute que l'angle diaphyse/olécrâne est ouvert, et qu'il n'y a pas de tubercule antérieur sur l'extrémité distale.

Un seul cubitus de Romain-la-Roche est complet, Q 16-6 Ro 83; il est un peu plus long mais plus étroit proximale que la moyenne (Tabl. 6).

3.5.4. carpe

scaphoïde: Le scaphoïde de *C. antiquitatis* se caractérise par le contour de la face antérieure dont le bord médial arrondi est fortement convexe, le bord latéral court faiblement convexe, le bord proximal fortement ensellé, la hauteur médiale en général nettement plus forte que la hauteur latérale; l'articulation proximale pour le radius, dont la pointe médiane, plus ou moins aigüe, est en triangle arrondi très large, la plus grande largeur se situant près du milieu de la face supérieure.

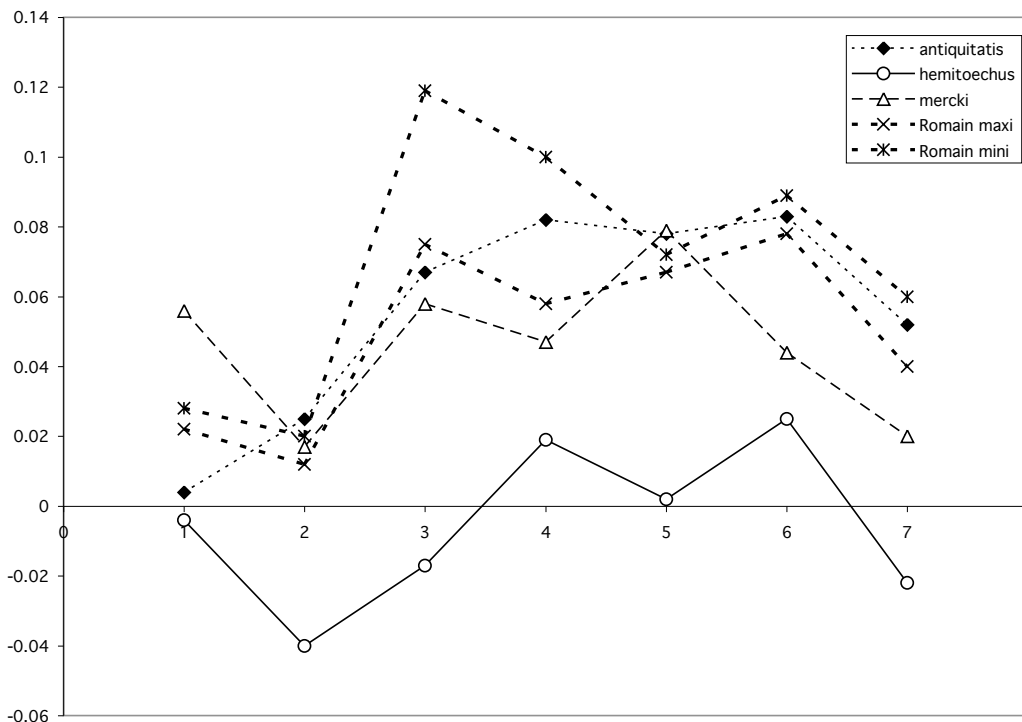


Fig. 2: Diagramme des rapports du radius : valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praeursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 6.

Tableau 6: Dimensions comparées des radius et cubitus de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 88 P 20-2 RHI 328 G	Ro 86 Q 18-52 RHI 101 D	Ro 86 R 19-243 RHI 195 D	Ro 86 Q 19-98 RHI 265 G	Ro 83 Q 16-6
Longueur radius		395		401	
DT prox. radius	112	112	111	110	
DAP prox. radius	84	79	87.5	80.5	
DT dia. radius	66	60		60.5	
DAP dia. radius		44.5		45	
DT distal radius		117		120	
DAP dist. radius		78		74.5	
L cubitus					515
DT artic prox cubitus					90*

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur radius	79	379.18	334	413	17.97	4.74
DT prox. radius	106	113.14	98	126	6.71	5.93
DAP prox. radius	104	77.65	55	93	5.90	7.60
DT dia. radius	104	63.35	54	75.5	4.77	7.53
DAP dia. radius	102	45.63	35	57	4.89	10.72
DT distal radius	80	118.31	101	142	8.30	7.01
DAP dist. radius	74	76.57	62	92	5.95	7.77
L cubitus	20	496.18	456	543	24.37	4.91
DT artic prox cubitus	24	93.85	77	109	7.95	8.47

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur radius	16	372.72	346	399	14.37	3.86
DT prox. radius	22	97.57	88.5	105	4.55	4.66
DAP prox. radius	23	63.93	59	69.5	3.31	5.18
DT dia. radius	18	54.83	49	59.5	2.73	4.97
DAP dia. radius	18	38.31	34	46.5	2.72	7.11
DT distal radius	17	103.50	91.5	111	4.55	4.40
DAP dist. radius	19	64.61	59	72	4.15	6.42
L cubitus	2	482.50	459	506		
DT artic prox cubitus	10	84.95	72	95	7.65	9.01

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur radius	9	427.89	408	455	14.79	3.46
DT prox. radius	20	111.28	102	119	6.11	5.49
DAP prox. radius	17	75.97	68	87	5.18	6.81
DT dia. radius	13	58.50	53	65	3.56	6.08
DAP dia. radius	13	45.69	40.5	57.5	4.68	10.24
DT distal radius	12	108.10	90.75	115	6.91	6.39
DAP dist. radius	13	71.13	62	82	7.31	10.28
L cubitus						
DT artic prox cubitus	2	92.50	91	94		

P.O. ANTOINE note la présence d'une articulation postéro-proximale pour le semi-lunaire, une facette pour le magnum présente et concave en vue latérale, une hauteur antérieure plus faible que la hauteur postérieure.

Sur cinq scaphoïdes de Romain-la-Roche trois seulement sont suffisamment bien conservés et suffisamment dégagés pour être mesurés complètement ou presque (Tabl. 7). Deux d'entre eux sont plus longs, plus larges et plus hauts que la moyenne d'un échantillon de 36 à 49 *C. antiquitatis* européens, les deux autres sont plus petits et correspondent sans doute à des femelles. Les scaphoïdes de *D. hemitoechus* (8 à 13 spécimens), pour leurs trois dimensions principales, présentent des valeurs moyennes à peine supérieures aux valeurs minimales relevées chez *C. antiquitatis*. Ceux de *D. mercki* (6 à 14 individus) sont plus longs et plus hauts, mais plus étroits.

semi-lunaire: J'avais retenu comme caractéristiques de *C. antiquitatis* le contour de la face antérieure, très large distalement, en V très ouvert à pointe arrondie et décalée médialement, avec un bord proximal lui aussi très large portant à son extrémité latérale une articulation en secteur de sphère répondant au cubitus; sur la face latérale qui s'articule avec le pyramidal, la facette articulaire proximale est allongée, la facette distale est une longue bande assez basse; sur la face médiale deux facettes proximales successives pouvant être fusionnées répondent au scaphoïde, une facette distale longue et basse s'articule également avec le scaphoïde; la face inférieure qui répond à l'onciforme et au magnum possède une petite facette peu distincte pour le magnum. P.O. ANTOINE retient quant à lui l'existence d'une articulation pour le cubitus, le bord distal de la face antérieure arrondi et la face antérieure mousse.

Tableau 7: Dimensions comparées des scaphoïdes de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-114 RHI 147 G	Ro 84 Q 17-8 RHI 52 D	Ro 83 P 16-4 ou 14? G	Ro 83 P 16-17 ?RHI 501 G	Ro 86 Q 18-47 RHI 121 G
Longueur	92.5	93.5	86	85	88.5
Largeur	70.5	69	57*	52.5	65
Hauteur	68	69		61*	65
L.surf.artic.sup. largeur	64	65			56
L.surf.artic.inf. largeur	72	66.5			61.5
	29				75

Coelodonta antiquitatis

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	49	89.22	76.5	99.5	5.17	5.79
Largeur	46	60.84	51	71.5	4.70	7.73
Hauteur	44	64.41	58	72.5	3.78	5.87
L.surf.artic.sup. largeur	48	60.46	52.5	68	4.55	7.53
L.surf.artic.inf. largeur	46	58.68	50.5	70	4.52	7.71
	36	72.56	63.5	83	4.94	6.81
	38	37.54	28	45	3.55	9.46

Dicerorhinus mercki

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	12	92.17	81	101	7.44	8.07
Largeur	12	55.71	50	62	4.03	7.24
Hauteur	14	69.32	62.5	75	4.64	6.69
L.surf.artic.sup. largeur	9	57.00	50	68	5.86	10.28
L.surf.artic.inf. largeur	9	51.89	47	56	3.09	5.96
	7	72.29	67	82	5.79	8.02
	6	31.83	29	36	2.48	7.80

Dicerorhinus hemitoechus

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	13	78.42	71.5	86	4.53	5.77
Largeur	13	50.69	43.5	56.5	3.63	7.16
Hauteur	13	59.15	56	63	1.92	3.24
L.surf.artic.sup. largeur	11	51.14	43	63	4.88	9.54
L.surf.artic.inf. largeur	8	48.44	45	54	3.09	6.37
	10	65.10	55	72	5.69	8.74
	9	29.67	26.5	36	3.45	11.62

Il en est des semi-lunaires de Romain-la-Roche comme pour les scaphoïdes : quatre spécimens adultes ont été recueillis, dont deux sont suffisamment bien conservés et dégagés. L'un de ceux-ci est pour toutes ses dimensions supérieur à la moyenne d'un lot de 46 à 59 *C. antiquitatis* (Tabl. 8), il correspond probablement à un mâle, l'autre est pour trois dimensions sur quatre inférieur à cette moyenne et correspond sans doute à une femelle. Le semi-lunaire de *D. hemitoechus* (4 à 14 individus) est en moyenne plus petit pour toutes ses dimensions bien que relativement haut ; celui de *D. mercki* (9 à 10 spécimens) est plus long et plus haut mais un peu plus étroit.

Tableau 8 : Dimensions comparées des semi-lunaires de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 89 Q 20-8 RHI 516 G	Ro 86 Q 17-35 RHI 258 D	Ro 84 P 17-38 RHI 489 G	Ro 83 P 16-14 RHI 372-377
Longueur		82		71
Largeur	54	64	56	57
Hauteur		52		48.5
H. face ant.	55	56	60*	53

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	55	75.75	64	85.5	4.74	6.26
Largeur	59	55.49	46.5	64	3.97	7.15
Hauteur	56	50.43	41.5	57	3.40	6.75
H. face ant.	46	54.04	47	61	3.25	6.02

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	12	69.62	65	75	3.46	4.97
Largeur	14	51.25	44.5	59	3.81	7.43
Hauteur	12	49.25	42	55	3.60	7.31
H. face ant.	4	46.00	44	48	1.83	3.97

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	10	76.75	70.5	86	5.08	6.62
Largeur	10	55.10	51	61	3.31	6.00
Hauteur	10	57.00	50	60.5	3.59	6.30
H. face ant.	9	57.83	51.5	65	4.17	7.21

pyramidal : Les particularités du pyramidal de *C. antiquitatis* résident dans sa face antéro-externe bien plus large que haute ; dans sa face postéro-interne, qui s'articule avec le semi-lunaire, dotée d'une longue facette proximale et d'une facette distale étendue sur tout le bord

distal de la face ; dans sa face proximale, qui répond au cubitus, trapézoïdale à bord latéral plus court ; enfin dans sa face articulaire distale, qui répond à l'onciforme, au contour piriforme allongé.

P.O. ANTOINE note une articulation distale pour le semi-lunaire en L couché, et une face inférieure elliptique.

Cinq pyramidaux ont été découverts à Romain-la-Roche, leurs trois dimensions principales ne dépassent pas la moyenne d'un échantillon de 42 à 44 *C. antiquitatis* européens (Tabl. 9). Les pyramidaux de *D. hemitoechus* (12 à 13 exemplaires) ont une longueur et une largeur moyennes inférieures aux valeurs minimales relevées chez *C. antiquitatis*, alors que la hauteur est du même ordre. Pour *D. mercki* (16 spécimens) longueur et largeur moyennes sont plus petites que chez *C. antiquitatis* mais la hauteur est supérieure.

Tableau 9 : Dimensions comparées des pyramidaux de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 89 P 21-1 RHI 514 G	Ro 87 R 20-17 RHI 286 D	Ro 86 R 18-43 RHI 130 G	Ro 86 Q 18-77 RHI 153 G	Ro 84 P 17-39 RHI 485 D
Longueur	46	44*	49	49	45
Largeur	60	62	62	61.5	63.5
hauteur	54	53	52	54	55

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	42	49.12	42	62	4.38	8.91
Largeur	44	63.38	54	72	4.11	6.49
Hauteur	44	54.07	46	65	4.23	7.82

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	12	40.54	35.5	46	2.93	7.22
Largeur	12	53.04	47	60	3.78	7.13
Hauteur	13	53.69	42.5	63	5.19	9.66

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	16	44.47	41	49	2.33	5.25
Largeur	16	59.19	50	65.5	3.71	6.28
Hauteur	16	59.75	53.5	67.5	3.42	5.72

pisiforme : Le pisiforme de *C. antiquitatis* présente un contour en raquette avec le bord postérieur bien plus haut que l'antérieur, une allure trapue, un col bien marqué, une tête (qui s'articule avec le cubitus et le pyramidal) très large, une extrémité postérieure plus ou moins haute. Les deux spécimens de Romain-la-Roche ont des

dimensions proches de la moyenne de 20 à 21 *C. antiquitatis* européens (Tabl. 10). Le pisiforme de *D. hemitoechus* (10 exemplaires) est un peu plus court, un peu plus bas et surtout bien plus étroit. Celui de *D. mercki* (7 individus) est à peu près aussi haut mais un peu plus court et nettement plus étroit.

Tableau 10: Dimensions comparées des pisiformes de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 88 Q 20-83 RHI 511	Ro 86 Q 19-95 RHI 240
Longueur	72	67.5
Largeur	38.5	33
Hauteur	49	46.5

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	21	68.12	56.5	78	5.47	8.02
Largeur	21	33.90	30	41	3.43	10.11
Hauteur	20	47.28	39	55	4.60	9.73

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	10	63.80	59	69.5	2.76	4.33
Largeur	10	26.45	23	28	1.92	7.26
Hauteur	10	37.60	30	42	3.42	9.10

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	7	66.07	62.5	70	2.54	3.84
Largeur	7	29.14	26	31	1.86	6.40
Hauteur	7	46.00	39	54	5.97	12.98

trapézoïde: Le trapézoïde de *C. antiquitatis* se caractérise par sa taille et sa massivité ; sa face proximale, qui s'articule avec le scaphoïde, subrectangulaire ; sa face distale, répondant au Mc II, en ellipse presque régulière ; sa face médiale munie d'une facette pour le trapèze étendue proximale sur toute la face mais se rétrécissant distalement ; sa face inférieure elliptique.

P.O. ANTOINE retient seulement que le bord proximal en vue antérieure est symétrique.

Deux trapézoïdes ont été recueillis, un seul étant bien conservé et dégagé. Ce dernier, comparé à un échantillon de 25 à 27 *C. antiquitatis* européens (Tabl. 11), dépasse la moyenne pour les trois dimensions. Chez *D. hemitoechus* (30 à 31 individus) toutes les dimensions sont inférieures. Le trapézoïde de *D. mercki* (12 à 13 spécimens) est en moyenne plus petit que celui de *C. antiquitatis*.

Tableau 11: Dimensions comparées des trapézoïdes de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 83 P 16-4 RHI 509 G	Ro 86 R 19-241 RHI 167
Longueur	49.5	51
Largeur		34.5
Hauteur		44

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	27	48.20	42	52.5	3.00	6.23
Largeur	25	33.24	29.5	36	1.85	5.56
Hauteur	25	36.98	27	45.5	3.23	8.74

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	30	40.32	34	46	3.06	7.58
Largeur	31	28.71	25	33	1.95	6.79
Hauteur	30	32.38	25	39	2.98	9.20

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	13	43.85	39.5	49.5	2.72	6.20
Largeur	12	30.25	27.5	38	3.08	10.18
Hauteur	12	36.54	33	40	2.30	6.30

magnum: Du point de vue anatomique le magnum de *C. antiquitatis* se caractérise par : le contour de sa face antérieure pentagonal avec un bord distal arrondi dissymétrique, une forte expansion transversale médiale, la grande largeur de l'articulation de l'apophyse supérieure ; sur la face latérale, la disposition de la facette oncififorme, presque carrée et s'étendant loin en arrière, à axe vertical bien oblique vers l'avant et le haut ; le contour généralement trapézoïdal de l'articulation distale, répondant au Mc III, qui est très large en avant ; la forte variabilité individuelle au niveau de l'apophyse postérieure.

P.O. ANTOINE note que le bord proximal de la face antérieure est subrectiligne, et que la tubérosité postérieure est allongée et recourbée.

Cinq magnums ont été découverts à Romain-la-Roche, un seul d'entre eux est suffisamment bien conservé et dégagé pour que les quatre variables retenues soient mesurables (Tabl. 12) ; elles sont assez proches de la moyenne d'un échantillon européen de 41 à 54 individus de la même espèce. Chez *D. hemitoechus* (11 à 17 spécimens) le magnum est nettement plus petit, les dimensions maximales sont inférieures aux moyennes de *C. antiquitatis*. Chez *D. mercki* (9 à 13 spécimens) la

longueur et la largeur moyennes sont équivalentes aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, mais les hauteurs sont plus fortes.

Tableau 12: Dimensions comparées des magnums de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 87 R 20-40 RHI 285 G	Ro 86 Q 18-84 G	Ro 86 R 19-241 RHI 165 G	Ro 84 P 17-56 RHI 66	Ro 83 P 16-4 ? RHI 501 G
Longueur		92*	97.5		
Largeur	52	54.5	52	54.5	55
Hauteur			67		
H.artic.	63	62	64.5	58	

Coelodonta antiquitatis

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	41	101.45	79	113.5	7.91	7.79
Largeur	54	51.45	39	61.5	4.19	8.14
Hauteur	43	67.08	49.5	75	4.74	7.06
H.artic.	43	63.71	55.5	70	3.81	5.98

Dicerorhinus hemitoechus

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	16	82.88	59	92	8.44	10.18
Largeur	17	42.53	35	50	3.74	8.79
Hauteur	15	59.93	55	65	3.23	5.40
H.artic.	11	54.14	35	62	8.40	15.52

Dicerorhinus mercki

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	9	101.83	92.5	119.5	8.73	8.57
Largeur	13	51.00	42.5	62.5	5.61	10.99
Hauteur	10	69.75	63.5	80.5	5.75	8.24
H.artic.	10	68.05	63	77.5	4.78	7.02

onciforme: Les caractères de l'onciforme de *C. antiquitatis* sont la face antérieure un peu plus haute latéralement que médialement, à bord distal faiblement et régulièrement convexe, à angle médial pointu; l'articulation médiale, qui répond au semi-lunaire, haute et triangulaire avec pointe postérieure; en vue supérieure l'absence, en général, d'un contact entre la facette pour le pyramidal et la facette pour le Mc V (quand le contact existe il s'établit très en arrière).

P.O. ANTOINE considère que le contact entre facette pour le pyramidal et facette pour le Mc V est plutôt absent, et que l'expansion postérieure de la facette pour le pyramidal est toujours absente.

Il y a cinq onciformes à Romain-la-Roche, dont deux complets et bien dégagés. Leurs dimensions (Tabl. 13) sont voisines des moyennes de celles de 48 à 59 individus

de *C. antiquitatis* européens. Chez *D. hemitoechus* (21 à 26 spécimens) les dimensions maximales sont proches des valeurs moyennes de *C. antiquitatis*. Pour *D. mercki* (18 à 20 individus) les longueurs et la largeur sont un peu inférieures aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, mais la hauteur est supérieure.

Tableau 13: Dimensions comparées des onciformes de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 87 R 20-17 RHI 288 G	Ro 86 R 19-200 RHI 194 G	Ro 86 R 19-194 RHI 191 G	Ro 84 P 17-48 RHI 484 D	Ro 83 P 16-14 sq expo
longueur absol.		96			92
Longueur anato.		83.5			74
Largeur	77.5	80	71.5	75	76
hauteur	51.5	53.5	58	58	57

Coelodonta antiquitatis

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
longueur absol.	48	95.01	75	110	7.56	7.95
Longueur anato.	49	75.17	61	95	6.03	8.02
Largeur	58	75.22	62	84.5	5.39	7.16
hauteur	59	54.58	45	61	3.83	7.02

Dicerorhinus hemitoechus

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
longueur absol.	21	86.21	73.5	92	4.96	5.75
Longueur anato.	21	63.90	52.5	76	4.64	7.27
Largeur	26	66.00	58	76	4.38	6.64
hauteur	25	50.72	43.5	55	2.54	5.00

Dicerorhinus mercki

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
longueur absol.	18	91.94	86.5	100	3.98	4.33
Longueur anato.	20	70.03	63.5	77	4.28	6.10
Largeur	18	72.64	64.5	82.5	5.59	7.70
hauteur	19	57.08	51	65	3.77	6.60

3.5.5. Mc II

Le Mc II de *C. antiquitatis* se caractérise par son épiphyse proximale avec tubérosité postérieure assez peu développée; son articulation proximo-latérale constituée de deux facettes superposées, une inférieure haute et étendue au maximum sur les deux tiers antérieurs de la face, et une supérieure beaucoup moins haute faisant avec la précédente un dièdre marqué; son articulation proximo-médiale, répondant au trapèze, en ellipse relativement grande; sa face supérieure dotée d'une articulation très large, en triangle arrondi, dont le point

le plus antérieur est nettement en arrière du point le plus antérieur de l'épiphyse; la section de la diaphyse en ellipse épaissie.

P.O. ANTOINE note que la facette pour le magnum est en bande et non réniforme, que la facette antérieure pour le Mc III est présente, que la facette postérieure pour le Mc III est toujours absente et que la facette pour le trapèze est toujours présente.

Quatre Mc II ont été recueillis à Romain-la-Roche; tous sont plus longs que la moyenne d'un échantillon de 58 à 66 *C. antiquitatis* européens (Tabl. 14), et l'un d'eux atteint pratiquement la longueur maximale observée dans l'espèce; les autres dimensions sont assez peu différentes de la moyenne et leurs valeurs extrêmes à Romain-la-Roche encadrent plus ou moins celle-ci (Fig. 3). Le Mc II de *D. hemitoechus* (16 à 21 spécimens) est à peu près aussi long que chez *C. antiquitatis*, les autres dimensions sont nettement plus faibles et les proportions plus graciles. Le Mc II de *D. mercki* (15 à 17 individus) est beaucoup plus long (le plus court a pratiquement la même longueur que le plus grand *C. antiquitatis*) mais bien plus élancé, avec des proportions assez homologues

de celles de *D. hemitoechus* mais des valeurs moyennes beaucoup plus élevées (Tabl. 14, Fig. 3).

Tableau 14: Dimensions comparées des Mc II de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-102 RHI 143	Ro 86 R 19-241 RHI 166	Ro 84 P 17-42 RHI 36	Ro 83 Q 16-8 RHI 379
	G	G	D	G
Longueur	177	172	179.5	169
DT prox.artic.	41	39.5	48	50
DT prox.maxi	53	51	56	56.5
DAP prox.	50	52*	47	53
DT dia.	41	36.5	42	41
DAP dia.	28	24	32	27
DT maxi dist.	51	45.5	52	
DT artic.dist.	42	41	46	
DAP dist.	44	46	47	

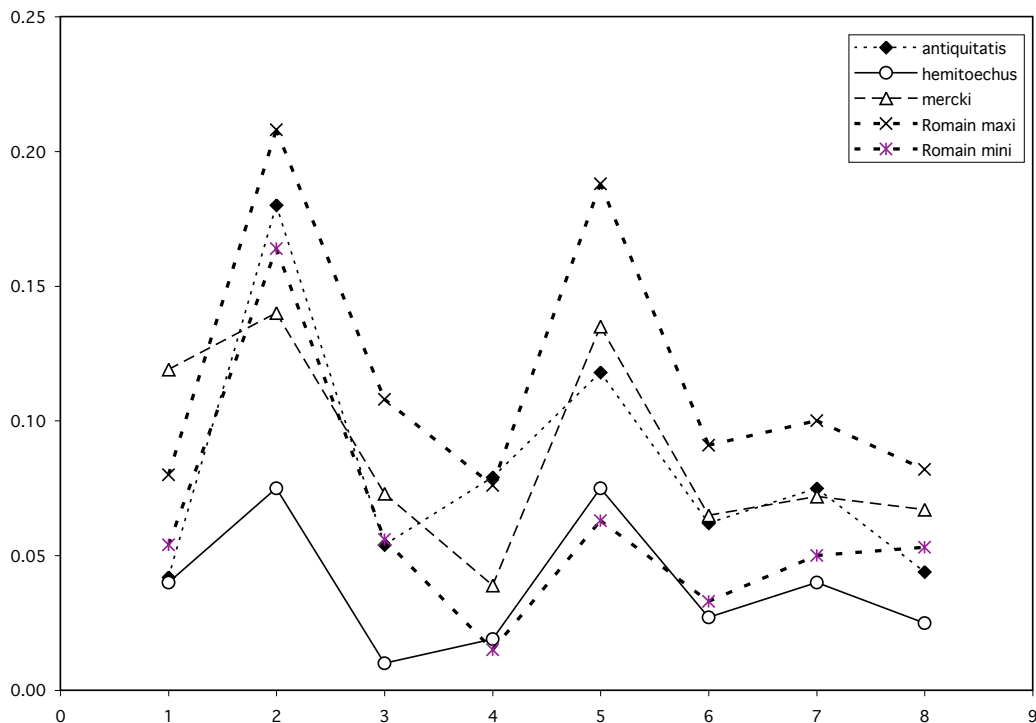


Fig. 3: Diagramme des rapports du Mc II: valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 14.

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	64	164.45	148	180	7.86	4.78
DT prox.artic.	66	48.36	34	58	4.74	9.80
DT prox.maxi	64	52.98	41	66.5	4.92	9.29
DAP prox.	58	46.79	40	58	3.99	8.52
DT dia.	65	42.24	31.5	50	3.78	8.94
DAP dia.	63	27.21	23	34.5	2.07	7.62
DT maxi dist.	58	48.60	37.5	57	4.22	8.68
DT artic.dist.	64	43.41	35	55	4.10	9.45
DAP dist.	62	43.02	35	52.5	3.34	7.76

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	21	163.50	153	175	5.84	3.57
DT prox.artic.	19	39.37	32	44	3.48	8.85
DT prox.maxi	16	41.63	32	49	4.46	10.71
DAP prox.	19	42.29	37	47	2.87	6.78
DT dia.	22	36.82	30	42	3.23	8.77
DAP dia.	22	24.64	20	30	2.74	11.14
DT maxi dist.	20	44.83	39	52.5	3.46	7.71
DT artic.dist.	21	40.12	34	46.5	3.02	7.53
DAP dist.	20	41.18	35.5	45.5	2.54	6.16

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	15	196.47	179	212	11.10	5.65
DT prox.artic.	17	43.32	33.5	51.5	3.68	8.49
DT prox.maxi	16	48.31	41	57	3.58	7.41
DAP prox.	16	48.84	42.5	60	4.40	9.02
DT dia.	17	38.53	33.5	41.5	2.02	5.24
DAP dia.	17	28.29	24.5	33	2.56	9.06
DT maxi dist.	16	49.00	44	56	3.50	7.14
DT artic.dist.	15	43.17	38	50.5	3.27	7.58
DAP dist.	16	45.38	37.5	53.5	4.69	10.33

3.5.6. Mc III

Le Mc III de *C. antiquitatis* se caractérise par son articulation proximale très élargie, à bord antérieur légèrement sinueux et convexe dans le plan sagittal; la présence en face latérale de l'épiphyse proximale de deux facettes articulaires successives distinctes ou fusionnées; l'existence en face médiale de l'épiphyse proximale d'une facette trapézoïdale plus haute ou plus courte que longue; sa diaphyse à section en ellipse épaisse.

P.O. ANTOINE ne retient qu'un seul caractère, la facette pour le magnum apparente en vue antérieure.

Les six Mc III découverts à Romain-la-Roche sont tous plus longs que la moyenne d'un échantillon de 65 à 93 *C. antiquitatis* européens, les autres dimensions sont proches des moyennes de cet échantillon que les valeurs extrêmes de Romain encadrent à peu près, étant entendu que le diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse

proximale n'est réellement mesurable à Romain que sur un seul spécimen (Tabl. 15, Fig. 4). Le Mc III de *D. hemitoechus* (20 à 26 spécimens) est en moyenne un tout petit peu plus long que celui de *C. antiquitatis* mais bien plus élargi. Celui de *D. mercki* (16 à 22 individus) est beaucoup plus long avec une diaphyse bien plus large et plus plate et des diamètres distaux plus forts; ici encore, pour des dimensions bien différentes, les proportions de *D. hemitoechus* et *D. mercki* sont assez voisines sauf pour le diamètre transversal sus-articulaire distal, relativement très fort dans cette dernière espèce (Tabl. 15, Fig. 4).

Tableau 15: Dimensions comparées des Mc III de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-100 RHI 141 G	Ro 86 R 19-241 RHI 164 G	Ro 84 P 17-42 RHI 37 D	Ro 83 Q 16-8 RHI 378 G	Ro 83 P 16-10 RHI 362 D
Longueur	205.5	200.5	204	194	193
DT prox.	69.5	67	69.5	64*	68
DAP prox.	> 52	55		55,5*	
DT dia.	57	54	57	56	55.5
DAP dia.	28.5	26*	30*	28.5	29
DT distal	67	64.5	67.5		62.5
DT artic. distal	56	53	55.5		51.5
DAP artic. dist.	49	53.5	50		49*

Sq exposé

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	80	189.53	162	213	9.43	4.97
DT prox.	93	68.28	59.5	79	4.83	7.07
DAP prox.	75	52.31	42.5	61.5	4.20	8.03
DT dia.	87	56.44	46	66	4.10	7.26
DAP dia.	86	28.70	23	36.5	2.50	8.71
DT distal	75	66.04	57.5	74	3.72	5.63
DT artic. distal	77	56.19	49	65	3.64	6.48
DAP artic. dist.	65	50.86	44	57.5	3.17	6.23

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	22	192.48	175	207	7.85	4.08
DT prox.	26	59.17	53.5	65	3.26	5.51
DAP prox.	22	50.57	42.5	57	4.01	7.93
DT dia.	24	52.58	46	59.5	3.76	7.15
DAP dia.	22	21.23	19	26.5	1.80	8.50
DT distal	24	60.04	52	69	4.30	7.15
DT artic. distal	23	51.72	46	57	2.79	5.39
DAP artic. dist.	20	45.70	42.5	50.5	2.42	5.29

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	19	226.68	205	250.5	13.51	5.96
DT prox.	22	64.68	58	72	3.77	5.83
DAP prox.	16	55.66	50	66	4.06	7.30
DT dia.	21	62.55	54	70.5	4.47	7.14
DAP dia.	21	24.12	22	27.5	1.80	7.47
DT distal	19	74.82	64.5	83	5.19	6.93
DT artic. distal	19	60.32	52	65	3.90	6.46
DAP artic. dist.	20	53.45	48	59	3.24	6.06

3.5.7. Mc IV

Le Mc IV de *C. antiquitatis* présente une articulation proximale en triangle presque isocèle, très élargi en arrière; en face latérale la facette pour le Mc V est vaste, toujours longue, de hauteur variable; en face médiale de l'épiphyse proximale, on observe deux facettes articulaires successives ou fusionnées en une bande; une diaphyse épaisse à section en triangle arrondi ou en ellipse.

P.O. ANTOINE note simplement que l'articulation proximale est triangulaire.

La comparaison des cinq Mc IV de Romain-la-Roche avec un échantillon de 50 à 60 *C. antiquitatis* européens (Tabl. 16, Fig. 5) permet les mêmes constatations que

pour les autres métacarpiens: toutes les longueurs sont supérieures à la moyenne et les autres dimensions sont proches de celles-ci. Le Mc IV de *D. hemitoechus* (16 à 19 spécimens) est en moyenne un peu plus long mais plus élancé. Celui de *D. mercki* (13 à 16 individus) est beaucoup plus long, avec une diaphyse et une épiphyse distale plus profondes, mais les deux *Dicerorhinus* ont des proportions assez semblables (Tabl. 16, Fig. 5).

Tableau 16: Dimensions comparées des Mc IV de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-101 RHI 142 G	Ro 86 R 19-241 RHI 163 G	Ro 84 P 17-42 RHI 38 D	Ro 83 P 16-11 D	Ro 83 P 16 sq. conn. D
Longueur	163	163.5	161*	157	157.5
DT prox.	56.5	50.5	56	48*	50
DAP prox.	45.5	48	47.5	40*	
DT dia.	37.5	35	39	37	39
DAP dia.	25.5	23	26.5	26.5	21
DT distal	49	47	49.5	45	44
DT artic. distal	47	44	47.5	39*	36
DAP artic. dist.	40	44	43	42.5	41.5

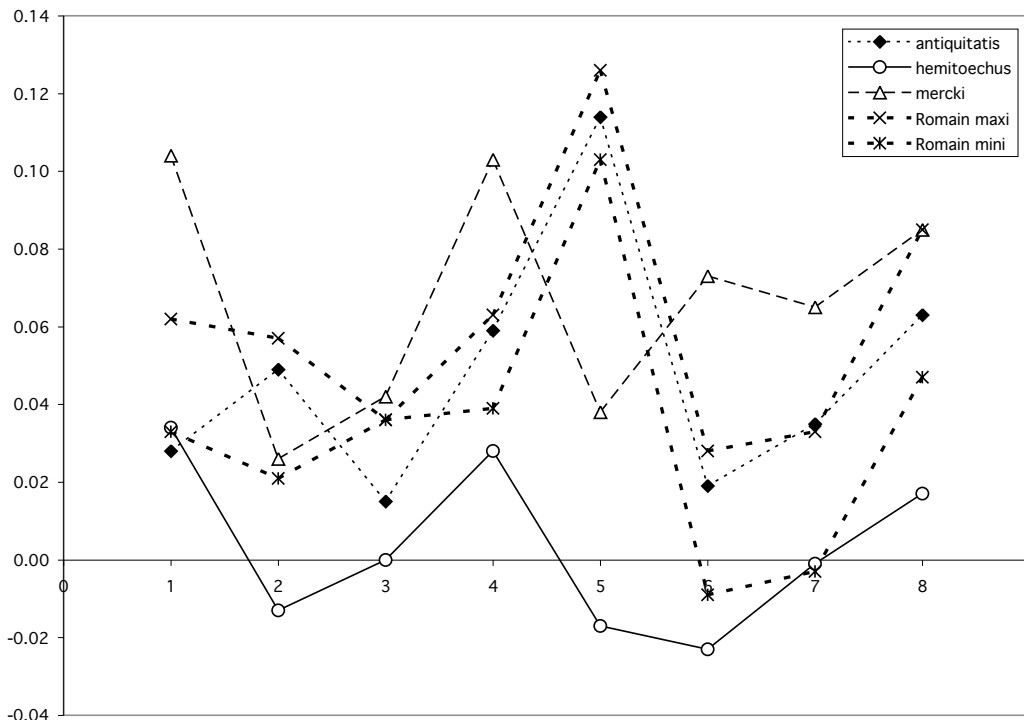


Fig. 4: Diagramme des rapports du Mc III: valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 15.

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	60	151.22	126.5	176.5	8.43	5.57
DT prox.	56	53.46	41	62.5	3.90	7.30
DAP prox.	50	44.98	39	52	2.74	6.08
DT dia.	60	37.48	32	46	3.08	8.22
DAP dia.	59	24.37	20	30	2.12	8.69
DT distal	56	47.79	42	62.5	3.46	7.24
DT artic. distal	54	45.12	34.5	50.5	3.55	7.86
DAP artic. dist.	52	42.24	34	48	2.71	6.41

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	14	187.00	172.5	206	10.83	5.79
DT prox.	16	52.31	48	62	4.19	8.00
DAP prox.	15	44.23	39	51	3.20	7.22
DT dia.	14	38.25	34	43.5	2.92	7.64
DAP dia.	14	26.21	22	30	2.42	9.25
DT distal	13	48.00	43	54	3.59	7.49
DT artic. distal	13	44.15	40	50	2.75	6.23
DAP artic. dist.	14	46.64	41	52	3.64	7.81

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	18	156.03	144	168.5	6.85	4.39
DT prox.	16	46.31	39	52.5	3.67	7.93
DAP prox.	18	39.56	33.5	45.5	2.76	6.98
DT dia.	19	33.61	29	40	3.26	9.69
DAP dia.	19	23.26	18.5	28	2.47	10.61
DT distal	17	43.29	37.5	48	3.57	8.24
DT artic. distal	16	39.69	34	45.5	3.24	8.18
DAP artic. dist.	17	40.41	34	46.5	3.42	8.47

3.5.8. Mc V vestigial

J'avais noté que cet os est petit, globuleux, avec une facette articulaire proximale presque carrée et une facette articulaire proximo-médiale triangulaire dont la hauteur est variable.

Deux spécimens ont été trouvés à Romain-la-Roche. Leurs dimensions sont proches des moyennes d'un échantillon (identique à celui de 1980) de 13 individus: le n° (P 16-14 Ro 83) est long de 29 mm pour une épiphyse proximale mesurant 30 x 32 mm; le spécimen RHI 275 est long de 32 mm. Les valeurs moyennes de l'échantillon de comparaison sont: longueur 31,3 mm; diamètres proximaux 32,7 et 32,6 mm.

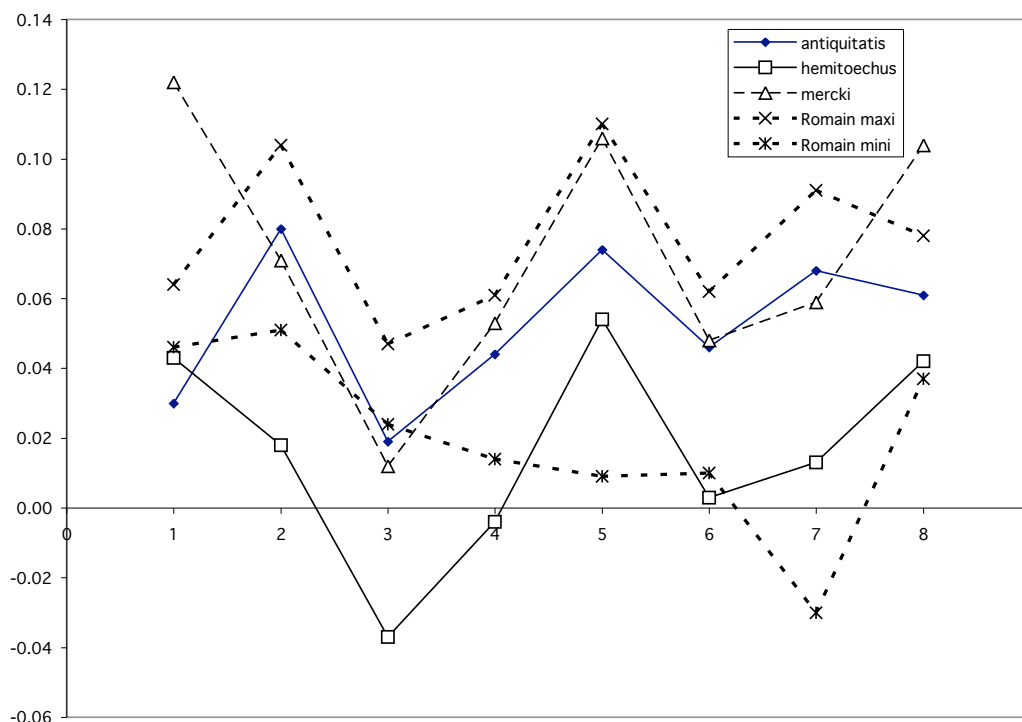


Fig. 5: Diagramme des rapports du Mc IV : valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 16.

3. 6. membre postérieur

3.6.1. fémur

J'avais retenu comme caractères anatomiques principaux pour le fémur de *C. antiquitatis* une tête articulaire très massive, avec fossette ligamenteuse nette, un col épais et relativement long, un grand trochanter massif, un trochantin bas; un troisième trochanter implanté assez bas sur la diaphyse; une épiphyse distale très élargie, avec une poulie articulaire dont la lèvre médiale ne s'étend qu'à peine plus bas et pas plus en arrière que la lèvre latérale; la section de la poulie est en angle droit ou faiblement aigu.

De son côté P.O. ANTOINE note que le grand trochanter est bas, la tête régulièrement hémisphérique, avec une *fovea capitis* basse et large; le troisième trochanter très développé; la lèvre médiale de la trochlée se raccorde à la diaphyse par une rupture de pente; le bord proximal de la trochlée rotulienne est rectiligne.

Trois fémurs ont été recueillis à Romain, dont un seul complet. Comparé à un échantillon de 14 à 43 *C. antiquitatis* européens, ce dernier est plus court que la moyenne, et sa tête est plus petite (Tabl. 17). Les deux diaphyses ont un diamètre antéro-postérieur assez faible, et les valeurs extrêmes des deux diamètres des trois épiphyses distales encadrent les valeurs moyennes de notre échantillon de comparaison. Les fémurs de *D. hemitoechus* (7 à 19 spécimens) sont bien plus petits, avec une diaphyse relativement beaucoup plus étroite, ceux de *D. mercki* (3 à 9 individus) sont plus longs, mais les autres dimensions sont plus faibles, toutefois la faiblesse des échantillons disponibles, notamment des deux derniers, ne permet pas de conclusion définitive.

3.6.2. rotule

La rotule de *C. antiquitatis* se caractérise par sa grande largeur, son épaisseur relativement faible, et son angle médial très développé situé assez haut.

Trois rotules ont été recueillies à Romain-la-Roche. Les dimensions de la mieux conservée, n° RHI 254, sont proches de la moyenne d'un échantillon (inchangé depuis 1980) de 17 à 18 *C. antiquitatis*:

H: 112,5 mm (de 99 à 122 mm, moyenne pour 18 = 107,3 mm);

DT: 99 mm (de 87 à 118,5 mm, moyenne pour 17 = 99,2 mm);

DAP: 56 mm (de 48 à 71 mm, moyenne pour 17 = 56,9 mm).

3.6.3. tibia et péroné

J'ai retenu comme principaux caractères anatomiques du tibia de *C. antiquitatis* l'aspect trapu et massif, les insertions musculaires très fortes; la tubérosité tibiale courte, très épaisse et inclinée vers l'extérieur; les deux lèvres de l'épine assez écartées, la latérale un peu plus haute que la médiale et nettement décalée en arrière de celle-ci; l'échancrure poplitée peu creusée; l'articulation

Tableau 17: Dimensions comparées des fémurs de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 P 18-28 RHI 218-60	Ro 86 R 19 1998	Ro 86 Q 18 A6 RHI 520
	D	G	
Longueur		508	
DT tête		98	
DAP tête		97.5	
DT épiprox		226	
DT dia.	87	94	
DAP dia	59	63	
DT dist.	163	160	155.5
DAP dist	181.5	184	181
	réparé		

Coelodonta antiquitatis

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	25	522.18	467	576	29.26	5.60
DT tête	27	104.93	94	116	5.79	5.51
DAP tête	25	99.22	87	113	6.26	6.31
DT épiprox	16	222.34	195	249	15.48	6.96
DT dia.	44	93.34	65	112	9.08	9.73
DAP dia	44	67.44	54	88.5	7.18	10.65
DT dist.	37	157.05	138.5	170	8.95	5.70
DAP dist	15	183.30	159	201.5	12.49	6.81

Dicerorhinus hemitoechus

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	9	464.33	434	503	23.49	5.06
DT tête	11	92.73	83	101	5.55	5.99
DAP tête	11	88.77	80.5	94	3.95	4.44
DT épiprox	7	190.36	180	211	10.22	5.37
DT dia.	19	70.24	63	79	4.70	6.70
DAP dia	19	56.92	50	65	4.62	8.12
DT dist.	17	135.41	124	149	7.11	5.25
DAP dist	8	160.00	151	172	8.01	5.01

Dicerorhinus mercki

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	4	529.25	502	573	30.55	5.77
DT tête	3	103.00	102	104	1.00	
DAP tête	3	93.50	85	99	7.47	
DT épiprox	3	207.17	193	221.5	14.25	
DT dia.	5	75.00	70	79	3.87	5.16
DAP dia	5	63.60	60	66	2.88	4.53
DT dist.	9	154.22	138	176	13.14	8.52
DAP dist	7	181.29	162	198	13.38	7.38

distale avec une incisure fibulaire peu creusée et une malléole interne très saillante.

P.O. ANTOINE note que le sillon antéro-distal est absent, la coulisse médiodistale toujours présente mais superficielle, et que l'apophyse postérieure de l'épiphyse distale est basse et arrondie. Il indique que tibia et péroné sont en contact et parfois soudés.

Sept tibias ont été recueillis à Romain-la-Roche, dont cinq assez bien ou bien conservés; la longueur mesurable sur cinq spécimens est dans un cas égale, et dans tous les autres supérieure, à la moyenne d'un échantillon de 30 à 84 *C. antiquitatis* européens (Tabl. 18, fig. 6). Les valeurs extrêmes des autres variables encadrent la moyenne de l'espèce, sauf pour le diamètre transversal distal toujours plus élevé à Romain-la-Roche que la moyenne de notre échantillon de comparaison. Le tibia de *D. hemitoechus* (9 à 26 spécimens) est plus court et plus élancé. Celui de *D. mercki* (2 à 14 individus) est plus long que pour *C. antiquitatis*, avec un diamètre transversal distal plus fort (Tabl. 18, fig. 6).

En ce qui concerne le péroné, P.O. ANTOINE énumère trois caractères: l'articulation proximale est basse, l'extrémité distale est robuste, la coulisse latéro-distale profonde est en position médiane. L'estimant trop variable, pas déterminable spécifiquement quand il est isolé et sans grand intérêt du point de vue fonctionnel, je n'ai pas décrit cet os en 1980.

3.6.4. astragale

J'avais retenu comme caractéristiques de l'astragale de *C. antiquitatis*: la forte taille et la grande largeur de l'os; la poulie très large, profonde, bien dissymétrique avec lèvre interne abrupte et lèvre externe longue légèrement convexe; la poulie oblique limitée vers le bas par une profonde dépression précédée d'un surplomb; le tubercule distal de la face médiale bien individualisé, haut au-dessus du bord distal et proche du bord postérieur; l'articulation distale à bord antérieur irrégulier plus ou moins déprimé par une large échancrure au contact des deux facettes; la facette cuboïdienne plus allongée que la navicularienne, et à bord antérieur nettement décalé en avant. J'avais insisté sur la variabilité individuelle en ce qui concerne, en face antérieure, la présence ou non d'un trou très marqué dans la dépression transversale qui limite la poulie vers le bas; et aussi, toujours en face postérieure, sur la confluence ou pas des deux facettes calcanéennes supéro-latérale et inféro-médiale.

P.O. ANTOINE note que le rapport largeur/hauteur est compris entre 1 et 1,2 et que le rapport DAP/Hauteur est élevé; la facette pour le péroné est oblique et plane; le col est haut; il n'y a pas de butée postérieure sur la facette pour le cuboïde; le bord caudal de la trochlée en vue proximale est sinueux; la trochlée est peu oblique par rapport à l'articulation distale; l'expansion de la facette calcanéenne supéro-latérale est toujours présente,

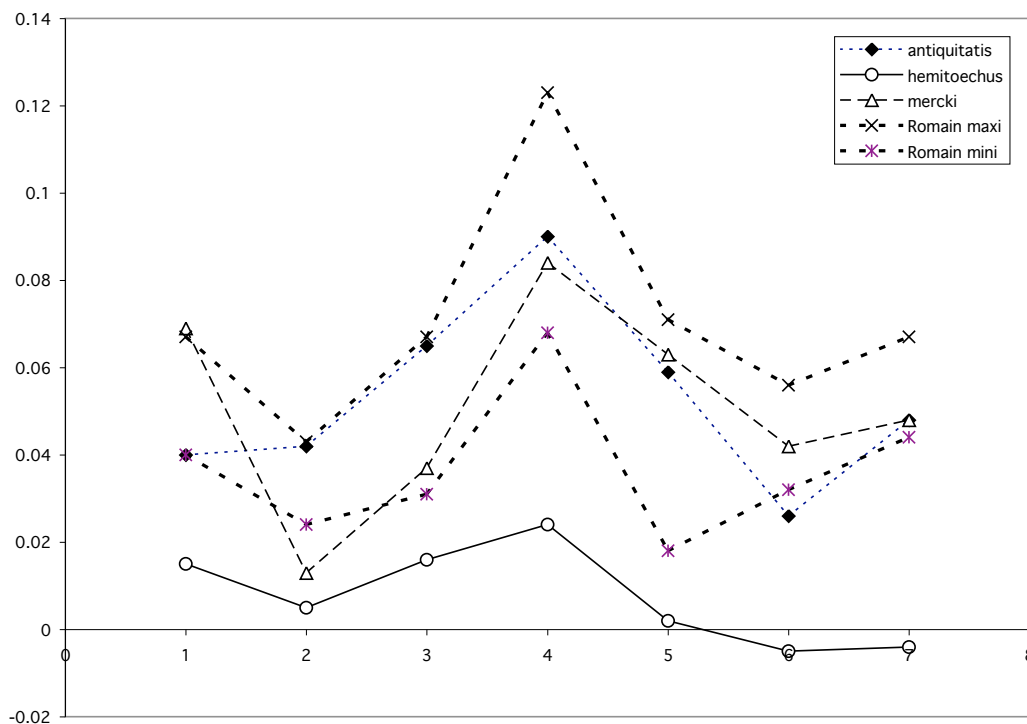


Fig. 6: Diagramme des rapports du tibia: valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 18.

Tableau 18: Dimensions comparées des tibias de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-45 RHI 119	Ro 86 R 18-59 RHI 136	Ro 83 R 16-18 RHI 371	Ro 82 R 16-1-2 ?RHI 431-435	Ro 83 R 16-8 RHI 391	Ro 86 Q 19-98 RHI 262
	G	D			G	G
Longueur	391	389	402		405	380
DT prox.	137*	129	135			133
DAP prox.	128	139				139
DT dia.	69	71	75.5			66.5
DAP dia.	58	58	65			57.5
DT distal	110	112	114	111	108	114
DAP distal	83	86	85.5	85	81.5	83
					sq. exposé	

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	67	380.46	323.5	433	24.07	6.33
DT prox.	38	134.42	111	163	11.67	8.68
DAP prox.	31	138.11	87	156	13.34	9.66
DT dia.	85	70.08	59	82.5	4.90	6.99
DAP dia.	81	63.23	51	77	5.62	8.89
DT distal	83	106.33	91	120.5	7.12	6.70
DAP distal	81	82.28	70	98	5.58	6.79

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	20	359.33	321	400	20.86	5.81
DT prox.	14	123.57	101	137.5	9.67	7.83
DAP prox.	9	123.61	100	130	9.63	7.79
DT dia.	25	60.06	52	70	4.71	7.84
DAP dia.	25	55.52	47	63	3.62	6.53
DT distal	24	99.06	85	114	5.48	5.53
DAP distal	26	73.02	57	87	5.57	7.63

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	5	406.60	365	457	36.43	8.96
DT prox.	3	126.00	120	136	8.72	
DAP prox.	2	129.75	122	137.5		
DT dia.	6	69.08	60	80	7.83	11.33
DAP dia.	6	63.83	59	69.5	3.78	5.92
DT distal	13	110.46	99.5	128	7.63	6.90
DAP distal	14	82.29	74	92	6.23	7.57

elle est toujours basse et large avec une surface très concave; il retient aussi comme caractère la fusion ou l'indépendance des facettes calcanéennes supéro-latérale et inféro-médiale, mais ne donne pas d'indication pour *C. antiquitatis*. J'ai montré en 1980 que ce caractère, ainsi que le contour des facettes articulaires de la face postérieure, est en fait extrêmement variable selon les

individus pour toutes les espèces de Rhinocerotidae qu'il m'a été donné d'étudier.

Six astragales ont été découverts à Romain-la-Roche. Pour tous, les valeurs du diamètre transversal maximal sont supérieures à la moyenne d'un échantillon de 81 à 112 spécimens de *C. antiquitatis* européens, il en est de même pour le diamètre antéro-postérieur articulaire

distal et surtout pour la distance, en vue de face, des deux lèvres de la poulie ; les autres variables encadrent la moyenne mais sont toujours très au-dessus des valeurs minimales de l'échantillon de comparaison (Tabl. 19, Fig. 7). L'astragale de *Dicerorhinus hemitoechus* (41 à 55 individus) est en moyenne toujours plus petit que celui de *C. antiquitatis*, mais sa hauteur est relativement plus grande, son diamètre transversal articulaire distal plus faible, et sa distance entre les deux lèvres de la poulie plus faible également. L'astragale de *D. mercki* (33 à 43

spécimens) est en moyenne toujours plus gros que celui de *C. antiquitatis*, avec des proportions intermédiaires entre celles de *C. antiquitatis* et celles de *D. hemitoechus* (Tabl. 19, Fig. 7).

3.6.5. calcanéum

Les traits caractéristiques du calcanéum de *C. antiquitatis* sont la faible différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et l'avant de la tubérosité, le

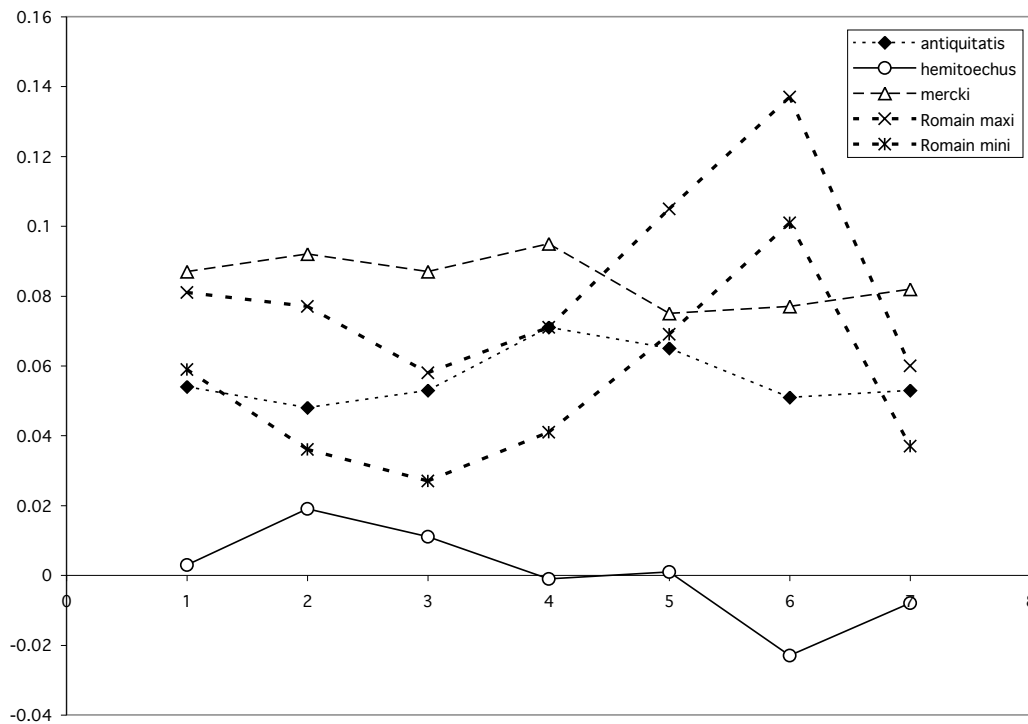


Fig. 7: Diagramme des rapports de l'astragale: valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 19.

Tableau 19: Dimensions comparées des astragales de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-44 RHI 118	Ro 86 Q 17-35 RHI 256	Ro 86 R 18-58 RHI 132	Ro 83 R 16-9 RHI 392	Ro 83 R 19-9	Ro 83 R 16-1-2 RHI 434
	G	D	G	G	G	D
l maxi de l'os	102	97	98	100	101	100
Hauteur de l'os	93	84.5	85	88.5	88	89*
DAP int.		63	64	63*	59.5	53*
DT artic.dist.	75.5	77	79	79	79	81
DAP artic.dist.	56	52.5	53.5	53*	54	51.5
Dist. 2 lèvres	80	79	82.5		84	86
DT dist.	85	83.5	82	83	83	86.5
H milieu		70			71.5	71

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
l maxi de l'os	112	96.02	84	112	5.03	5.24
Hauteur de l'os	112	86.96	77	102	4.45	5.12
DAP int.	81	63.22	52	72	4.85	7.67
DT artic.dist.	111	80.99	68	91	4.65	5.74
DAP artic.dist.	92	51.15	42	59	3.34	6.54
Dist. 2 lèvres	103	70.61	60	83	4.17	5.91
DT dist.	109	85.22	76	97	4.38	5.13
<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
l maxi de l'os	49	85.36	72.5	100.5	6.10	7.15
Hauteur de l'os	52	81.35	68.5	95.5	6.02	7.40
DAP int.	48	57.43	48.5	67	4.39	7.65
DT artic.dist.	46	68.53	60.5	86	5.33	7.78
DAP artic.dist.	41	44.09	37	55	4.37	9.92
Dist. 2 lèvres	55	59.45	46	75	5.56	9.35
DT dist.	42	73.98	63.5	90.5	5.38	7.28
<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
l maxi de l'os	43	103.57	93	116.5	6.10	5.89
Hauteur de l'os	40	96.26	88.5	105	4.10	4.26
DAP int.	33	68.36	60	83	5.08	7.43
DT artic.dist.	40	85.46	74	93	4.87	5.70
DAP artic.dist.	36	52.28	43	60	3.84	7.34
Dist. 2 lèvres	39	74.88	63.5	91	5.48	7.32
DT dist.	40	90.91	80	102	5.13	5.64

bord postérieur convexe dans sa moitié supérieure et légèrement concave en dessous, et en vue postérieure l'axe du sustentaculum oblique vers le bas.

P.O. ANTOINE retient que la facette articulaire pour le péroné est toujours absente, que la facette pour le tibia est toujours présente, que la tubérosité est massive et que l'insertion du muscle long péronier est bien marquée.

Les quatre calcanéums adultes et complets ou subcomplets de Romain-la-Roche sont tous plus hauts, et ont tous un diamètre antéro-postérieur de la tubérosité supérieur à la moyenne d'un échantillon de 51 à 67 *C. antiquitatis* européens; les valeurs extrêmes des autres variables encadrent la moyenne de l'échantillon (Tabl. 20). Le calcanéum de *D. hemitoechus* (25 à 34 spécimens) est en moyenne toujours plus petit que celui de *C. antiquitatis*, et le diamètre antéro-postérieur de sa tubérosité est relativement beaucoup plus faible. Celui de *D. mercki* (12 à 19 individus) est en moyenne toujours plus grand, mais ses proportions sont voisines de celles de *D. hemitoechus*.

3.6.6. autres tarsiens

cuboïde: J'avais retenu comme caractéristiques de *C. antiquitatis* les points suivants: face antérieure très large, subrectangulaire, à bord mésial aussi haut ou presque aussi haut que le bord latéral, à bord supérieur horizontal ou faiblement oblique; face médiale plus haute en arrière avec selon les individus deux ou trois ensembles articulaires, les facettes postéro-médiane et supérieure pouvant être fusionnées ou pas.

P.O. ANTOINE ne signale qu'un caractère anatomique discret: la face proximale est ovale.

Cinq cuboïdes ont été découverts à Romain-la-Roche, leurs dimensions sont voisines des valeurs moyennes d'un échantillon de 41 à 48 *C. antiquitatis* européens (Tabl. 21). Le cuboïde de *D. hemitoechus* (7 à 22 spécimens) est plus petit pour toutes les variables, mais sa face antérieure est relativement plus haute. Celui de *D. mercki* (9 à 18 individus) est toujours plus gros, sauf pour la longueur de la face articulaire proximale.

Tableau 20: Dimensions comparées des calcanéums de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 17-35 RHI 257	Ro 86 R 18-60 RHI 92	Ro 83 R 16-10 RHI 393	Ro 83 R 16-16 sq expo	sq expo
	D	G	G	G	G
Hauteur	131	134	133	135	74.5
DAP sommet	81	78.5	79	79.5	49
DAP bec	70	74	66.5		60
DT sust.	79	84	84		
DT sommet	53	58	55	54	
DT milieu	44	48.5	47	46.5	44

Coelodonta antiquitatis

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Hauteur	67	129.48	117.5	141	5.57	4.30
DAP sommet	63	75.10	60	90	6.71	8.94
DAP bec	63	71.93	59.5	86.5	6.11	8.49
DT sust.	65	80.94	65	93	6.63	8.19
DT sommet	70	55.25	45	66	4.46	8.07
DT milieu	52	44.39	35	59	4.43	9.99

Dicerorhinus hemitoechus

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Hauteur	26	121.29	104	139	8.40	6.93
DAP sommet	25	63.04	54	74	4.63	7.34
DAP bec	34	66.40	56	75	4.82	7.26
DT sust.	31	74.24	66	80	4.51	6.07
DT sommet	25	50.12	39.5	60	4.90	9.77
DT milieu	26	39.44	35	46.5	3.28	8.31

Dicerorhinus mercki

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Hauteur	19	144.34	130.5	152.5	7.07	4.90
DAP sommet	16	75.88	69	86.5	5.40	7.11
DAP bec	18	75.00	69	80.5	3.82	5.09
DT sust.	15	85.53	76	94	5.12	5.99
DT sommet	18	56.53	51	61	2.73	4.82
DT milieu	12	45.13	40	51	4.01	8.89

naviculaire: Les caractères anatomiques typiques de *C. antiquitatis* sont : face proximale aussi large ou un peu plus large que longue, pointe antéro-externe très forte, tubérosité postéro-interne bien marquée, s'étendant bien en arrière de l'articulation ; face distale profondément échancrée vers le niveau de l'angle postéro-externe ; en face latérale, les facettes articulaires inférieure et postéro-supérieure sont normalement fusionnées. Ici encore P.O. ANTOINE ne retient qu'un seul caractère, la section transversale en losange.

Tableau 21: Dimensions comparées des cuboïdes de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-71 RHI 176	Ro 86 Q 17-34 RHI 255	Ro 81 P 18-50 RHI 231	Ro 83 R 16-11 RHI 396	sq expo
	G	D	G	G	G
Longueur	73	73	66.5	75	74.5
Largeur	52		49.5		49
Hauteur	64	62.5	62.5	59	60
L.surf.art.sup.	50	51	51		
l.surf.art.sup.	47.5		55		
Haut.face ant.	48	43.5	46.5	44	44

Coelodonta antiquitatis

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	47	71.81	58.5	82	5.26	7.33
Largeur	46	48.73	42.5	56	3.09	6.35
Hauteur	43	60.79	46.5	67.5	4.11	6.76
L.surf.art.sup.	41	51.22	42	58	3.68	7.18
l.surf.art.sup.	46	47.74	38	55	3.89	8.16
Haut.face ant.	48	44.25	35	50	2.70	6.11

Dicerorhinus hemitoechus

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	20	62.93	55	73.5	4.98	7.92
Largeur	22	44.25	38	53	3.91	8.83
Hauteur	18	54.89	47	62.5	3.83	6.98
L.surf.art.sup.	7	38.14	33	42	3.42	8.98
l.surf.art.sup.	8	42.63	38	46	3.34	7.83
Haut.face ant.	21	43.17	39	50	2.64	6.12

Dicerorhinus mercki

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	13	77.96	70.5	83	3.50	4.49
Largeur	15	53.37	43	60	4.48	8.39
Hauteur	11	63.59	60	67	2.76	4.33
L.surf.art.sup.	9	50.50	41.5	57	6.50	12.88
l.surf.art.sup.	9	53.61	46	60.5	4.54	8.47
Haut.face ant.	18	49.28	43.5	53.5	2.22	4.50

Six naviculaires ont été recueillis à Romain-la-Roche, et leurs trois dimensions principales sont proches des moyennes d'un échantillon de 35 à 36 *C. antiquitatis* européens (Tabl. 22). Le naviculaire de *D. hemitoechus* (19 à 20 exemplaires) est en moyenne toujours plus petit, celui de *D. mercki* (10 à 11 spécimens) toujours plus grand, avec une largeur relativement forte.

grand cunéiforme: J'avais retenu comme caractéristiques de *C. antiquitatis* : la face antérieure possède un bord médial irrégulier et déprimé en son centre, des

Tableau 22: Dimensions comparées des naviculaires de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 87 Q 20-84 RHI 506	Ro 86 Q 18-69 RHI 173	Ro 83 Q 16-102 RHI 277	Ro 82 R 16-1/2 RHI 431	Ro 83 R 16-11 RHI 396	Ro 82 R 10-1/2
	D	G	G			sq expo
Longueur	>63	74	72	72	70	72.5
Largeur	54	53.5	52	51.5	52	51
Hauteur	32	35.5	35.5	33	32	32

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	36	70.94	60	80	4.40	6.20
Largeur	36	52.90	47	61	2.99	5.65
Hauteur	35	33.61	28	39.5	2.17	6.44

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	19	61.61	54	67	3.28	5.33
Largeur	20	46.75	42	56	3.33	7.13
Hauteur	20	29.98	25	36.5	3.02	10.06

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	10	75.80	65	85	6.41	8.45
Largeur	11	62.95	53	75	6.80	10.80
Hauteur	10	36.80	31	40	3.16	8.57

angles médio-inférieur et latéro-inférieur à peu près droits, un bord proximal faiblement concave; la face médiale porte deux ou trois facettes articulaires (avec ou sans fusion des deux distales); la face distale montre un angle antéro-médial faiblement aigu et un bord antérieur irrégulièrement convexe avec une faible dépression en son milieu.

P.O. ANTOINE note seulement que le processus postérolatéral est faible.

Seuls deux spécimens ont été découverts à Romain-la-Roche. Leurs longueur et largeur sont voisines des valeurs moyennes de 25 *C. antiquitatis*, mais le seul dont la hauteur puisse être mesurée dépasse pour cette variable la valeur maximale de mon échantillon de comparaison (Tabl. 23). Le grand cunéiforme de *D. hemitoechus* (12 à 13 individus) est plus petit, mais avec une hauteur relativement plus forte. Celui de *D. mercki* (5 spécimens) est plus gros pour ses trois dimensions.

petit cunéiforme: Un seul spécimen, n° RHI 95, a été découvert. Soudé par la calcite avec trois métatarsiens, il n'est pas dégagé et ne peut être étudié.

3.6.7. Mt II

Les caractères du Mt II de *C. antiquitatis* sont:

articulation proximale elliptique, allongée, relativement large; tubérosité antérieure assez faible, le point le plus antérieur de l'articulation est proche du point le plus antérieur de la diaphyse; articulation proximo-latérale constituée de deux facettes ou d'une bande; en face postérieure la facette pour le premier cunéiforme est elliptique, et limitée verticalement par une gouttière verticale; section médiane de la diaphyse en ellipse renflée et arrondie.

P.O. ANTOINE n'a pas indiqué de caractères particuliers pour le Mt II.

Cinq Mt II adultes ont été recueillis à Romain-la-Roche. Pour tous, la longueur est supérieure à la moyenne de celle d'un échantillon de 33 à 37 *C. antiquitatis* européens et il en est de même pour le diamètre antéro-postérieur de la diaphyse; en revanche les deux diamètres transversaux distaux (sus-articulaire et articulaire) sont toujours inférieurs à la moyenne; les deux diamètres de l'épiphyse proximale et le diamètre antéro-postérieur distal encadrent celle-ci (Tabl. 24, Fig. 8). Le Mt II de *D. hemitoechus* (21 à 23 exemplaires) est en moyenne un peu plus long avec un diamètre antéro-postérieur proximal et un diamètre transversal sus-articulaire distal à peu près égaux à ceux de *C. antiquitatis*. Le Mt II de *D. mercki* (9 à 12 spécimens) est en moyenne plus fort

Tableau 23: Dimensions comparées des grands cunéiformes de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-71 RHI 175	Ro 83 R 16-11 RHI 395
	G	
Longueur	52	53
Largeur	51	48
Hauteur	33.5	

Coelodonta antiquitatis

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	25	50.00	46	56	2.43	4.86
Largeur	25	49.02	43.5	54	2.76	5.62
Hauteur	25	27.86	22	32	2.06	7.39

Dicerorhinus hemitoechus

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	12	47.63	42.5	51.5	2.81	5.91
Largeur	12	44.88	40	50	3.08	6.87
Hauteur	13	26.65	22.5	32.5	2.63	9.88

Dicerorhinus mercki

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	5	54.30	50	59.5	4.41	8.12
Largeur	5	52.00	48	55	3.08	5.93
Hauteur	5	31.10	27.5	35	2.75	8.84

pour toutes les variables sauf le diamètre transversal de la diaphyse (Tabl. 24, Fig. 8).

3.6.8. Mt III

Les caractères que j'avais retenus pour le Mt III de *C. antiquitatis* sont: la massivité de l'os; la face articulaire proximale bien plus large que longue avec bord antérieur faiblement et régulièrement convexe; l'articulation proximo-médiale constituée soit de deux facettes successives, soit d'une bande articulaire; articulation proximo-latérale constituée elle aussi soit de deux facettes successives, soit d'une bande articulaire; la section médiane de la diaphyse variant d'un rectangle arrondi à une ellipse épaisse, avec un bord postérieur toujours plus ou moins déprimé.

De son côté P.O. ANTOINE remarque que le bord proximal de la face antérieure est concave; la facette postérieure pour le Mt II est présente; les facettes pour le Mt IV sont parfois reliées; il n'y a pas d'élargissement distal de la diaphyse chez l'adulte; la facette pour le cuboïde est présente et petite.

Tableau 24: Dimensions comparées des Mt II de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-68 RHI 172	Ro 86 P 18-48 RHI 229	Ro 86 Q 18-102 RHI 95	Ro 83 R 16-14 RHI 399	Ro 85 R 17-9 sq. conn.
	G	D	G	G	D
Longueur	152.5	155.5	157	150.5	151
DT prox.	32	32	33.5		29.5
DAP prox.	40	45	44		42.5
DT dia.	27	25		29	31
DAP dia.	28	28		29	29
DT distal	37	33.5	34	36	37
DT artic. distal	32.5	30.5	31	33.5	33.5
DAP artic. dist.	36	40	37	40.5	39

Coelodonta antiquitatis

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	36	148.68	140	157.5	4.45	2.99
DT prox.	34	32.74	27.5	38	2.38	7.27
DAP prox.	34	41.82	36.5	51	3.19	7.62
DT dia.	37	31.08	23.5	37	3.26	10.50
DAP dia.	35	26.76	22	32.5	2.09	7.80
DT distal	35	37.70	31.5	44.5	3.22	8.55
DT artic. distal	36	34.54	28	40	2.71	7.86
DAP artic. dist.	33	38.08	33.5	43	1.96	5.14

Dicerorhinus hemitoechus

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	23	149.83	137	165	6.89	4.60
DT prox.	23	30.54	23	36.5	2.83	9.26
DAP prox.	23	41.72	36	45	2.31	5.54
DT dia.	23	29.33	24	36	2.61	8.91
DAP dia.	23	24.43	21.5	29	2.39	9.78
DT distal	23	37.09	33	42.5	2.29	6.19
DT artic. distal	23	34.57	29.5	41	2.66	7.70
DAP artic. dist.	21	37.19	34	41.5	2.25	6.05

Dicerorhinus mercki

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	11	181.27	167	195	8.68	4.79
DT prox.	12	35.25	31	39	2.15	6.09
DAP prox.	11	48.32	44.5	51	1.76	3.65
DT dia.	11	29.09	26.5	33.5	2.02	6.95
DAP dia.	11	30.55	27.5	33.5	1.94	6.36
DT distal	9	42.11	38	44	1.95	4.63
DT artic. distal	9	37.56	34	39.5	1.69	4.49
DAP artic. dist.	11	44.23	41	48.5	2.56	5.79

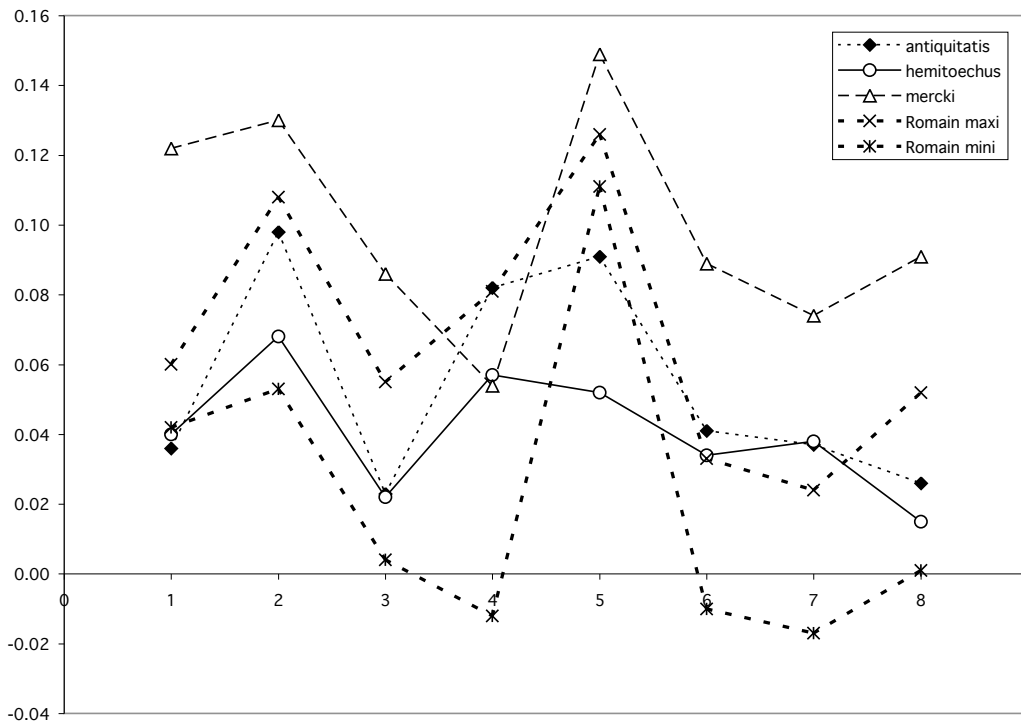


Fig. 8: Diagramme des rapports du Mt II: valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 24.

Les quatre Mt III de Romain-la-Roche (dont l'un est soudé avec ses métatarsiens abaxiaux, Pl. I, fig. 1) sont tous plus longs que la moyenne de 71 à 81 métatarsiens médians de *C. antiquitatis*, et leur diaphyse est toujours plus étroite; les valeurs maximales des deux diamètres distaux sont équivalents à cette moyenne, les autres variables l'encadrent (Tabl. 25, Fig. 9). Le Mt III de *D. hemitoechus* (19 à 29 spécimens) est en moyenne un peu plus long mais ses proportions sont très différentes, il est beaucoup plus gracile. Celui de *D. mercki* (13 à 18 individus) est supérieur pour toutes ses dimensions sauf le diamètre antéro-postérieur de la diaphyse, plus faible en moyenne que chez *C. antiquitatis* (Tabl. 25, Fig. 9).

3.6.9. Mt IV

Les caractères anatomiques du Mt IV de *C. antiquitatis* sont: os relativement court et trapu; articulation proximale plus large que longue, en trapèze arrondi avec angle antérieur obtus, bord latéral faiblement convexe et bord médial à deux pans droits; articulation proximo-médiale constituée d'une bande en L, parfois de deux facettes successives; diaphyse à section plus ou moins polygonale.

P.O. ANTOINE ne retient qu'un seul caractère, la tubérosité postéro-proximale isolée.

Cinq Mt IV complets ont été découverts à Romain-la-Roche, tous sont plus longs que la moyenne d'un échantillon de 34 à 40 *C. antiquitatis* mais leur diamètre transversal proximal ainsi que les diamètres transversal et

Tableau 25: Dimensions comparées des Mt III de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-67 RHI 171	Ro 86 P 18-47 RHI 228	Ro 86 Q 18-102 RHI 95	Ro 82 R 16-4 RHI 428
	G	D	G	D
Longueur	175.5	179	177.5	172
DT prox.	60.5	59	57	52
DAP prox.	48	50.5	47*	44
DT dia.	46.5	43	44.5	45.5
DAP dia.	28	26		28
DT distal	55	54	53	53
DT artic. distal	50	45.5	47.5	45
DAP artic. dist.	48	46	44.5	48.5

sq. exposé

Coelodonta antiquitatis

	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	73	166.47	143.5	183	6.99	4.20
DT prox.	81	57.19	48	65	3.51	6.14
DAP prox.	71	47.63	38	55.5	3.43	7.21
DT dia.	80	47.27	39.5	57	3.52	7.45
DAP dia.	77	27.48	22.5	34	2.11	7.68
DT distal	74	55.10	48	65.5	3.57	6.47
DT artic. distal	76	49.64	42	56	3.32	6.68
DAP artic. dist.	75	45.32	38	51.5	2.92	6.45

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	19	168.76	152	179	6.72	3.98
DT prox.	29	48.79	40	55.5	3.63	7.45
DAP prox.	28	41.89	37	47	2.95	7.03
DT dia.	22	43.30	38	48	2.96	6.84
DAP dia.	22	21.16	17.5	25	1.94	9.18
DT distal	19	52.55	46	57.5	2.84	5.41
DT artic. distal	20	45.88	38.5	51	3.38	7.37
DAP artic. dist.	19	39.03	32.5	45	2.98	7.63

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	15	205.60	181	222	10.64	5.18
DT prox.	18	61.81	54	69	3.98	6.44
DAP prox.	13	50.62	46	56	2.79	5.52
DT dia.	17	55.56	44	63	4.33	7.79
DAP dia.	17	25.03	22.5	28.5	1.52	6.05
DT distal	15	69.83	51	77.5	6.14	8.79
DT artic. distal	15	57.43	48	63	4.05	7.05
DAP artic. dist.	15	49.67	43.5	56	3.77	7.59

antéro-postérieur de la diaphyse sont toujours inférieurs à cette moyenne ; les autres variables l'encadrent (Tabl. 26, Fig. 10). Chez *D. hemitoechus* (12 à 15 spécimens) la longueur est un peu plus forte que pour *C. antiquitatis* mais toutes les autres variables sont plus faibles, notamment le diamètre transversal proximal. Pour *D. mercki* (6 à 11 individus) toutes les dimensions sont très supérieures, mais les proportions sont proches de celles de *D. hemitoechus* (Tabl. 26, Fig. 10).

3. 7. Phalanges

Je dispose d'une phalange I axiale, deux phalanges I abaxiales, deux phalanges II axiales, quatre phalanges II abaxiales, une phalange III axiale, quatre phalanges III abaxiales. Leurs dimensions sont données Tabl. 27. J'estime que, dans la plupart des cas, les phalanges de rhinocéros ne sont pas déterminables spécifiquement ni même génériquement ; par ailleurs il est très difficile de distinguer à coup sûr les antérieures des postérieures, et encore plus les latérales des médiales.

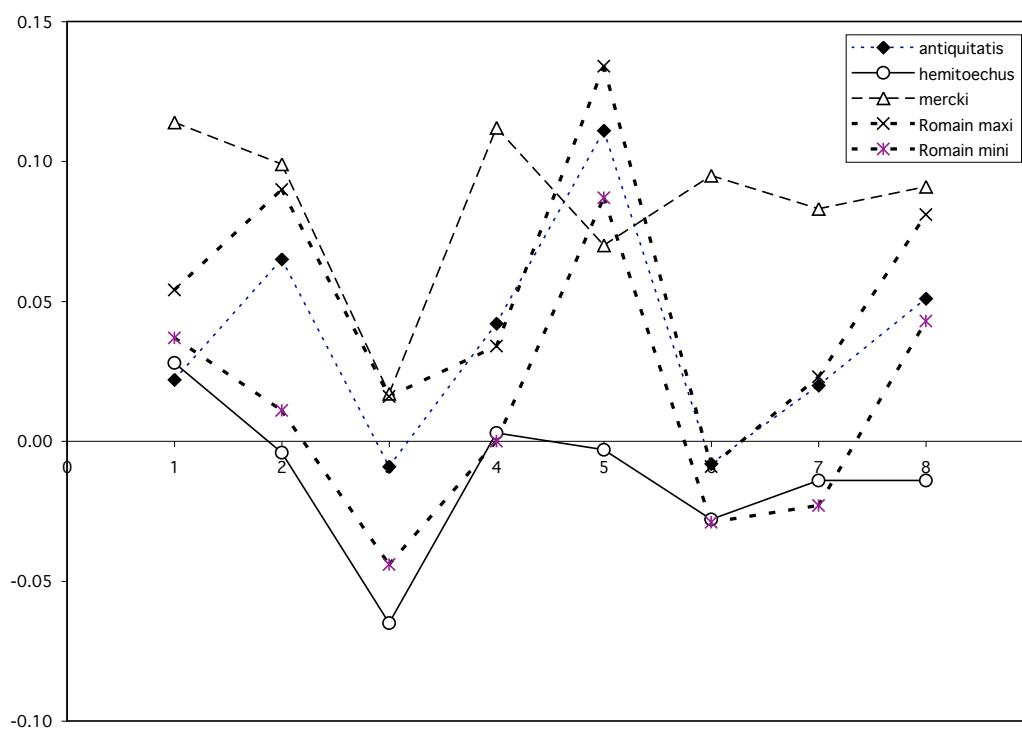


Fig. 9: Diagramme des rapports du Mt III: valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 25.

Tableau 26: Dimensions comparées des Mt IV de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

	Ro 86 Q 18-71 RHI 174	Ro 86 P 18-38 RHI 226	Ro 86 Q 18-102 RHI 95	Ro 83 R 16-12 RHI 397	Ro 82 R 16-3 RHI 427
	G	D	G	G	D
Longueur	149	156	156	148	149.5
DT prox.	45	45	44		41.5
DAP prox.	48	47			44
DT dia.	25	26.5		29	27
DAP dia.	30	30.5		30	30.5
DT distal	36	35.5	35	37	
DT artic. distal	34.5	34	34	36	
DAP artic. dist.	40	44	44	42.5	40

sq expo.

<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	40	144.85	127	155	6.15	4.25
DT prox.	37	46.45	41	57	3.76	8.09
DAP prox.	38	44.36	37	51.5	3.18	7.17
DT dia.	40	30.56	24	40	3.34	10.92
DAP dia.	39	30.45	25.5	36	2.37	7.79
DT distal	35	36.04	31	41	2.44	6.78
DT artic. distal	35	34.80	30	39.5	2.44	7.01
DAP artic. dist.	34	40.81	36	46	2.25	5.51

<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	13	151.62	136	169.5	9.23	6.09
DT prox.	14	42.36	33.5	48.5	5.20	12.27
DAP prox.	15	41.73	33.5	46.5	4.03	9.65
DT dia.	12	28.17	20	34.5	4.79	17.02
DAP dia.	12	26.88	22	31	2.85	10.62
DT distal	13	33.65	27	39	3.77	11.19
DT artic. distal	13	33.96	27	39	3.73	10.98
DAP artic. dist.	13	37.46	32.5	43	3.24	8.66

<i>Dicerorhinus mercki</i>						
	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	8	184.00	170	196.5	7.97	4.33
DT prox.	11	52.14	47	57	3.33	6.39
DAP prox.	11	48.82	44	54.5	3.53	7.23
DT dia.	9	33.56	30	36.5	1.84	5.50
DAP dia.	9	33.89	29	41	3.84	11.33
DT distal	8	41.13	37	44	2.17	5.27
DT artic. distal	6	40.33	40	41	0.52	1.28
DAP artic. dist.	8	49.50	44.5	51.5	2.56	5.18

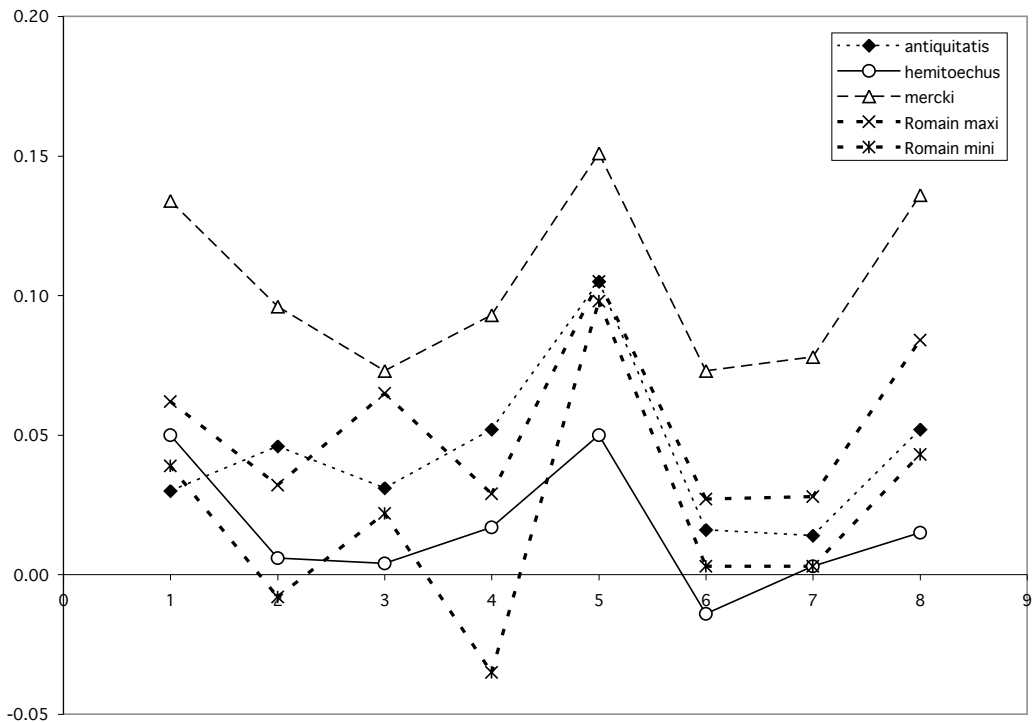
Fig. 10: Diagramme des rapports du Mt IV : valeurs extrêmes des *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 26.

Tableau 27: Dimensions des phalanges de *Coelodonta antiquitatis* de Romain-la-Roche.

Phalanges I axiales	Ro 86 Q 18-120 RHI 148		Phalanges I abaxiales	Ro 86 Q 19-95 RHI 247	Ro 87 Q 20-64 RHI 297		
Longueur	48			50.5	44.5		
DT prox.	56			39	38		
DAP prox.	39			35	35.5		
DT dia.	53.5			38	36		
DAP dia.	25			27.5	28.5		
DTdist.	53			37	36		
DAPdist.	28			30	30		

Phalanges II axiales	Ro 84 P 16-16 RHI 48	Ro 86 Q 18-120 RHI 149	Phalanges II abaxiales	Ro 86 Q 19-65 RHI 246	Ro 88 O 16-22 RHI 507	Ro 88 Q 20-74 RHI 332	Ro 89 Q 20-8 RHI 515
Longueur	35	36		34.5	35	33	37*
DT prox.	53.5	56		37.5	37.5	35	40
DAP prox.	30	29.5		26.5	27.5	26.5	28
DT dia.					37	36	42
DAP dia.					24	23	25.5
DT dist	68	62*		41	42	31	
DAP dist	22.5	20		24.5	26	24	25*

Phalanges III axiales	Ro 86 Q 17-99 RHI 249		Phalanges III abaxiales	Ro 88 Q 20-18 RHI 331	Ro 88 Q 20-6 RHI 330	Ro 88 P 19-55 RHI 327	Ro 86 Q 19-85 RHI 245
Longueur	31.5			31	32	31	31.5
DT prox.	89.5			58	52*	52.5	64*
DAP prox.	24			21	22	21.5	24.5
DT artic. prox.	64						
DAP artic. prox.	21						

P.O. ANTOINE ne retient qu'un seul caractère, et seulement pour la phalange I axiale de *C. antiquitatis*: les surfaces d'insertion paires (pour les ligaments latéraux de l'articulation interphalangienne) sont latérales et non pas plutôt antérieures.

3. 8. Segments de membres

Le diagramme des rapports des longueurs des segments de membres donne d'intéressants enseignements sur le type locomoteur d'un Ongulé, qui est lié à la nature de son biotope préférentiel (EISENMANN & GUÉRIN, 1984). La

Fig. 11 compare ces rapports entre les valeurs extrêmes des rhinocéros de Romain-la-Roche, et les valeurs moyennes de *Coelodonta antiquitatis* (l'échantillon inclut quelques spécimens de *C. a. praecursor*, ce qui atténue quelque peu les différences avec Romain-la-Roche), de *Dicerorhinus hemitoechus* et de *D. mercki*. Les rhinocéros de Romain-la-Roche sont proches de *C. antiquitatis* mais s'en distinguent par la brièveté de l'humérus et du fémur, une longueur un peu plus grande du radius et du tibia, et des métapodes beaucoup plus allongés. Le *Coelodonta* de Romain-la-Roche s'avère donc nettement moins graviportal que ceux de la sous-espèce nominale. On remarquera la similitude des graphes de *D. hemitoechus*

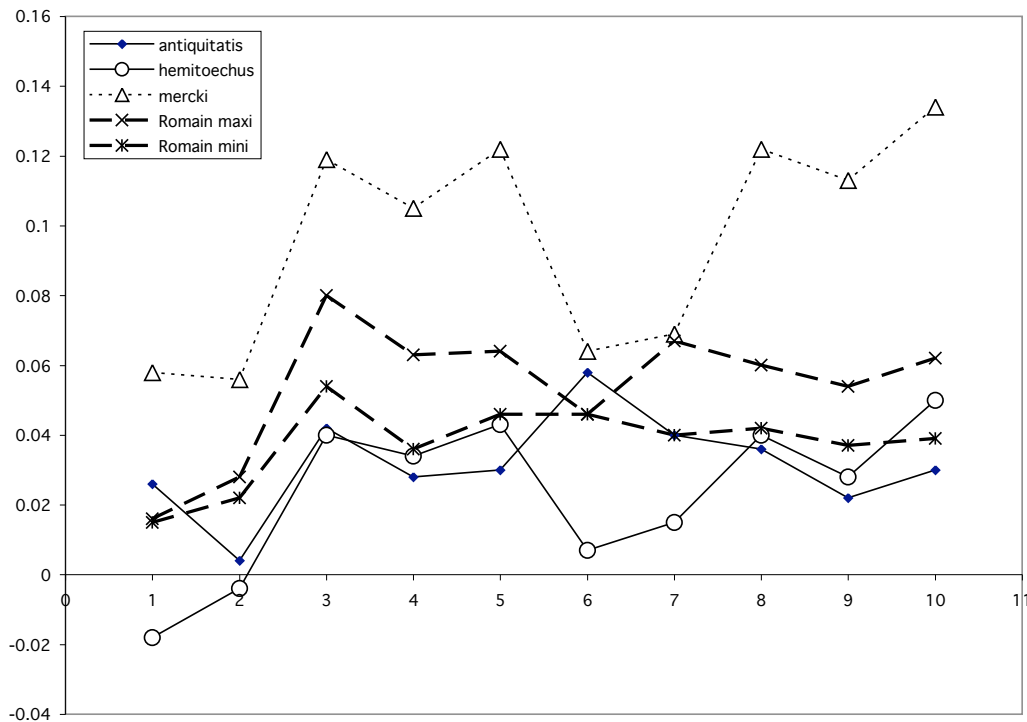


Fig. 11 : Diagramme des rapports des longueurs des segments de membres : valeurs extrêmes des *Coelodonta antiqutatis praecursor* de Romain-la-Roche comparées aux valeurs moyennes de *C. antiqutatis*, *Dicerorhinus hemitoechus* et *Dicerorhinus mercki*. Les variables en abscisse sont : 1 = humérus ; 2 = radius ; 3 = Mc II ; 4 = Mc III ; 5 = Mc IV ; 6 = fémur ; 7 = tibia ; 8 = Mt II ; 9 = Mt III ; 10 = Mt IV.

et *D. mercki*, sauf pour l'humérus relativement bien plus court chez *D. hemitoechus*, et qui se distinguent surtout par la très grande taille de *D. mercki*. On notera au passage que les métapodes abaxiaux de toutes les formes européennes considérées sont relativement bien plus longs que chez le *Diceros bicornis* utilisé comme référentiel.

3. 9. Conclusion à l'étude anatomique

Tous les caractères morphologiques et biométriques du rhinocéros de Romain-la-Roche permettent de l'attribuer à *Coelodonta antiqutatis*.

Au sein de cette espèce deux sous-espèces sont connues en Europe occidentale, la nominale *C. antiqutatis antiqutatis*, plus récente, et *C. antiqutatis praecursor* GUÉRIN, 1980, plus ancienne. Comparé à un important échantillon de *C. antiqutatis* européens, celui de Romain-la-Roche se caractérise par un crâne long et étroit, à face occipitale relativement basse ; une mandibule longue à branche horizontale étroite ; un humérus court et moins trapu ; un radius long à épiphyse proximale étroite ; des métacarpiens longs et élancés ; un fémur court, à tête relativement petite ; un tibia long, à épiphyse distale large ; un astragale large ; un calcanéum

haut à tubérosité longue ; des métatarsiens longs et graciles. Graphiquement, les os longs et les métapodes se distinguent aisément de ceux de *C. a. antiqutatis* : à titre d'exemple je donne Fig. 12 un diagramme de dispersion, pour le Mt III, du diamètre transversal de la diaphyse en fonction de la longueur ; on y voit que les quatre spécimens de Romain-la-Roche, comme les deux (notés «*praecursor*») issus du gisement-type de la sous-espèce, se situent en marge du nuage de points correspondant à la sous-espèce nominale.

La plupart de ces caractères sont ceux de *C. a. praecursor*, étant entendu que le crâne de cette sous-espèce n'était pas vraiment connu jusqu'ici, car il n'en existait qu'un fragment plutôt petit et mal conservé à La Fage. Les seules différences des fossiles de Romain-la-Roche par rapport à la description originelle de *C. a. praecursor* résident dans les M3/ à fût triangulaire, la plus grande longueur du radius, la brièveté du fémur et la petitesse de sa tête, la grande largeur de l'astragale, la forte hauteur et la longueur de la tubérosité du calcanéum ; ces caractères les rapprochent de la sous-espèce nominale. Le *Coelodonta antiqutatis* de Romain-la-Roche peut donc être attribué à un *C. a. praecursor* plus évolué que celui du gisement-type de la sous-espèce, les Abîmes de La Fage à Noailles (Corrèze, France).

KAHLKE & LACOMBAT (2008) estiment que

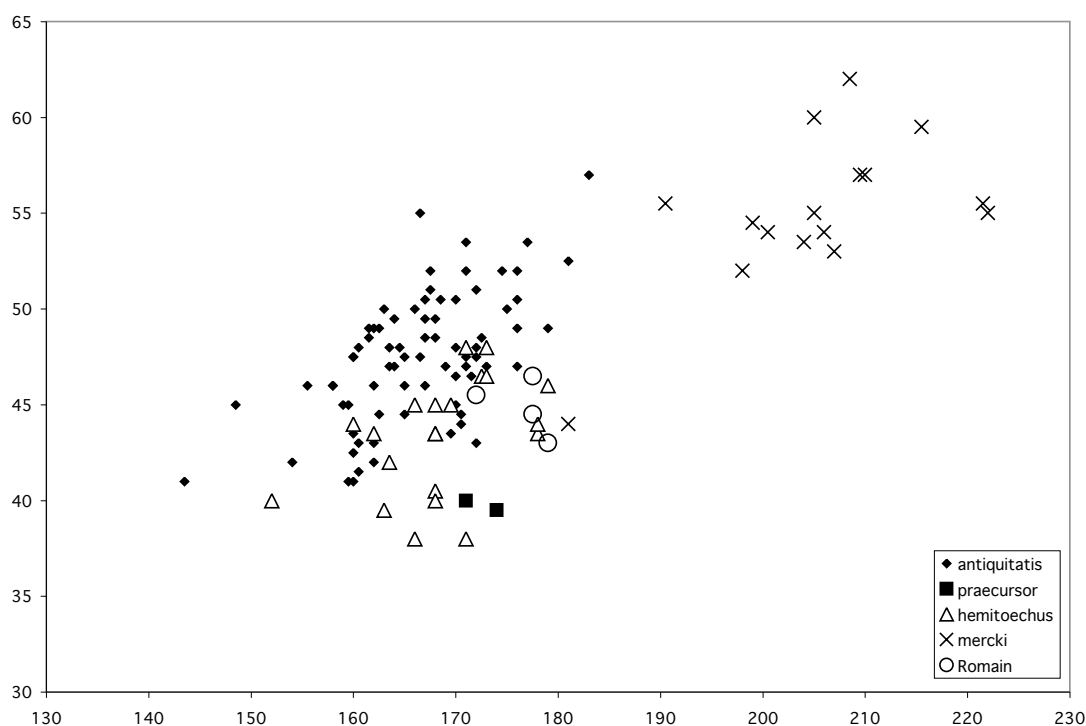


Fig. 12: Diagramme de dispersion, pour les Mt III, du diamètre transversal de la diaphyse (en ordonnées) en fonction de la longueur (en abscisses).

C. antiquitatis praecursor est suffisamment distinct de *C. antiquitatis antiquitatis* pour constituer une espèce à part entière, *C. praecursor*, dont ils font un synonyme récent de *C. tologojensis*. Ils attribuent à *C. tologojensis* le crâne de Bad Frankenhause, et donnent à celui-ci un âge d'environ 460 000 ans; le genre *Coelodonta* aurait commencé son expansion en Europe à cette période, et s'y trouve dans plusieurs gisements du Pléistocène moyen ancien. Cette série d'affirmations peut être réfutée point par point.

- Les 27 dimensions linéaires du crâne adulte de Romain-la-Roche (comme les quelques dimensions du fragment de crâne de La Fage) restent sauf deux dans les limites de variation d'un échantillon de 21 à 66 *C. antiquitatis antiquitatis* européens (Tabl. 1); les deux exceptions étant la largeur du toit crânien au niveau du fond de l'échancrure nasale (variable 22) et la largeur du palais au niveau des P/2 (variable 28), qui sont un peu plus faibles que les valeurs minimales de mon échantillon de comparaison, mais ces deux dimensions ont un coefficient de variation supérieur à 11 pour la première et à 9 pour la seconde. Ces différences ne justifient donc pas une distinction au niveau spécifique entre *C. antiquitatis praecursor* et *C. antiquitatis antiquitatis*.
- KAHLKE & LACOMBAT donnent pour le crâne de Bad Frankenhause les valeurs de 15 variables linéaires dont 13 sont communes avec les miennes (Tabl. 1). La Fig. 13 est un diagramme des rapports de ces 13

dimensions; elle montre que toutes les dimensions du crâne de Bad Frankenhause non seulement restent dans l'intervalle de variation de *C. antiquitatis*, mais encore qu'elles sont assez proches des valeurs moyennes de ce dernier, plus proches en tous cas que n'en est le crâne adulte de Romain-la-Roche. KAHLKE & LACOMBAT (2008, p. 1954) remarquent d'ailleurs que par rapport aux *C. antiquitatis* du Pléistocène supérieur le crâne de Bad Frankenhause est court et large; rappelons que celui de Romain-la-Roche est plutôt long et étroit! Contrairement à celui de Romain-la-Roche le crâne de Bad Frankenhause n'appartient donc pas à *C. antiquitatis praecursor*.

- Les restes de rhinocéros de Bad Frankenhause sont constitués d'un crâne avec la plupart de ses dents supérieures, de dents inférieures isolées appartenant au même individu, et d'un tibia très incomplet. Le matériel originel de *C. tologojensis* décrit par BELIAJEVA ne comprend qu'un petit fragment de crâne (nasal) pas vraiment mesurable, il n'est donc pas possible de faire une comparaison directe avec Bad Frankenhause, d'autant que KAHLKE & LACOMBAT ne publient pas les dimensions des dents de ce dernier site, se contentant de dire qu'elles sont identiques. Ils affirment en revanche que l'émail des M1/ de Bad Frankenhause est significativement plus mince que chez *C. a. antiquitatis*, sans démontrer toutefois que la différence est significative au sens statistique du terme; la précision de leur mesure au centième de mm

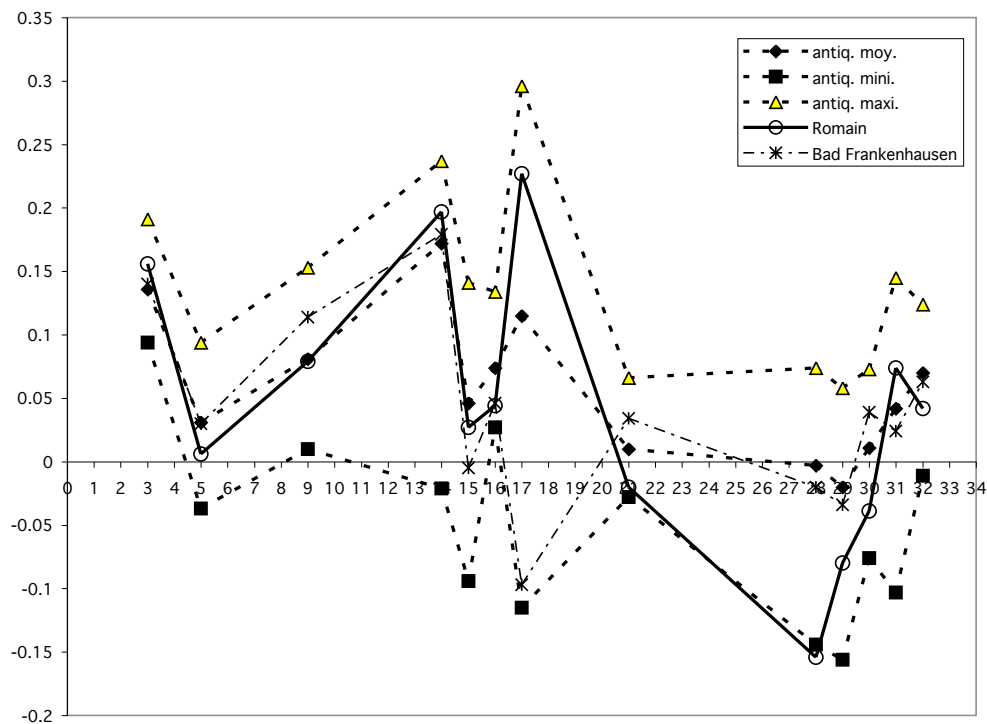


Fig. 13 : Diagramme des rapports des dimensions crâniennes : valeurs du *Coelodonta* de Romain-la-Roche comparées à celles de Bad Frankenhausen et aux valeurs moyennes et extrêmes de *C. antiquitatis*. Les variables en abscisse sont explicitées Tabl. 1.

me laisse pour le moins sceptique. L'attribution à *C. tologijensis* du crâne de Bad Frankenhausen n'est donc pas convaincante, ce dernier ayant beaucoup trop de points communs avec *C. antiquitatis* pour ne pas lui être rapporté.

- D'après les dimensions publiées par BELIAJEVA, *C. tologijensis* se distingue du *Coelodonta* de Romain-la-Roche par des prémolaires supérieures et des M1/ plus petites, une M1/ plus courte, un humérus plus court, un fémur un peu plus court, un tibia plus long avec épiphyse distale plus petite, un astragale plus bas et bien plus étroit. Il n'est donc pas possible d'assimiler le *Coelodonta* de Romain-la-Roche à *C. tologijensis*, ni ce dernier à *C. antiquitatis praecursor*.
- Enfin l'âge de 460 000 ans attribué au crâne de Bad Frankenhausen n'est pas le résultat d'une mesure directe ou indirecte; il résulte uniquement d'une

cascade d'estimations selon lesquelles les graviers dont l'exploitation a entraîné la découverte du crâne vers la fin du XIX^e siècle (donc sans observations stratigraphiques) dateraient d'un peu avant le maximum de la glaciation de l'Elster. Il y a là une très importante marge d'incertitude, à laquelle KAHLKE & LACOMBAT ne font pourtant aucune allusion.

4. IMPLICATIONS BIOSTRATIGRAPHIQUES

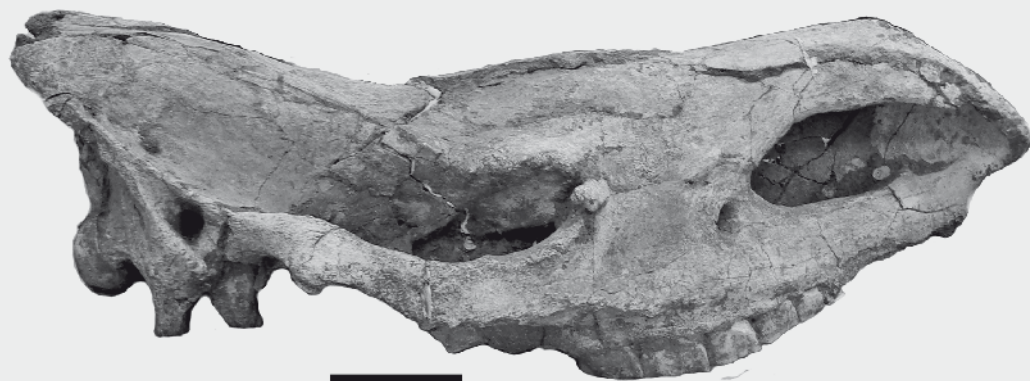
Lorsque *Coelodonta* apparaît en Europe au Pléistocène moyen (GUÉRIN, 1982 a), c'est sous la forme *C. antiquitatis praecursor*, définie dans un site appartenant à la zone MNQ 24, contemporain du stade isotopique MIS 8 et daté de 301 000 à 242 000 ans (MOURER-CHAUVIRÉ *et al.*, 2003). La sous-espèce nominale n'apparaît qu'en

Planche I

- Fig. A: *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche (Musée de Montbéliard), ensemble de trois métatarsiens n° RHI 95, soudés entre eux par un concrétionnement de calcite.
- Fig. B: crâne n° RHI 1 du *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche (Musée de Montbéliard), vue côté droit.
- Fig. C: crâne n° RHI 1 du *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche (Musée de Montbéliard), vue côté gauche.



A



B



C

zone MNQ 25 (Éémien) vers 130 000 ans, période pendant laquelle elle est encore rare, et durera jusqu'à la fin de la dernière glaciation.

Outre La Fage, *C. a. praecursor* est présent en Europe occidentale notamment à Achenheim (Bas-Rhin), Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais), Bornhausen (Allemagne), Châtillon-Saint-Jean (Drôme), Montmaurin (Haute-Garonne), Nestier (Hautes-Pyrénées), Nettetel (Allemagne), Rhenen (Pays-Bas), Sempigny (Oise), Suard (Charente), Vallentigny (Aube).

Le degré d'évolution du *C. a. praecursor* de Romain-la-Roche permet de dater ce site : il est plus récent que la plupart des gisements de la zone MNQ 24, correspondant plus ou moins à l'avant-dernière glaciation ; mais un des éléments de la définition de la zone MNQ 25 est l'apparition de l'ultime sous-espèce *C. antiquitatis antiquitatis* ; or la zone MNQ 25 correspond à peu près au dernier interglaciaire (Éémien) et débute il y a environ 130 000 ans.

Le rhinocéros de Romain-la-Roche, plus vieux que 130 000 ans, mais plus récent car plus évolué que ceux de la plupart des gisements de la zone 24, date donc de l'extrême fin de cette zone. C'est parfaitement compatible avec la datation de $150\,000 \pm 18\,000$ ans obtenue par la méthode uranium/thorium sur un fragment osseux de la couche VI-VIIc 3 (PAUPE, 1997).

Depuis, deux datations obtenues en combinant les méthodes ESR et Uranium/Thorium donnent $150\,000 \pm 10\,000$ à $165\,000 \pm 9\,000$ ans pour les couches VI-VII et VIII (BAHAIN *et al.*, ce volume).

5. IMPLICATIONS PALÉOÉCOLOGIQUES

J'ai synthétisé en 1980 ce que l'on connaissait des exigences écologiques de *Coelodonta antiquitatis* à partir de son anatomie (tête portée bas, jugales bien hypsodontes), des analyses de débris végétaux, de pollens et de spores retrouvés dans les dents, des analyses de contenus d'estomac effectuées sur des momies, et des faunes et flores associées.

Ce rhinocéros se nourrissait surtout d'herbacées (tiges et feuilles de graminées, de composées diverses, artémisiées, éricacées), et aussi de jeunes rameaux d'arbres, conifères comme *Picea*, *Abies*, *Larix*, *Pinus*, angiospermes comme *Betula*, *Salix*, *Alnus*, *Ulmus*, *Juniperus*, *Quercus*, *Corylus*.

Son environnement était typiquement la steppe froide avec bouquets d'arbres, mais on peut aussi retrouver *C. antiquitatis* en contexte de forêt claire (forêt mixte ou de feuillus), voire parfois en forêt relativement dense, avec un climat à température moyenne assez variable allant du sub-arctique au méditerranéen.

6. REMARQUES TAPHONOMIQUES

Il semble que *C. antiquitatis* ne vivait en général pas solitaire ou en très petits groupes de deux ou trois (couple pendant la saison de reproduction ; femelle avec un jeune, ou avec deux juvéniles d'âge différent) comme les autres espèces de rhinocéros pléistocènes européens et quatre des cinq espèces actuelles. Il vivait plutôt à la manière des *Ceratotherium simum* modernes, le rhinocéros « blanc » d'Afrique, espèce avec laquelle il présente d'ailleurs beaucoup de convergences et d'analogies. Rappelons que ce dernier constitue des groupes de 4 à 12 individus et plus, avec un mâle dominant, plusieurs femelles et des juvéniles à différents stades de croissance. Ceci explique que les restes de Romain-la-Roche constituent une petite population du type de celles formées actuellement par le rhinocéros « blanc ». Il en est d'ailleurs de même pour les *Coelodonta antiquitatis* recueillis dans d'autres gisements en contexte karstique comme l'Aven de Coulon dans le Gard (BONIFAY, 1961), ou la grotte de Jaurens en Corrèze (GUÉRIN, 1983). Le cas de l'Aven de Vergranne, géographiquement proche de Romain-la-Roche, est différent : ce site a livré les restes de 5 adultes et 2 juvéniles de *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* datant de la zone MNQ 22 et provenant exclusivement de la partie inférieure du remplissage, et les restes de 4 individus de *Dicerorhinus mercki* provenant pour l'essentiel de la partie supérieure du remplissage, datant probablement de la zone MNQ 23 (GUÉRIN, 1986). A Vergranne le nombre d'individus présents s'explique non pas par le caractère grégaire des espèces concernées, mais parce que l'aven-piège a fonctionné très longtemps et que les restes de rhinocéros ne sont pas contemporains les uns des autres.

Bien qu'à la très riche faune de Romain-la-Roche soient associés quelques artefacts moustériens (DETREY & AFFOLTER, ce volume), il ne semble pas que l'Homme soit pour quelque chose dans l'accumulation des restes de rhinocéros dans l'aven de Romain-la-Roche. Je n'ai en effet pas observé de traces ni de marques anthropiques

Planche II

Fig. A : *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche (Musée de Montbéliard). Rangées dentaires supérieures du crâne n° RHI 1.

Fig. B : *Coelodonta antiquitatis praecursor* de Romain-la-Roche (Musée de Montbéliard). Rangée dentaire inférieure de l'hémimandibule gauche n° Q 18-118.



A



B

à la surface des os. Il en va d'ailleurs de même pour les restes de grands Bovidae (VERCOUTÈRE & GUÉRIN, ce volume). Tout semble indiquer que ce gisement s'est pour l'essentiel constitué en tant qu'aven-piège.

7. CONCLUSION

Avec un ensemble de 174 restes étudiables parmi lesquels toutes les pièces anatomiques sont représentées par des spécimens en général bien conservés, l'aven de Romain-la-Roche constitue un des plus riches sites à rhinocéros de la fin du Pléistocène moyen en Europe occidentale. Ce matériel, qui appartient à *Coelodonta antiquitatis praecursor*, permet de mieux connaître cette sous-espèce qui n'était attestée jusqu'à présent que par un petit nombre de fossiles provenant d'un nombre limité de gisements, et dont le crâne était jusqu'alors inconnu. Si l'on ne tient pas compte des individus juvéniles, ces restes représentent une petite population de cinq individus adultes anatomiquement plus évolués que les fossiles provenant du gisement-type de la sous-espèce. Ce dernier date de 301 000 à 242 000 ans, et la zone MNQ 25, caractérisée entre autres par l'apparition de la sous-espèce nominale *C. antiquitatis antiquitatis*, débute aux environs de 130 000 ans. Grâce aux restes de rhinocéros qu'elles ont livré, il est donc possible de dater biochronologiquement les couches VI-VIII de l'aven de Romain-la-Roche de la fin de la zone MNQ 24, c'est-à-dire d'un peu plus de 130 000 ans.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tous ceux qui m'ont reçu avec beaucoup de prévenance et donné libre accès aux collections dont ils avaient la charge : H.D. KAHLKE et R.D. KAHLKE à l'Institut für Quartärpaläontologie de Weimar ; K. FISCHER au Museum für Naturkunde de l'Université von Humboldt à Berlin ; M. WALTERS au Quadrat Bottrop, Museum für Ur- und Ortsgeschichte à Bottrop. Grâce à P. AUGUSTE j'ai pu étudier les Rhinocerotidae de Biache-Saint-Vaast conservés dans le dépôt du SDA d'Arras. A.G. SEGRE, E. SEGRE NALDINI et F. PARENTI m'ont permis d'accéder aux collections de l'Istituto de Paleontologia Umana et à celles du Museo Pigorini à Rome. M. FAURE m'a beaucoup aidé à mesurer la plupart des fossiles de ces diverses collections. T. MALVESY, responsable des collections d'Histoire Naturelle au Muséum Cuvier du Musée du Château des Ducs de Wurtemberg à Montbéliard, m'a grandement facilité plusieurs missions dans ce musée, ainsi que les membres de l'association « Archéofaune comtoise ». J. ARGANT s'est chargée avec gentillesse du montage des deux planches photographiques. P. AUGUSTE et J.L. GUADELLI ont été des rapporteurs pointilleux et constructifs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTOINE, P.O. (2002) - Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 188 : 359 p.
- AUGUSTE, P. (1995) - Cadres biostratigraphiques et paléoécologiques du peuplement humain dans la France septentrionale durant le Pléistocène. Apports de l'étude paléontologique des grands mammifères du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). *Thèse Doctorat*, Muséum national d'Histoire naturelle, 2 vol. texte 720 p, 1 vol. fig. et pl., 1 vol. tabl., 1 vol. annexes (inédit).
- BAHAIN, J.J., QINGFENG SHAO, C. FALGUÈRES & T. GARCIA (2010) - Datation par résonance de spin électronique et uranium-thorium (ESR/U-Th) des restes paléontologiques provenant du site de Romain-la-Roche (Doubs, France). *In* : GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2) : 465-472.
- BELIAJEVA, E.I. (1966) - *In* : VANGENGHEIM, E.A., E.I. BELIAJEVA., V.E. GARUTT, E.L. DMITRIEVA & V.S. ZAZHIBIN, Eopleistocene mammals of western Tranbaikalia, *Nauka*, Moscou, trans. 152 : 163 p. (en russe).
- BLUMENBACH, J.F. (1799) - *Handbuch der Naturgeschichte*. Dieterich, Göttingen : 708 p.
- BONAPARTE, C.L. (1845) - *Systema vertebratorum*. Transactions of the Linnean Society of London, 18 : 31-41.
- BONIFAY, M.F. (1961) - Les Rhinocéros à narines cloisonnées de l'Aven de Coulon (Gard). *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, 8 : 135-175.
- BRANDT, J.F. (1849) - Observationes ad rhinocerotis tichorini historiam spectantes. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg* 6 (5) : 256 p.
- BRONN, H.G. (1837) - *Lethaea geognostica, oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichnendsten Versteinerungen*. E. Schweizerbart, Stuttgart : 1346 p.
- CERDEÑO, E. (1995) - Cladistic analysis of the family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *American Museum Novitates* 3143 : 1-25.
- CHOW, BENSUN (1978) - The distribution of the woolly rhinoceros and the woolly mammoth. *Vertebrata Palasiatica*, Pékin, 16 (1) : 47-59 (en chinois, très bref résumé anglais).
- CUVIER, G. (1812) - Recherches sur les ossements fossiles où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. Paris, 4 vol (1^{er} éd.). 4^e éd., 1834, 10 vol. + atlas, vol. 3 : 435 p.
- DENG, T. (2008) - Comparison between woolly rhino forelimbs from Longdan, Northwestern China and Tologoi, Transbaikalian region. *Quaternary International*, 179 : 196-207.
- DETREY, J. & J. AFFOLTER (2010) - Analyse typo-technologique de l'industrie lithique taillée. *In* : GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2) : 861-879.
- DOLLO, L. (1885) - Rhinocéros vivants et fossiles. *Revue des questions scientifiques*, Bruxelles, 17 : 293-300.
- EISENMANN, V. & C. GUÉRIN (1984) - Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. *Geobios*, Lyon, mém. sp. 8 : 69-74.
- FALCONER, H. (1868) - *Palaeontological memoirs and notes*, vol. II. R. Hardwicke, London : 675 p.
- FORTELIUS, M. (1983) - The morphology and paleobiological

- significance of the horns of *Coelodonta antiquitatis* (Mammalia, Rhinocerotidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 3 (2): 125-135.
- FORTELIUS, M., P. MAZZA & B. SALA (1993) - *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontographia Italica*, Pisa, 80 (80): 63-155.
- GRAY, J.E. (1821) - On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository* 15 (1): 296-310.
- GROVES, C. (1983) - Phylogeny of the living species of Rhinoceros. *Zeitschrift für Zoologische, Systematic und Evolutionsforschung*, 21 (4): 293-313.
- GUÉRIN, C. (1973) - Les trois espèces de rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de La Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 11: 55-84.
- GUÉRIN, C. (1980) - Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 79: 1185 p.
- GUÉRIN, C. (1982a) - Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des *Rhinocerotidae* (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, Lyon, 15 (4): 593-598.
- GUÉRIN, C. (1982b) - Les *Rhinocerotidae* (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale comparés aux espèces actuelles: tendances évolutives et relations phylogénétiques. *Geobios*, Lyon, 15 (4): 599-605.
- GUÉRIN, C. (1983) - Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: les *Rhinocerotidae* (Mammalia, Perissodactyla). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*: 21: 65-85.
- GUÉRIN, C. (1986) - Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement pléistocène moyen de Vergranne (Doubs). *Annales scientifiques de l'Université Franche-Comté-Besançon, Géologie*: 5 (4) (1983): 47-67.
- GUÉRIN, C. (1989) - La famille des *Rhinocerotidae* (Mammalia, Perissodactyla): systématique, histoire, évolution, paléoécologie. *Cranium*, Rotterdam, 6 (2): 3-14.
- HEISSIG, K. (1973) - Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen *Rhinocerotidae* (Mammalia). *Säugetierkunde Mitteilungen*, München, 40 (21): 25-30.
- HEISSIG, K. (1989) - The *Rhinocerotidae*. In: PROTHERO, D.R. & R.M. SCHOCH (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press, New-York: 399-417.
- JAEGER, G.F. (1839) - *Ueber die fossilen Säugethiere welche in Württemberg in verschiedenen Formationen aufgefunden worden sind, nebst geognostischen Bemerkungen über diese Formationen*. Carl Erhard, Stuttgart: 214 p.
- KAHLKE, R.D. & F. LACOMBAT (2007) - Earliest occurrence of woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) in Europe. *International Mammoth Conference*, Yakoutsk, Juin 2007, résumés: 141-142.
- KAHLKE, R.D. & F. LACOMBAT (2008) - The earliest immigration of woolly rhinoceros (*Coelodonta togoijensis*, Rhinocerotidae, Mammalia) into Europe and its adaptive evolution in Palaearctic cold stage mammal faunas. *Quaternary Science Reviews*, 27: 1951-1961.
- KAUP, J.J. (1841) - *Akten der Urwelt oder Osteologie der urweltlichen Säugethiere und Amphibien*. Darmstadt: 1-10.
- KRETZOÏ, M. (1942) - Bemerkungen zum System der nachmiozänen Nashorn-Gattungen. *Földtani Közlöny*, Budapest, 72: 309-318.
- LACOMBAT, F. (2003) - Etude des rhinocéros du Pléistocène de l'Europe méditerranéenne et du Massif Central. Paléontologie, phylogénie et biostratigraphie. Thèse du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris): 505 p. (inédit).
- LHOMME, V., N. CONNET, C. BEMILLI & C. CHAUSSÉ, avec la collaboration de S. BEYRIES & C. GUÉRIN (2000) - Essai d'interprétation du site paléolithique de Soucy 1 (Yonne). *Gallia Préhistoire*, Paris, 42: 1-44.
- MAZZA, P. (1996-97) - The Middle Pleistocene rhinoceros remains from Cesi (Colfiorito Basin, Macerata, Central Italy). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, Modena, 35 (3): 349-355.
- MCKENNA, M. C. & S.K. BELL (1997) - *Classification of Mammals above the species level*. Columbia University Press edit., New York: 631 p.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C., M. PHILIPPE, Y. QUINIF, J. CHALINE., E., DEBARD, C. GUÉRIN & M. HUGUENEY (2003) - Position of the palaeontological site Aven I des Abîmes de La Fage, at Noailles (Corrèze, France), in the European Pleistocene chronology. *Boreas*, Aarhus, 32: 521-531.
- ORLANDO, L., J.A. LÉONARD, A. THENOT, V. LAUDET, C. GUÉRIN & C. HÄNNI (2003) - Ancient DNA analysis reveals woolly rhino evolutionary relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 485-499.
- OWEN, R. (1845) - *Odontograph, or a treatise on comparative anatomy of the teeth, their physiological relation, mode of development, and microscopic structure in the vertebrate animals*. Baillères, London: 655 p.
- PALLAS, P.S. (1773) - De reliquiis animalium exoticorum per Asiam borealem repertis complementum. *Novi Commentarii Academiae Scientiarum imperialis Petropolitanae*, 17: 576-606.
- PAUPE, P. (1986) - Note préliminaire sur l'exhumation du rhinocéros de Romain-la-Roche. *Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard*: 85-96.
- PAUPE, P. (1987) - L'aven de Romain-la-Roche: abondance et diversité de la faune quaternaire franc-comtoise. *Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard*: 115-132.
- PAUPE, P. & A. THÉVENIN (1989) - L'aven de Romain-la-Roche (Canton de Rougemont): contexte faunistique et industrie lithique. *Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard*: 167-178.
- PAUPE, P. (1996) - L'aven de Romain-la-Roche: un site archéologique européen. *Bulletin de la Société d'émulation de Montbéliard*, 119: 23-76.
- PAUPE, P. (1997) - L'aven de Romain-la-Roche: un piège naturel, une tanière, un abri pour l'Homme préhistorique, il y a 150 000 ans. *Actes 1997 de la Société jurassienne d'émulation*: 127-153.
- PROTHERO, D.R., C. GUÉRIN & E. MANNING (1989) - The History of the Rhinocerotidae. In: PROTHERO, D.R. & R.M. SCHOCH (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls* (IVth Theriological Congress, Edmonton, Alberta, 1985), Oxford University Press, New York: 321-340.
- PROTHERO, D.R. & R.M. SCHOCH (1989) - Classification of the Perissodactyls. In: PROTHERO, D.M. & R.M. SCHOCH (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls* (IVth Theriological Congress, Edmonton, Alberta, 1985), Oxford University Press, New York: 530-539.

- RINGSTRÖM, T. (1924) - Nashörner der Hipparion-Fauna Nord Chinas. *Paleontologia Sinica*, Pékin, C, 1 (4): 157 p.
- SCHROEDER, H. (1903) - Die Wierbelthier-Fauna des Mosbacher Sandes. I: Gattung *Rhinoceros*. *Abhandlungen der Königlichen Preussischen Geologischen Landesanstalt*, 18: 141 p.
- SCHUBERT, G.H. von (1823) - *Die Geschichte der Natur*. Nouvelle édition 1835: Die Geschichte der Natur, als zweite, gänzlich umgearbeitete Auflage der allgemeinen Naturgeschichte I. Erlangen: 594 p.
- SIMPSON, G.G. (1945) - The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 85: 350 p.
- THEW, N., L. CHAIX & C. GUÉRIN (2000) - 8 - La faune. In: AUBRY, D., M. GUÉLAT, J. DETREY & B. OTHENIN-GIRARD. Dernier cycle glaciaire et occupations paléolithiques à Alle, Noir Bois (Jura, Suisse). *Cahier d'archéologie jurassienne*, Porrentruy, 10: 93-98.
- TONG, H. (2001) - Rhinocerotids in China - Systematics and material analysis. *Geobios*, Lyon, 34 (5): 585-591.
- TOULA, F. (1901) - Das Nashorn von Hundsheim bei Deutsch-Altenburg in Niederösterreich. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, Wien, 15: 309-311.
- VERCOUTÈRE, C. & C. GUÉRIN (2010) - Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pléistocène moyen final de l'Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 655-696.