



ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ
ΓΕΝΙΚΗ ΔΙΕΥΘΥΝΣΗ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΜΕΤΕΩΡΟΛΟΓΙΑΣ
ΠΛΗΡΗΣ ΕΠΙΣΤΗΜΟΝΟΤΗΤΑΣ

**LES RHINOCEROS
(MAMMALIA,
PERISSODACTYLA)
DU MIOCENE TERMINAL
AU PLEISTOCENE
SUPERIEUR
EN EUROPE OCCIDENTALE**

**COMPARAISON AVEC
LES ESPECES ACTUELLES**

C. GUERIN

documents

**n° 79 fasc. 1
1980**

**documents
des laboratoires
de géologie
lyon**

département 
des sciences de la terre
**université
claire-bernard
lyon1**

Editeur et Imprimeur :
Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard,
27-43, boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex

Dépôt légal : 1er trimestre 1981
ISBN : 2-85454-082-4 (éd. complète)
ISBN : 2-85454-090-5 (fasc. 1)

Administration:G. Le Hégarat

Rédaction : R. Ballésio

**LES RHINOCÉROS
(MAMMALIA, PERISSODACTYLA)
DU MIOCÈNE TERMINAL
AU PLEISTOCÈNE SUPÉRIEUR
EN EUROPE OCCIDENTALE
COMPARAISON AVEC LES ESPÈCES ACTUELLES**

par

Claude GUÉRIN

Adresse de l'auteur : C. Guérin, Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, Laboratoire associé au C.N.R.S. n° 11, Département des Sciences de la Terre, Université Lyon I - Claude-Bernard, 27-43 bd du 11 novembre, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

SOMMAIRE

fascicule 1

Avant-propos	11
Résumés	19
Introduction	25
<i>PREMIERE PARTIE</i> : Etude comparative des rhinocéros actuels avec mise au point d'une méthodologie applicable aux rhinocéros fossiles	27
I — Généralités sur les rhinocéros actuels	28
II — Anatomie comparée des rhinocéros actuels ; étude du crâne, de la denture et du squelette post-cranien ; mise au point d'une méthodologie	32
1. Le crâne	33
A. Norma lateralis	34
B. Norma verticalis	39
C. Norma frontalis	39
D. Norma occipitalis	41
E. Norma basalis	42
F. Les dimensions du crâne	43
G. Conclusion	50
2. La mandibule	50
A. La partie symphysaire	50
B. La branche horizontale	51
C. La branche montante	51
D. Les dimensions de la mandibule	54
3. La denture	54
A. La denture antérieure	54
B. Les dents jugales en général	55
C. Dents jugales supérieures	57
a. Disposition et structure générale	57
b. Caractères qualitatifs	58
c. Caractères quantitatifs	65
D. Dents jugales inférieures	69
a. Disposition et structure générale	69
b. Caractères qualitatifs	70
c. Caractères quantitatifs	70
E. Conclusion à l'étude de la denture	71
4. Le squelette post-cranien	74
A. L'omoplate	75
B. L'humérus	78
C. Le radius	82
D. Le cubitus	86
E. Le carpe	89
a. Le scaphoïde	92
b. Le semi-lunaire	94
c. Le pyramidal	96

	d. Le pisiforme	98
	e. Le trapèze	100
	f. Le trapézoïde	100
	g. Le magnum	102
	h. L'onciforme	104
	F. Le métacarpe	106
	a. Le Mc II	106
	b. Le Mc III	111
	c. Le Mc IV	112
	d. Le Mc V	117
	G. Le fémur	118
	H. La rotule	122
	I. Le tibia	124
	J. Le tarse	128
	a. L'astragale	128
	b. Le calcanéum	131
	c. Le cuboïde	134
	d. Le naviculaire	136
	e. Le grand cunéiforme	139
	f. Le petit cunéiforme	141
	g. Le premier cunéiforme	141
	K. Le métatarse	142
	a. Le Mt II	142
	b. Le Mt III	145
	c. Le Mt IV	148
	L. Les rapports des segments de membres	151
	5. Remarques complémentaires sur l'ostéologie des rhinocéros actuels	153
	A. Les critères de l'état adulte	153
	B. Le dimorphisme sexuel	156
	C. Les anomalies squelettiques	160
	6. Conclusion à l'étude descriptive ; exemple d'établissement de diagnoses spécifiques homologues de celles qui seont établies pour les espèces fossiles	160
	A. <i>Diceros bicornis</i>	160
	B. <i>Ceratotherium simum</i>	161
	C. <i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	162
	D. <i>Rhinoceros unicornis</i>	162
	E. <i>Rhinoceros sondaicus</i>	163
III	— Modalités de l'évolution au niveau des espèces actuelles	164
	1. L'évolution dans le temps	164
	2. L'évolution dans l'espace	171
	3. Résultats généraux sur l'évolution spatio-temporelle et ses modalités au niveau des espèces actuelles ; règles générales transposables aux espèces fossiles	174
IV	— Ecologie et éthologie des rhinocéros actuels ; les rhinocéros actuels et l'homme ; résultats généraux transposables aux espèces fossiles	177
	1. Nourriture et milieu de vie, territoire, amplitude des déplacements	177
	2. Regroupement et association des individus ; reproduction	180
	3. Comportement, coexistence de plusieurs espèces, réaction face aux autres grands herbivores ; ennemis naturels et attitude vis-à-vis des prédateurs	181
	4. Les rhinocéros actuels et l'homme	182
	5. Résultats généraux sur l'écologie et l'éthologie applicables aux rhinocéros fossiles	187
V	— Conclusion à la première partie	188

I	—	Le cadre biostratigraphique	190
		- Zone 9	191
		- Zone 10	192
		- Zone 11	193
		- Zone 12	194
		- Zone 13	195
II	—	Généralités sur les rhinocéros du Miocène supérieur	197
		1. Genre <i>Aceratherium</i> Kaup, 1832, 1834	198
		A. <i>Aceratherium (Aceratherium) tetradactylum</i> (Lartet, 1837, 1839, 1842)	198
		B. <i>Aceratherium (Aceratherium) incisivum</i> Kaup, 1832, 1834	198
		C. <i>Aceratherium (Alicornops) simorreense</i> (Lartet, 1851)	199
		2. Genre <i>Dicerorhinus</i> Gloger, 1841	200
		A. <i>Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis</i> (Lartet, 1851)	201
		B. <i>Dicerorhinus steinheimensis</i> (Jäger, emend. Roger, 1900)	201
		C. <i>Dicerorhinus schleiermachers</i> (Kaup, 1832, 1834)	201
		3. Genre <i>Diceros</i> Gray, 1821	202
		A. <i>Diceros pachygnathus</i> (Wagner, 1848, 1857)	202
		4. Genre <i>Brachypotherium</i> Roger, 1904	202
		A. <i>Brachypotherium goldfussi</i> (Kaup, 1834)	202
		5. Genre <i>Prosantorhinus</i> Heissig, 1974	203
		A. cf. <i>Prosantorhinus</i> sp. D	203
		6. Rhinocéros divers, indéterminés ou inclassables	203
		A. Le crâne de la région de Nérac (bassin aquitain)	203
		B. La mandibule du Monte delle Piche (région de Rome)	203
III	—	Anatomie comparée des rhinocéros du Miocène supérieur	205
		1. Généralités	205
		2. Le crâne	205
		— <i>A. tetradactylum</i>	206
		— <i>A. incisivum</i>	206
		— <i>A. simorreense</i>	206
		— <i>D. sansaniensis</i>	206
		— <i>D. schleiermachers</i>	206
		— <i>D. pachygnathus</i>	206
		— <i>B. goldfussi</i>	207
		A. Norma lateralis	207
		— genre <i>Aceratherium</i>	207
		— genre <i>Dicerorhinus</i>	208
		— <i>Diceros pachygnathus</i>	209
		— <i>Brachypotherium</i>	209
		B. Norma verticalis	209
		— genre <i>Aceratherium</i>	209
		— genre <i>Dicerorhinus</i>	209
		— <i>Diceros pachygnathus</i>	210
		C. Norma frontalis	210
		D. Norma occipitalis	210
		— genre <i>Aceratherium</i>	210
		— genre <i>Dicerorhinus</i>	210
		— <i>Diceros pachygnathus</i>	211
		E. Norma basalis	211
		— genre <i>Aceratherium</i>	211
		— genre <i>Dicerorhinus</i>	211
		— <i>Diceros pachygnathus</i>	211
		F. Les dimensions du crâne	211
		3. La mandibule	213
		A. La partie symphysaire	214
		— genre <i>Aceratherium</i>	214

– genre <i>Dicerorhinus</i>	214
– <i>Diceros pachygnathus</i>	215
– <i>Brachypotherium</i>	215
B. La branche horizontale	215
– genre <i>Aceratherium</i>	215
– genre <i>Dicerorhinus</i>	215
– <i>Diceros pachygnathus</i>	216
C. La branche montante	216
– genre <i>Aceratherium</i>	216
– genre <i>Dicerorhinus</i>	216
– <i>Diceros pachygnathus</i>	216
D. Les dimensions de la mandibule	218
4. La denture	218
A. La denture antérieure	218
– genre <i>Aceratherium</i>	218
– genre <i>Dicerorhinus</i>	218
– genre <i>Diceros</i>	219
– genre <i>Chilotherium</i>	219
– genre <i>Brachypotherium</i>	219
– genre <i>Prosantorhinus</i>	219
B. Les dents jugales supérieures	219
a. molaires de lait supérieures	219
– genre <i>Aceratherium</i>	219
<i>A. tetradactylum</i>	223
<i>A. incisivum</i>	223
<i>A. simorrense</i>	223
– genre <i>Dicerorhinus</i>	224
<i>D. sansaniensis</i>	224
<i>D. steinheimensis</i>	224
<i>D. schleiermacheri</i>	224
– genre <i>Diceros</i>	224
<i>D. pachygnathus</i>	224
– genre <i>Brachypotherium</i>	225
b. molaires supérieures	225
– genre <i>Aceratherium</i>	225
<i>A. tetradactylum</i>	225
<i>A. incisivum</i>	226
<i>A. simorrense</i>	226
– genre <i>Dicerorhinus</i>	226
<i>D. sansaniensis</i>	226
<i>D. steinheimensis</i>	227
<i>D. schleiermacheri</i>	228
– genre <i>Diceros</i>	228
– genre <i>Brachypotherium</i>	228
– cf. <i>Prosantorhinus</i> sp. D.	228
c. prémolaires supérieures	229
– genre <i>Aceratherium</i>	229
<i>A. tetradactylum</i>	229
<i>A. incisivum</i>	229
<i>A. simorrense</i>	230
– genre <i>Dicerorhinus</i>	230
<i>D. sansaniensis</i>	230
<i>D. steinheimensis</i>	231
<i>D. schleiermacheri</i>	231
– genre <i>Diceros</i>	235
– genre <i>Brachypotherium</i>	235
C. Les dents jugales inférieures	235
a. molaires de lait inférieures	238
– genre <i>Aceratherium</i>	238
<i>A. tetradactylum</i>	238
<i>A. incisivum</i>	238
<i>A. simorrense</i>	238

– genre <i>Dicerorhinus</i>	238
<i>D. sansaniensis</i>	238
<i>D. steinheimensis</i>	238
<i>D. schleiermacheri</i>	238
– <i>Diceros pachygnathus</i>	239
– <i>Brachypotherium</i>	239
b. molaires inférieures	239
– genre <i>Aceratherium</i>	239
<i>A. tetradactylum</i>	239
<i>A. incisivum</i>	240
<i>A. simorrense</i>	240
– genre <i>Dicerorhinus</i>	240
<i>D. sansaniensis</i>	240
<i>D. steinheimensis</i>	241
<i>D. schleiermacheri</i>	241
– <i>Diceros pachygnathus</i>	241
– genre <i>Brachypotherium</i>	241
c. prémolaires inférieures	241
– genre <i>Aceratherium</i>	241
<i>A. tetradactylum</i>	242
<i>A. incisivum</i>	242
<i>A. simorrense</i>	242
– genre <i>Dicerorhinus</i>	246
<i>D. sansaniensis</i>	246
<i>D. steinheimensis</i>	247
<i>D. schleiermacheri</i>	247
– <i>Diceros pachygnathus</i>	247
– genre <i>Brachypotherium</i>	247
D. Conclusion à l'étude de la denture	247
5. Le squelette post-crânien	250
A. L'omoplate	250
B. L'humérus	251
C. Le radius	254
D. Le cubitus	259
E. Le carpe	261
a. Le scaphoïde	261
b. Le semi-lunaire	266
c. Le pyramidal	269
d. Le pisiforme	273
e. Le trapézoïde	275
f. Le magnum	276
g. L'onciforme	278
F. Le métacarpe	283
a. Le Mc II	283
b. Le Mc III	288
c. Le Mc IV	294
d. Le Mc V	298
G. Le fémur	299
H. La rotule	303
I. Le tibia	305
J. Le tarse	308
a. L'astragale	308
b. Le calcanéum	314
c. Le cuboïde	320
d. Le naviculaire	324
e. Le grand cunéiforme	329
f. Le petit cunéiforme	332
g. Le premier cunéiforme	333
K. Le métatarse	333
a. Le Mt II	333
b. Le Mt III	339
c. Le Mt IV	345
L. Les rapports de segments de membres	350

IV —	Les gisements des rhinocéros du Miocène supérieur	353
V —	Paléoécologie des rhinocéros du Miocène supérieur	376
	1. <i>Aceratherium tetradactylum</i>	376
	2. <i>Aceratherium incisivum</i>	377
	3. <i>Aceratherium simorrense</i>	378
	4. <i>Dicerorhinus sansaniensis</i>	378
	5. <i>Dicerorhinus steinheimensis</i>	379
	6. <i>Dicerorhinus schleiermacheri</i>	379
	7. <i>Diceros pachygnathus</i>	380
	8. <i>Brachypotherium</i>	380
	9. cf. <i>Prosantorhinus</i>	380
VI —	L'évolution des rhinocéros du Miocène supérieur : tendances évolutives et phylogénèse	381
	1. <i>A. tetradactylum</i>	381
	2. <i>A. incisivum</i>	383
	3. <i>A. simorrense</i>	387
	4. <i>D. sansaniensis</i>	388
	5. <i>D. steinheimensis</i>	389
	6. <i>D. schleiermacheri</i>	391
	7. <i>D. pachygnathus</i>	391
	8. <i>Brachypotherium</i>	391
VII —	Conclusion sur les rhinocéros du Miocène supérieur	392
	1. Genre <i>Aceratherium</i>	392
	— Sous-genre nominal <i>Aceratherium</i>	392
	— Sous-genre <i>Alicornops</i>	392
	2. Genre <i>Dicerorhinus</i>	396
	— Sous-genre nominal <i>Dicerorhinus</i>	396
	3. <i>Diceros pachygnathus</i>	399
	4. <i>Brachypotherium brachypus</i> et <i>B. goldfussi</i>	400
	5. cf. <i>Prosantorhinus</i> sp. D	401
	PLANCHES	403

AVANT – PROPOS

Lorsqu'une thèse est terminée il est traditionnel d'écrire un avant-propos dans lequel l'im-pétrant se confond en remerciements plus ou moins sincères mais considérés comme obligatoires. Je dois à mon tour sacrifier à cette tradition, pour laquelle il n'est certes pas facile de faire oeuvre originale. Du moins serai-je franc : les remerciements que j'exprime correspondent à ceux qu'il me tient à coeur d'énoncer.

La réalisation d'une thèse de Doctorat d'Etat est une oeuvre de longue haleine dont le caractère devient de plus en plus obsédant à mesure qu'elle mûrit ; elle pèse de plus en plus lourdement sur la vie professionnelle et la vie personnelle du candidat, qu'elle finit par obérer de façon quasi totale ; le pôle substitut qu'on a voulu proposer il y a quelques années ("thèse sur publications") n'est en comparaison qu'une oeuvrette mineure ; j'ai eu la possibilité de choisir, près de 80 publications me frayaient une voie facile, j'ai choisi en toute connaissance de cause et ne le regrette pas.

Il est un certain nombre de conditions minimales, bien sûr pas suffisantes mais en tout cas nécessaires, sans lesquelles une thèse ne peut être menée à bien. La première de ces conditions est d'avoir un directeur de recherche qui sache faire confiance et ne ménage pas son appui lors des difficultés de tout ordre qui ne manquent pas de surgir : que mon patron le Professeur L. David trouve ici l'expression de ma profonde reconnaissance. Une autre condition, tout aussi importante, est de pouvoir travailler au sein d'une équipe cohérente dont les membres ne rechignent pas à confronter leurs points de vue et leurs résultats, et facilitent volontiers les tâches matérielles du travail quotidien : à des titres divers mes amis et collègues R. Ballesio, R. Combémoré, E. Debard, M. Hugueney, G. Latreille, H. Méon, C. Mourer-Chauviré, P. Mein, G. Truc, R. Vilain, B. Walter doivent être remerciés ici, comme MM. les Professeurs G. Demarcq (qui a accepté de faire partie de mon jury) et P. Elouard ; comme encore MM. J. Evin et A. Prieur, ingénieurs CNRS ; comme mon élève M. Faure dont l'aide discrète et efficace a été considérable ; comme Madame R. Miard, technicienne ; je n'aurai garde d'oublier M. A. Duivon, qui réalisa les dessins, M. G. Patricot à qui je dois une bonne part des photographies, Mesdames M. Le Hégarat, A. Armand et M. Guiraud qui ont assuré l'impression de ce travail ; je n'oublie pas non plus tous ceux, trop nombreux pour être cités nommément, qui participèrent à nos chantiers de fouilles. J'aurai encore à remercier tout particulièrement Madame J. Martin, professeur d'anglais, à qui je dois les résumés anglais de toutes mes publications ainsi que celui du présent travail.

Il me paraît évident que mon travail n'aurait pas existé sans l'aide financière du CNRS qui m'a permis de nombreux voyages d'étude ; je n'aurais, lors de ces voyages, pas pu faire grand chose sans les facilités de toute sorte qui m'ont été très libéralement accordées lorsque j'ai étudié les quelques 150 collections publiques et privées à partir desquelles j'ai travaillé, et c'est pour moi un agréable devoir de le dire ici : conservateurs et responsables de collections qui mirent à ma disposition toutes leurs richesses et m'installèrent avec prévenance pour les étudier, qui parfois n'ont pas craint de prendre le risque de m'envoyer leur matériel ; fouilleurs et chercheurs qui me confièrent les restes qu'ils avaient patiemment recueillis ; collègues spécialistes d'autres groupes zoologiques et de disciplines connexes, avec qui j'eus de nombreuses et fructueuses discussions, et dont je n'oublierai pas l'accueil souvent fraternel ; techniciens qui me firent profiter de leur savoir faire dans la préparation et le moulage des

pièces : je tiens à les remercier tous en espérant oublier aucun de ceux qui ont eu une incidence directe sur ma thèse ; on trouvera ci-dessous leurs noms regroupés selon les établissements auxquels ils appartiennent et les régions où ils sont installés. Je profite de l'occasion pour indiquer comment j'ai abrégé la désignation de l'établissement lorsque l'abréviation n'est pas évidente.

Région lyonnaise :

- Musée Guimet d'Histoire naturelle de Lyon (ML) : MM. J. Battetta, ancien préparateur en chef, R. Mourer et M. Philippe, assistants;
- Laboratoire de Zoologie de l'Université Claude Bernard : M. le Professeur R. Ginet, M. J. Mathieu, assistant.
- Laboratoire de Géologie des Facultés Catholiques de Lyon (Fac. Catho. Lyon) : M. l'Abbé Mouterde, directeur de recherche au CNRS.
- Direction des Antiquités préhistoriques Rhône-Alpes (Coll. Combier APRA) : MM. J. Combier, directeur, maître de recherche au CNRS, J. L. Porte et P. Ayroles, assistants.
- Collections particulières de MM. Billaud, Excoffier, du Docteur H. M. Laurent, de l'Ecole des Lazaristes de Lyon (où j'ai eu libre accès grâce à B. Méhier), du Grand Séminaire de Belley, du Lycée Agricole E. Herriot à Ciebeins, de MM. R. Desbrosse et G. Lhomme, préhistoriens.

Région parisienne :

- Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) : mes amis L. Ginsburg, sous-directeur, E. Heintz, maître de recherche au CNRS (tous deux ont bien voulu faire partie de mon jury), V. Eisenmann, chargé de recherche au CNRS, H. Thomas, attaché de recherche.
- Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) : M. le Professeur J. Anthony, M. F. Poplin, assistant.
- Musée de l'Homme : mon ami Y. Coppens, sous-directeur, qui m'intégra à son équipe de recherches en Afrique et fut à l'origine de mes missions et études en Ethiopie, au Kenya et en Tanzanie.
- Université P. et M. Curie à Paris (Univ. Paris) : M. B. Vandermeersch, maître-assistant, mon ami J. C. Rage, chargé de recherche au CNRS, M. J. C. Miskovsky et Madame J. Renault-Miskovsky, chargés de recherche.
- Collège de France : M. le Professeur A. Leroi-Gourhan, Madame Ar. Leroi-Gourhan, M. M. Girard, technicien-chercheur.
- Institut de Paléontologie humaine (IPH) : M. J. Bouchud, maître de recherche au CNRS.
- Musée des Antiquités Nationales à Saint-Germain-en-Laye (Mus. St. Germain) : M. H. Delporte, conservateur en chef.
- Direction des antiquités préhistoriques de la région parisienne (AP Paris) : M. Tarrête.
- Musée de Préhistoire de l'Ile-de-France à Nemours : M. J. B. Ray, conservateur.
- Musée français de la Spéléologie : M. P. Pallu, conservateur.
- Ecole Pratique des Hautes Etudes : M. F. Bourdier, professeur.

Ouest, Centre-Ouest et Val de Loire :

- Laboratoire d'Anthropologie, Préhistoire, Protohistoire et Quaternaire armoricains de l'Université de Rennes (Univ. Rennes) : M. le Professeur P. R. Giot, M. J. L. Monnier, assistant.
- Laboratoire de Zoologie de l'Université de Rennes : M. le Professeur Razet.
- Musée d'Histoire Naturelle de Nantes : Madame Baudoin, conservateur.

- Musée de Laval : Monsieur Vallée, conservateur.
- Musée d'Angers et Faculté Catholique d'Angers : M. le Docteur Gruet.
- Laboratoire de Paléontologie des vertébrés et paléontologie humaine de l'Université de Poitiers (Univ. Poitiers) : M. le Professeur C. Guth, M. M. Brunet, maître-assistant, et particulièrement mon ami M. Beden, chargé de recherche au CNRS.
- Direction des Antiquités préhistoriques à Poitiers (coll. Patte) : M. le Professeur E. Patte.
- Musée d'Histoire Naturelle de La Rochelle : M. Chanudet, assistant.
- Laboratoire du Peyrat à Villebois-Lavalette (Mus. Villebois-Lavalette) : feu Mademoiselle G. Henri-Martin, maître de recherche au CNRS.
- Musée de Chartres : matériel transmis par E. Heintz.
- Collections particulières de M. d'Aboville à Vimarcé et de M. Carpentier au Havre.

Sud-Ouest :

- Laboratoire de l'Institut du Quaternaire de l'Université de Bordeaux I (Univ. Bordeaux) : M. le Professeur F. Bordes, M. F. Prat, maître-assistant.
- Musée d'Histoire Naturelle de Bordeaux (Mus. Bordeaux) : M. le Professeur M. Vigneaux, directeur, Madame Lafond, secrétaire.
- Musée de la Mer à Biarritz : Madame Harambillet, chercheur.
- Musée d'Arudy : M. G. Laplace, maître de recherche au CNRS.
- Musée d'Histoire Naturelle de Toulouse (Mus. Toulouse) : Mademoiselle C. Sudre, conservateur.
- Laboratoire de Géologie de l'Université de Toulouse (Univ. Toulouse) : M. le Professeur Rey.
- Laboratoire de Géologie de l'Institut Catholique de Toulouse (Fac. Catho. Toulouse) : M. l'Abbé F. Crouzel, directeur.
- Direction des Antiquités préhistoriques de la région Midi-Pyrénées (AP Toulouse) : M. J. Clottes, directeur, et M. G. Simonet, assistant.
- Musée d'Histoire Naturelle de Foix : M. R. Simonet, conservateur.
- Musée de Bagnères de Bigorre : M. P. Mayoux, conservateur.
- Musée de Montauban : M. Cavailé, conservateur.
- Musée d'Agen : Mademoiselle A. M. Labit, conservateur.
- Musée Gaston Rapin à Villeneuve sur Lot : Madame C. Lanvin, conservateur.
- Collection particulière de M. A. Clot.

Sud et Sud-Est :

- Laboratoire de Paléontologie humaine et préhistoire de l'Université de Provence, centre Marseille-Saint Charles (Univ. Marseille) : M. le Professeur H. de Lumley, Directeur de recherche au CNRS, qui m'a confié le matériel de ses fouilles et m'intégra au programme de coopération franco-soviétique sur l'environnement de l'homme fossile, me permettant ainsi l'accès aux collections soviétiques, en particulier celles des Académies des Sciences de Moscou et de Tbilissi ; parmi les nombreux membres de son équipe je dois beaucoup à Madame M. A. de Lumley, Mademoiselle L. Meignen, MM. M. Dubar, J. P. Gerber, L. Jourdan et A. Tavoso.

- Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Provence à Marseille-Saint Charles : Mademoiselle F. Catzigras, professeur.
- Centre Universitaire de Marseille-Luminy (Univ. Marseille-Luminy) : M. E. Bonifay, maître de recherche au CNRS et Madame M. F. Bonifay, Chargée de recherche.
- Musée d'Histoire Naturelle de Marseille (Mus. Marseille) : M. F. Fabre, alors assistant, puis M. R. Jullien, conservateur.
- Musée de Perpignan : M. Bénét, assistant.
- Musée de Pézenas : M. Brumm, factotum.
- Laboratoire de Paléontologie de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier (Univ. Montpellier) : Monsieur le Professeur L. Thaler, M. J. Michaux, maître-assistant, M. J. L. Hartenberger, maître de recherche au CNRS, M. J. Y. Crochet, chargé de recherche au CNRS. Au Laboratoire de Botanique de la même Université, M. J. P. Suc, attaché de recherche au CNRS.
- Université de Nice : M. F. Irr, maître-assistant.
- Musée d'Histoire Naturelle de Nice : M. Bidart, assistant.
- Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco : M. L. Barral, conservateur, Mademoiselle S. Simone, assistant.
- Musée Requien d'Histoire Naturelle à Avignon : MM. L. Germand et Ledoux, anciens directeurs ; mon élève E. Crégut qui y est maintenant assistante.
- Musée Calvet d'Avignon : M. S. Gagnières, maître de recherche au CNRS, conservateur.
- Musée de Nîmes : M. J. Jeantet, conservateur, et Madame.
- Collection privée du Spéléo-Club de Cannes à laquelle j'ai eu accès grâce à M. Fuselier.
- Collections particulières de M. G. Maurin à Béziers, de M. A. Bonnet à Nîmes.

Est et Nord ;

- Laboratoire de Géologie de l'Université de Dijon (Univ. Dijon) : M. J. Chaline, maître de recherche au CNRS.
- Laboratoire de Géologie de l'Université de Besançon (Univ. Besançon) : mon ami M. Campy, qui outre le produit de ses fouilles me communiqua du matériel provenant de son laboratoire, du Musée de Montbéliard et de diverses collections privées.
- Laboratoire de Géologie de l'Université Louis Pasteur à Strasbourg (Univ. Strasbourg) : M. le Professeur J. C. Gall, M. A. Schaaf, assistant, Mademoiselle M. Wolf, conservateur des collections.
- Musée d'Histoire Naturelle de Strasbourg : M. J. J. Hatt, conservateur.
- Direction des Antiquités préhistoriques d'Alsace (AP Strasbourg) : M. A. Thévenin, directeur.
- Direction des Antiquités préhistoriques de Bourgogne : M. J. P. Thévenot, directeur.
- Collections particulières de MM. M. Vuillemeys à Lons-le-Saunier et R. Tomasson à Clérey.

Centre :

- Département des Sciences de la Terre de l'Université de Clermont-Ferrand (Univ. Clermont) : M. le Professeur P. Lapadu-Hargues.
- Musée Lecoq à Clermont-Ferrand : Madame Vivat, conservateur.
- Musée Crozatier au Puy-en-Velay (Mus. Le Puy) : M. R. Gounot, conservateur.

- Musée J. B. Rames à Aurillac : M. Delmont, conservateur.
- Madame le conservateur du Musée de Moulins.
- Musée E. Rupin à Brives : Mademoiselle M. R. Guillot.
- Musée de Roanne : M. J. Bornibus, conservateur.
- Musée de Millau : M. G. Costantini, conservateur.
- Musée Fenaille à Rodez : M. L. Balsan, conservateur.
- Musée National de préhistoire aux Eyzies (Mus. Les Eyzies) : M. J. Guichard, conservateur.
- Syndicat d'Initiative de Domme (SI Domme) : M. Burgat, président du SI.
- Collections particulières de Madame P. Andrieu à Tulle, de MM. P. Bout à Clermont-Ferrand, L. Tauran à Noailles.

Suisse :

- Naturhistorisches Museum à Bâle (Mus. Bâle) : M. le Docteur J. Hürzeler, ancien directeur de la section ostéologique, M. H. Schaefer, actuel directeur, M. B. Engesser, assistant.

République Fédérale d'Allemagne :

- Hessischer Landesmuseum à Darmstadt (Mus. Darmstadt) : M. le Docteur Heil, conservateur, M. le Docteur W. von Koenigswald, M. Weigelt, assistant.
- Niedersächsischen Landesamt für Bodenforschung à Hanovre (Inst. géol. Hanovre) : feu le Professeur O. Sickenberg.
- Musée Senckenberg à Francfort (Mus. Francfort) : M. le Docteur S. Rietschel, directeur de la section Géologie-Paléontologie.
- Musée de Karlsruhe : M. le Docteur G. Mayer, chercheur.
- Heimatmuseum à Minden (Mus. Minden) : M. le Docteur Bath, directeur.
- Universitäts-Institut für Paläontologie und historische Geologie, Munich (Mus. Munich) : Madame le Docteur F. Obergfell, chercheur.
- Staatliches Museum für Naturkunde à Stuttgart-Ludwigsburg : M. le Professeur K. D. Adam, MM. Bloss et Terzidis, assistants.
- Naturhistorisches Museum à Mayence (Mus. Mayence) : M. le Docteur Brüning, directeur, MM. Lippmann et Wadewitz, préparateurs.
- Université Johannes Gutenberg à Mayence (Univ. Mayence) : M. le Professeur H. Tobien (qui a bien voulu faire partie de mon jury), M. le Professeur K. H. Rothausen.
- Du matériel de l'Université de Cologne m'a été transmis par M. le Professeur K. Brunnacker et son élève M. P. Lanser.
- Du matériel provenant de diverses collections privées m'a été transmis par MM. P. Lanser et F. Poplin.

Belgique :

- Laboratoire de Paléontologie de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique à Bruxelles (Mus. Bruxelles) : Mademoiselle A. Dhondt, chercheur, M. L. Nuyts, préparateur.

- Laboratoire de Zoologie du même Musée : MM. Martin et Poche, préparateurs.
- Musée Royal de l'Afrique Centrale à Tervueren : M. le Docteur Thyss van den Audenaerde.

Pays-Bas :

- Zoological Museum, Université d'Amsterdam (Mus. Amsterdam) : M. W. Bergmans, assistant.
- Musée de Haarlem : M. le Docteur C. O. Van Regteren-Altena, directeur, et M. J. A. Klinker, préparateur.
- Rijksmuseum van Natuurlijke Historie a Leiden (Mus. Leiden) : M. le Docteur A. M. Husson, directeur ; M. Blom, préparateur.
- Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie à Leiden : M. le Docteur M. Freudenthal, chercheur, et M. H. Loose, assistant.
- Musée de Maastricht : M. le Docteur Montagne, directeur ; M. L. G. M. Boonen, assistant.
- Geologisch Instituut de l'Université d'Utrecht (Mus. Utrecht) : mon ami le Docteur P. Y. Sondaar, chercheur, et A. Van de Weerd, assistant.

Grande-Bretagne :

- Laboratoire de Géologie du British Museum (Natural History) (BMNH) : M. le Docteur A. J. Sutcliffe, directeur ; feu le Docteur W. R. Hamilton, chercheur.
- Laboratoire de Zoologie du British Museum (Natural History) MM les Docteurs Fraser, ancien directeur, Corbet, directeur, Mademoiselle J. E. King, Madame le Docteur J. Jewel, Monsieur le Docteur A. W. Gentry, chercheurs.
- Université de Cambridge (Mus. Univ. Cambridge) : MM. les Docteurs Lane (directeur du Sedgwick museum) et Joysey (directeur du laboratoire de zoologie) et mon ami C. P. Groves, alors membre du Duckworth Laboratory of Physical Anthropology.
- Université d'Oxford (Mus. Univ. Oxford) : M. le Docteur Edmonds, directeur du Musée, M. H. P. Powell, assistant.
- Powell Cotton Museum à Birchington : M. C. Powell-Cotton, directeur, M. L. R. Barton, conservateur.

Espagne :

- Musée du Séminaire Conciliaire de Barcelone : M. le Docteur Via, directeur.
- Musée de l'Institut Provincial de Paléontologie à Sabadell (Mus. Sabadell) : M. le Professeur M. Crusafont, directeur, Mademoiselle J. M. Golpe, assistant, M. J. Gibert, chercheur, et tout particulièrement mes amis J. Santafé (sous-directeur) et M. L. Casanovas (chercheur).
- Musée des Sciences naturelles à Madrid et collections du CSIC (Mus. Madrid) : M. le Professeur E. Aguirre, Madame M. T. Alberdi, M. Borja, chercheurs.
- Musée archéologique municipal de Madrid : M. le directeur.
- Ecole des Mines de Madrid : M. Quintero, directeur.

Italie :

- Musée Capellini de Bologne : M. le Professeur V. Vialli, directeur ; MM. A. Ferrari et G. Pasini, chercheurs.
- Musée de Ferrare : M. le Professeur P. Leonardi, directeur ; M. Sala, assistant.

- Musée de l'Université de Florence, Institut de Géologie et Paléontologie : M. le Professeur A. Azzaroli, directeur, Mademoiselle A. Berzi, MM. Torre et Ficarelli, chercheurs, et tout particulièrement mon ami C. de Giuli, chercheur, et sa femme.
- Musée de Parme, Institut de Géologie : M. le Docteur Pelozio, directeur ; M. S. Raffi, chercheur.
- Musée de Pavie, Institut Géologique de l'Université : M. G. Cantaluppi, chercheur.
- Musée de l'Université de Rome : M. le Docteur C. Petronio, conservateur ; M. et Madame Romei, M. A. Kotsakis, chercheurs.
- Musée de Sienne, Académie Physiocritique : M. le Docteur E. Giannini, directeur, MM. R. Fondi, assistant et A. Decandia, chercheur.
- Musée de Turin : M. C. Sturani, directeur, Madame Ferrero et M. Pavia, chercheurs.
- Collection particulière de M. Cusani Politi à Sienne.

U. R. S. S. :

- Musée de Paléontologie de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou : A. V. Sher, chercheur.
- Musée de Paléontologie de l'Académie des Sciences de Géorgie, Tbilissi; MM. L. K. Gabounya, directeur, et A. K. Vekoua, chercheur.

Kenya :

- National Museums of Kenya, Nairobi : M. R. Leakey, directeur, Madame Margaret Leakey, M. J. Harris, chercheur, M. L. C. Mulochi, préparateur.

Je ne serais pas complet si je ne rappelais pas les contraintes qu'une thèse fait subir aux proches et aux familiers de son auteur ; il faut une solide dose de patience pour supporter le manque évident de disponibilité de celui-ci. En ce qui me concerne, les encouragements ne me manquèrent pas, ni l'indispensable soutien moral ; je pense tout particulièrement à ma femme, qui ne me ménagea jamais son aide et sut aussi à l'occasion être une remarquable secrétaire.

RESUME :

Le présent travail concerne 24 espèces et environ 1200 gisements. Il comporte quatre parties :

La première partie est une étude des 5 espèces actuelles de rhinocéros : Diceros bicornis, Ceratotherium simum, Dicerorhinus sumatrensis, Rhinoceros unicornis et Rh. sondaicus. Ces espèces sont l'objet :

- d'une brève présentation avec un résumé de leur synonymie et un court historique.
- d'une étude d'anatomie comparée portant sur le crâne, la mandibule, la denture et le squelette post-crânien.
- d'une analyse des tendances évolutives dans l'espace et dans le temps, avec un rappel des données phylogénétiques.
- d'un exposé des grandes lignes de leur écologie et de leur éthologie.
- d'une recherche de leurs rapports avec les populations humaines.

Une conclusion rassemble tous ces éléments, qui seront ensuite appliqués analogiquement aux espèces fossiles ; l'ensemble des caractères anatomiques est résumé sous forme d'une néodiagnose de chacune des espèces ; des néodiagnoses de même type seront proposées pour les espèces fossiles.

Les trois autres parties concernent successivement le Miocène supérieur, le Plio-Villafran-
chien et le Pléistocène moyen à supérieur d'Europe occidentale ; elles sont conçues selon le même plan :

- le cadre biostratigraphique est défini par une succession de zones à mammifères ; à la suite des zones néogènes déjà connues, des zones quaternaires définies selon les mêmes principes et numérotées à la suite sont proposées ici ; la deuxième partie traite des zones 9 à 13, la troisième des zones 14 à 19 (les deux dernières zones sont nouvelles), la quatrième des zones 20 à 26 (toutes sont nouvelles).
- une revue des espèces existant en Europe occidentale pendant la période considérée donne pour chacune un bref historique et une synonymie très résumée ; ne sont pas oubliés les quelques restes d'origine incertaine et dont la détermination est douteuse. La deuxième partie présente Aceratherium (Aceratherium) tetradactylum, A. (A.) incisivum, A. (Alicornops) simorreense, Dicerorhinus sansaniensis, D. steinheimensis, D. schleiermachi, Diceros pachygnathus, Brachypotherium gr. brachypus-goldfussi, cf. Prosantorhinus sp. D ; la troisième partie présente Dicerorhinus megarhinus, D. miguelcruzafonti, D. jeanvireti et D. etruscus etruscus (les deux derniers étant regroupés dans le nouveau sous-genre Brandtorhinus) et une petite espèce laissée en nomenclature ouverte (sp. C) ; la quatrième partie présente Dicerorhinus etruscus brachycephalus, D. mercki, D. hemitoechus, Coelodonta antiquitatis et pose le problème d'Elasmotherium.
- une étude de l'anatomie comparée traite du crâne, de la mandibule, de la denture et du squelette post-crânien.
- une liste des gisements est donnée par ordre alphabétique ; chacun comporte un minimum d'informations bibliographiques et l'indication du matériel étudié ; un bon nombre de gisements sont inédits à des titres divers ; d'autres ne sont connus que par la littérature et les déterminations qui y ont été faites n'ont donc pu être vérifiées.
- une étude paléoécologique est fondée sur l'anatomie de chaque espèce et sur les faunes et les flores qui lui sont associées ; le biotope préférentiel est établi.
- une analyse des tendances évolutives des organes suit l'exposé de l'extension de chaque espèce dans l'espace et dans le temps ; elle débouche à l'occasion sur la définition de stades évolutifs ; quelques éléments de phylogénèse sont indiqués.

- un chapitre particulier à la quatrième partie considère les rapports des rhinocéros et des hommes du Paléolithique : chasse, industrie osseuse et représentations artistiques pariétales et mobilières,
- une conclusion propose pour chaque espèce une néodiagnose et résume les résultats obtenus. Dans la conclusion de la quatrième partie la nouvelle sous-espèce C. antiquitatis praecursor est définie.

Une conclusion générale rappelle que les rhinocéros constituent un bon exemple d'évolution qui fait d'eux un outil biostratigraphique efficace et un indicateur paléoécologique important.

ABSTRACT :

The present piece of work deals with 24 species and about 1200 sites. It is composed of four parts :

The first part is a study of the five existing species of rhinoceros : Diceros bicornis, Ceratherium simum, Dicerorhinus sumatrensis, Rhinoceros unicornis, Rhinoceros sondaicus. The aim is to deal with these species by :

- a short introduction with a summary of their synonymy and a brief historical account.
- a study of comparative anatomy based upon the skull, the mandible, the dentition and the post cranial skeleton.
- an analysis of evolutionary tendencies in space and time, recalling the fundamental phylogenetical ideas.
- an account of the broad outlines of their ecology and ethology.
- a research into their links with human populations.

All these elements, which may be analogically applied to fossil species, are then brought together in a conclusion. The whole of the anatomical characteristics are summarized in the form of a Neodiagnosis for each of the species : neodiagnoses of the same type will be suggested for the fossil species.

The last three parts are successively concerned with the Upper Miocene, the Plio-Villafranchian and the Middle to Upper Pleistocene of western Europe. They are conceived under the same structure :

- the biostratigraphical framework is defined by a succession of mammal zones ; following the already known neogene zones I suggest quaternary zones defined according to the same principles and numbered after. The second part deals with the zones 9 to 13, the third deals with the zones 14 to 19 (the last two zones are new), the fourth deals with the zones 20 to 26 (all the zones are new),
- a review of the species existing in Western Europe during the period under consideration gives for each species a brief historical account and a condensed synonymy. I shall recall, when the opportunity arises, what we know about the few remains of uncertain origins and doubtful determination. The second part is about Aceratherium (Aceratherium) tetradactylum, A. (A.) incisivum, A. (Alicornops)

simorreense, Dicerorhinus sansaniensis, D. steinheimensis, D. schleiermacheri, Diceros pachygnathus, Brachypotherium gr. brachypus-goldfussi, cf. Prosantorhinus sp. D. The third part is about Dicerorhinus megarhinus, D. miguelcrusafonti, D. jeanvireti and D. etruscus etruscus, (the last two being re-grouped under the new subgenus Brandtorhinus) and a small species which I leave in open nomenclature (sp. C). The fourth part is about Dicerorhinus etruscus brachycephalus, Dicerorhinus mercki, D. hemitoechus, Coelodonta antiquitatis and poses the problem of Elasmotherium,

- a study of comparative anatomy deals with the skull, the mandible, the dentition and the post cranial skeleton,

- a list of sites is given in alphabetical order ; each comprises a minimum of bibliographical information and data of the material that I have seen ; many of these sites are new, for various reasons, others are only known to me through literature and therefore I have not been able to check the determinations which have been made upon them,

- a paleoecological study is based on the anatomy of each species and on the fauna and flora associated with it ; the preferential biotope is established,

- an analysis of the evolutionary tendencies of the organs follows the account of the spreading of each species in space and time. When the opportunity arises, it leads to the definition of evolutionary stages. Some elements of phylogenesis are indicated.

- a special chapter in the fourth part considers the relationships between rhinoceroses and men of the Paleolithic period, for example hunting, bone industry, cave art and movable drawings.

- the conclusions proposes a neodiagnosis for each species and summarizes the obtained results. In the conclusion of the fourth part the new subspecies Coelodonta antiquitatis praecursor is defined.

The general conclusion brings to mind the fact that the rhinoceros is a good evolutionary example which makes them an efficient biostratigraphical tool and an important paleoecological indicator.

ZUSAMMENFASSUNG :

Die vorliegende Arbeit betrifft 24 Arten und ungefähr 1200 Fundstellen. Sie setzt sich aus vier Teilen zusammen :

Der I. Teil besteht in einer Bearbeitung der 5 aktuellen Nashorn-Arten : Diceros bicornis, Ceratotherium simum, Dicerorhinus sumatrensis, Rhinoceros unicornis und Rh. sondaicus. Diese Arten bilden den Gegenstand folgender Beobachtungen :

- kurze Darstellung mit einer Zusammenfassung ihrer Synonymie-Liste und kurze geschichtliche Beschreibung,

- Bearbeitung der vergleichenden Anatomie, die sich mit dem Schädel, Unterkiefer, Gebiss und den Extremitätenresten befasst,

- Analyse des Evolutionsprozesses in Zeit und Raum, mit einem Verweis auf die phylogenetischen Verschiebungen,
- Darlegung der Grundzüge ihrer Oekologie und Ethologie,
- Ermittlung ihrer Beziehungen zur menschlichen Bevölkerung.

Eine Schlussfolgerung vereinigt alle diese Punkte, die, ähnlich, für die fossilen Arten verwendet werden können; die Gesamtheit der anatomischen Eigenschaften wird in Form einer Neodiagnose für jede Art zusammengefasst; Neodiagnosen gleicher Art werden für die fossilen Arten vorgeschlagen.

Die 3 letzten Teile betreffen nacheinander das Obermiozän, das Plio-Villafranchium und das mittlere und obere Pleistozän von West-Europa; sie sind nach demselben Plan verfasst:

- der biostratigraphische Zusammenhang wird durch eine Aufeinanderfolge von Säugetierzonen erklärt; im Anschluss an die bereits bekannten neogenen Zonen, schlage ich Quartärzonen vor, die nach denselben Grundsätzen bestimmt und daran anschliessend numeriert sind; der 2. Teil behandelt die Zonen 9 bis 13, der 3. Teil die Zonen 14 bis 19 (die beiden letzten Zonen sind neu), der 4. Teil die Zonen 20 bis 26 (sie sind alle neu);
- ein Bestandsverzeichnis der in West-Europa, im Verlaufe des berücksichtigten Zeitabschnittes, vorkommenden Arten gibt für jede von ihnen eine kurze geschichtliche Beschreibung und eine sehr zusammenfassende Synonymie-Liste; ich verweise bei Gelegenheit auf das, was über einige Reste unbestimmter Herkunft bekannt ist und deren Bestimmung zweifelhaft ist. Der 2. Teil stellt die folgenden Arten vor: Aceratherium (Aceratherium) tetradactylum, A. (A.) incisivum, A. (Alicornops) simorreense, Dicerorhinus sansaniensis, D. steinheimensis, D. schleiermachersi, Diceros pachygnathus, Brachypotherium gr. brachypus-goldfussi, cf. Prosantorhinus sp. D; der 3. Teil stellt Dicerorhinus megarhinus, D. miguel-crasafonti, D. jeanvireti und D. etruscus etruscus vor (die beiden letzten Arten sind in der neuen Untergattung Brandtorhinus umgruppiert) und eine kleine Art, die ich in offener Nomenklatur belasse (sp. C.); der 4. Teil stellt Dicerorhinus etruscus brachycephalus, D. mercki, D. hemitoechus, Coelodonta antiquitatis vor und wirft das Problem von Elasmotherium auf;
- eine Bearbeitung der vergleichenden Anatomie behandelt Schädel, Unterkiefer, Gebiss und Extremitätenreste;
- ein Verzeichnis der Fundstellen wird in alphabetischer Reihenfolge gegeben; jede Fundstelle enthält eine Mindestzahl an bibliographischen Informationen und die Angabe des von mir dort gesichteten Materials; viele Fundstellen sind aus verschiedenen Gründen unveröffentlicht; andere sind mir nur aus der Literatur bekannt und ich konnte folglich die dort gemachten Bestimmungen nicht überprüfen;
- eine paläoökologische Bearbeitung beruht auf der Anatomie jeder Art und auf der Tier- und Pflanzenwelt, die ihr angeschlossen sind; der bevorzugte Biotop wird begründet;
- eine Untersuchung des Evolutionsprozesses der Organe folgt dem Bericht über die Ausdehnung jeder Art in Zeit und Raum; sie lässt sich bei Gelegenheit über die Bestimmung von Evolutionsstadien aus; einige Bestandteile der Phylogenese sind angegeben;
- ein besonderer Abschnitt im 4. Teil berücksichtigt die Beziehungen der Nashörner und der Menschen des Paläolithikums: Jagd, Knochenverarbeitung und Felskunst;
- eine Schlussfolgerung schlägt für jede Art eine Neodiagnose vor und fasst die erhaltenen Resultate zusammen. In der Schlussfolgerung des 4. Teils wird die neue Unterart C. antiquitatis praecursor bestimmt.

Eine Gesamt-Schlussfolgerung erinnert daran, dass die Nashörner ein gutes Evolutionsbeispiel bilden, das ein wirksames, biostratigraphisches Werkzeug und einen wichtigen, paläoökologischen Anzeiger aus ihnen macht.

РЕЗЮМЕ

Настоящая работа касается 24 видов и около 1.200 месторождений. Книга состоит из четырёх частей:

Первая часть представляет собой исследование пяти существующих в настоящее время носорогов : *Diceros bicornis* , *Ceratotherium simum* , *Dicerorhinus sumatrensis* , *Rhinoceros unicornis* и *Rh. sondaicus* . По каждому из этих видов :

-представлено краткое историческое рассмотрение с резюмированной синонимикой ;

-произведено сравнительное изучение анатомии черепа, нижней челюсти, зубов и затылочной части черепа ;

-проанализированы тенденции эволюции во времени и пространстве с упоминанием филогенетических данных ;

-основные черты их экологии и этологии ;

-изучены их связи с человеком.

В заключение обобщены все эти данные, которые могут быть приложены по аналогии ко всем видам ископаемых ; совокупность анатомических черт резюмирована в виде неодиагностики по каждому из видов ; неодиагностики подобного типа могут быть предложены для изучения ископаемых.

Три последние части касаются последовательно изучения высшего миоцена, плио-виллафранского и средно-высшего плейстоцена западной Европы. Эти части построены по одному и тому же плану :

-биостратиграфические рамки определены чередованием зон, где обитают млекопитающие , после неогеновых уже известных зон, предлагаюсь изучение зон четвертичного периода по тому же принципу и по следующей нумеротацией , вторая часть касается зон с 9 по I3, третья -зон I4 по I9 (два остальные - новые) , четвёртая - зон с 20 по 26 (все новые).

при перечислении существующих видов носорогов в западной Европе в течение рассматриваемого периода дается для каждого из видов исторический очерк и сокращенная синонимика , с связи с этим, хочу напомнить о том, что существуют несколько видов ископаемых, происхождение которых не установлено точно и определение которых подлежит сомнению. Во второй части представлены *Aceratherium (Aceratherium) tetradactylum*, *A. (A.) incisivum*, *A. (Alicornops) simorreense*, *Dicerorhinus sansaniensis*, *D. steinheimensis*, *D. schleiermachi*, *Diceros pachygnathus*, *Brachypotherium gr. brachypus - goldfussi*, cf. *Prosantothinus* sp. D ;

во третьей части представлены

Dicerorhinus megarhinus, *D. miguelcrusafonti*, *D. jeanvireti*

и *D. etruscus etruscus* (два последние из них перегруппированы в новую подгруппу *Brandtorhinus*), а небольшой не часто встречающийся вид я оставляю без определенной группы (*sp. C*); в четвертой части представлено *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*, *D. mercki*, *D. hemitoechus*, *Coelodonta antiquitatis* и ставится вопрос об *Elasmo-therium*;

под сравнительным углом изучается анатомия черепа, нижней челюсти, зубов и затылочного скелета;

-представлены места обитаний в алфавитном порядке, каждому из них прилагается краткая библиографическая информация с указанием тех материалов которые я использовал, довольно число мест обитаний ещё не изучены по разным причинам, а другие мне известны только посредством литературы и не мог их проверить настолько они достоверны;

-палеоэкологическое исследование основано на анатомии каждого вида с учётом соответствующего им природного окружения, установлен преференциальный биотоп;

-анализ тенденций эволюции органов представлен в рассмотрении каждого вида в развитие во время и пространство, он приводит, если представится случай, к определению эволютивных стадий, намечены некоторые данные во филогенетической области;

-особенный раздел четвертой части касается отношений палеолитических людей к носорогам: охоты, коственной промышленности, художественных фигураций на пещерных стенках и пр.

-в заключение предлагается за каждый вид неодиагностика и полученные результаты резюмируются. В заключении четвертой части определён новый подвид *C. antiquitatis praecursor*.

В окончательном разделе автор напоминает о том, что носороги могут служить хорошим примером на плане эволюционного развития. Поэтому можно смотреть на них, как на успешное биостратиграфическое орудие и важный палеоэкологический индикатор.

INTRODUCTION

A la fin de l'année 1965 j'avais terminé ma thèse de Doctorat de spécialité et le choix d'un sujet de thèse d'Etat se posa ; je souhaitais continuer l'étude des mammifères de grande taille, objet d'un intérêt passionné remontant à mon enfance. Le professeur L. David me demanda de rechercher un sujet qui soit à la fois fécond du point de vue biostratigraphique, valable en fonction des collections lyonnaises et inédit à l'échelle au moins européenne. L'idée d'une étude des rhinocéros fossiles d'Europe occidentale depuis le Miocène terminal jusqu'au Quaternaire est née d'une suggestion de E. Heintz et a bénéficié de l'appui total et immédiat du professeur L. David.

Je pus constater très vite que si de très nombreux auteurs avaient peu ou prou effleuré le sujet, aucune synthèse détaillée n'avait été publiée depuis les travaux, certes fondamentaux mais bien vieillis, de G. Cuvier (1834) et H. M. D. de Blainville (1839-1864). Aucun travail systématique n'était en cours à notre connaissance dans le domaine ouest-européen ; les collections lyonnaises renfermaient un très riche matériel, soigneusement récolté depuis l'époque des professeurs Jourdan, Depéret, Roman, Mayet, Viret, et sans cesse enrichies par l'activité de nos chantiers de fouilles. Enfin de nombreux chercheurs, paléontologistes, préhistoriens ou géologues de terrain étaient prêts à mettre à ma disposition leurs découvertes personnelles. L'extension spatiale de mes recherches pouvait correspondre à l'ensemble de l'Europe occidentale et j'y avais toutes facilités d'accès. Leur extension temporelle pouvait être délimitée pour sa limite inférieure par le grand changement faunique marquant le "Pontien" tel qu'on le concevait à l'époque, sa limite supérieure étant fixée par la fin du Würm.

Une recherche bibliographique préliminaire me montra rapidement que des rhinocéros avaient été très fréquemment signalés en Europe occidentale dans les gisements mio-plio-quaternaires mais qu'il régnait un désordre invraisemblable dans leur détermination et même dans la définition des différentes espèces. Les déterminations justifiées, souvent contradictoires, portaient presque exclusivement sur les dents jugales supérieures, parfois sur un nombre restreint de crânes. Sans même tenir compte de leur définition, le nombre des espèces en cause et leur synonymie variait selon les auteurs. Aucune méthodologie n'était publiée et l'anarchie était de règle dans la manière de prendre les mesures d'une pièce ostéologique ou odontologique. Les éléments du squelette post-crânien n'étaient en général ni décrits, ni même déterminés. Enfin le nombre des éléments cités en tant que matériel de comparaison, aussi bien actuel que fossile, était tout simplement ridicule : rarement plus d'une ou deux pièces, de provenance géographique parfois lointaine lorsqu'elle était définie *) et dont les mesures étaient le plus souvent copiées sur des auteurs plus anciens qui n'ont jamais expliqué leur technique de mensuration.

*) Combien de restes de rhinocéros laineux d'Europe occidentale ont été comparés à quelques pièces homologues récoltées en Chine, alors que certains instituts européens regorgent de matériel local.

Restait enfin à circonscrire le problème du matériel actuel ; le squelette post-crânien n'était pas plus connu que pour les fossiles et se révéla même plus rare pour certaines espèces. Il m'est toujours apparu que le paléontologiste devait se référer systématiquement aux espèces actuelles, ce qui est tout simplement l'application du célèbre "principe des causes actuelles" de C. Lyell. J'ai donc commencé par étudier à fond les espèces actuelles, de façon à établir une méthodologie applicable aux espèces fossiles ; j'ai mis au point ainsi des techniques de mesure, j'ai recherché et mis en évidence les critères qualitatifs (morphologiques) et quantitatifs (biométriques) permettant de définir chaque espèce à partir de chaque pièce anatomique. J'ai relevé le maximum d'informations de type écologique et éthologique pouvant s'appliquer directement des espèces actuelles aux espèces fossiles ; j'ai enfin tenté de pallier la pauvreté de nombreuses collections en en visitant le plus grand nombre possible.

Première Partie

**ÉTUDE COMPARATIVE DES RHINOCÉROS ACTUELS
AVEC MISE AU POINT D'UNE MÉTHODOLOGIE
APPLICABLE AUX RHINOCÉROS FOSSILES**

GENERALITES SUR LES RHINOCEROS ACTUELS

On connaît à l'heure actuelle 5 espèces de rhinocéros réparties entre 4 genres tous regroupés dans la famille des Rhinocerotidae. Ce sont :

Diceros bicornis, le rhinocéros noir africain

Ceratotherium simum, le rhinocéros blanc africain

Dicerorhinus sumatrensis, le petit rhinocéros bicorne d'Asie

Rhinoceros unicornis, le grand unicomne des Indes

Rhinoceros sondaicus, le petit unicomne d'Asie.

A partir du niveau de la sous-famille le cadre systématique des rhinocéros actuels a fait l'objet de nombreuses discussions. Si presque tous les auteurs sont d'accord pour ranger d'une part Diceros et Ceratotherium, d'autre part Rhinoceros, dans deux sous-familles différentes, ils se sont divisés pour classer Dicerorhinus : G. G. Simpson (1945), E. Bourdelle (1955), J. Viret (1958) le regroupent avec les genres africains parmi les Dicerorhininae, alors que R. I. Pocock (1944) et C. P. Groves (1967 b) le placent dans les Rhinocerotinae. Notons la récente tentative de K. Heissig (1972) mettant tous les genres actuels dans la seule tribu des Rhinocerotini, rattachée à une seule sous-famille, et qui me paraît pêcher par excès de simplisme. Certains auteurs, à la suite de E. Wüst (1922), T. Ringström (1924) et F. E. Zeuner (1934) rangent Dicerorhinus à part et distinguent donc trois sous-familles de rhinocéros actuels, les Dicerotinae, les Dicerorhininae et les Rhinocerotinae ; c'est d'après les différences anatomiques que j'ai pu observer la solution qui me paraît la plus logique et c'est donc celle que j'ai adoptée. Le cadre systématique général pour les rhinocéros actuels et pour les genres fossiles du Miocène terminal au Pléistocène d'Europe occidentale est donc le suivant :

ordre Perissodactyla

sous-ordre Ceratomorpha WOOD, 1937

superfamille Rhinocerotoidae GILL, 1872

famille Rhinocerotidae OWEN, 1845

- sous-famille Aceratheriinae DOLLO, 1885

Aceratherium KAUP, 1832 (pris au sens large), Miocène terminal d'Europe.

- sous-famille Teleoceratinae HAY, 1902

Brachypotherium ROGER, 1904, Miocène terminal européen

Chilotherium RINGSTROM, 1924, Miocène terminal européen

- sous-famille Dicerotinae (= Dicerinae, OSBORN)

Diceros GRAY, 1821, Miocène terminal européen et Actuel en Afrique

Ceratotherium GRAY, 1867, Actuel, Afrique

- sous-famille Dicerorhininae SIMPSON, 1945 (= Dicerorhinae OSBORN)
 - Dicerorhinus GLOGER, 1841, Mio-Plio-Quaternaire d'Europe et actuel en Asie
 - Coelodonta BRONN, 1831, Pléistocène européen
- sous-famille Rhinocerotinae GRAY, 1821
 - Rhinoceros LINNE, 1758, actuel en Asie
- sous-famille Elasmotheriinae DOLLO, 1885
 - Elasmotherium FISCHER, 1808, Pléistocène européen.

Les 5 espèces actuelles sont très inégalement représentées par l'effectif global, l'importance de l'aire de distribution et le nombre des sous-espèces :

Diceros bicornis (LINNE, 1758), dit "rhinocéros noir" par opposition à l'autre espèce africaine, et "spitzmaulnashorn" par les auteurs allemands pour sa lèvre supérieure pointue, occupe en Afrique un vaste territoire s'étendant de l'Ethiopie à l'Afrique du Sud et de la Somalie au Tchad, à la République Centre-africaine et au Zaïre. Les travaux de A. T. Hopwood (1939), L. Zukowsky (1964) et surtout de C. P. Groves (1967) ont permis de subdiviser l'espèce en 7 sous-espèces avec de nombreux transiants, l'ensemble constituant un cline et présentant tous les intermédiaires entre certains individus plutôt petits et les individus vraiment gigantesques de la sous-espèce type :

- D. bicornis bicornis habitait la région du Cap.
- D. bicornis chobiensis ZUKOWSKY, 1964 se trouve en Angola
- D. bicornis minor (DRUMMOND, 1876) occupe l'Afrique orientale et sud-orientale
- D. bicornis michaeli ZUKOWSKY, 1964 se rencontre au Kenya et en Tanzanie
- D. bicornis brucii (LESSON, 1842) vit en Ethiopie et Somalie
- D. bicornis ladoensis ZUKOWSKY, 1964 a été défini en Afrique nord-orientale
- D. bicornis longipes ZUKOWSKY, 1949, d'Afrique occidentale (Tchad).

Le rhinocéros noir est de très loin, et malgré un braconnage croissant (Laurent & Guérin, 1974), l'espèce de rhinocéros la plus nombreuse à l'heure actuelle, mais elle est en danger et la sous-espèce type a été exterminée rapidement. L'habitus de l'espèce est bien connu ; la hauteur au garrot varie de 1,30 à 1,75 m, pouvant dépasser 2 m chez D. bicornis bicornis et D. bicornis chobiensis ; la longueur corporelle peut dépasser 3,60 m, et le poids 1500 kg à 2500 kg. Le biotope est varié, de la savane à la steppe à épineux en passant par la forêt de montagne (Guggisberg, 1966).

Ceratotherium simum (BURCHELL, 1817), dit rhinocéros blanc ou camus - le premier de ces noms vernaculaires viendrait d'une interprétation erronée de wide en white - a fait l'objet en 1972 d'une synthèse précise et concise par C. P. Groves. Il est souvent considéré comme le plus grand des rhinocéros actuels mais ce n'est pas totalement exact, en tout cas pas pour le squelette des membres : la hauteur au garrot peut atteindre 2 m, la longueur 4,50 m et le poids 3,5 tonnes, mais certains D. bicornis et certains grands unicornes des Indes sont plus hauts sur pattes. On lui reconnaît deux sous-espèces actuelles :

- C. simum simum d'Afrique australe
- C. simum cottoni LYDEKKER, 1908, du Zaïre, du Soudan, de l'Ouganda, du Tchad et de la République Centre-africaine.

L'aire de distribution de l'espèce est nettement disjointe. Une chasse intensive a éliminé en moins d'un siècle de nombreuses populations et l'espèce n'a pu être sauvée que grâce à une protection très stricte et à des repeuplements. Le biotope est la prairie et la savane ouverte.

Dicerorhinus sumatrensis (FISCHER, 1814), le petit bicolore asiatique, est considéré comme le plus primitif des rhinocéros actuels ; c'est le dernier représentant d'un genre qui fut très répandu au Néogène et au Quaternaire en Europe, en Asie et même en Afrique. C. P. Groves (1967 b) distingue trois sous-espèces actuelles :

- D. sumatrensis sumatrensis de Sumatra, de Malaisie et peut-être aussi du Viêt-Nam ;
D. sumatrensis niger (GRAY, 1873) de Malaisie, distingué par C. P. Groves en 1964, ne serait qu'un synonyme d'après son travail de 1967.
- D. sumatrensis harrissoni (GROVES, 1965) de Bornéo.
- D. sumatrensis lasiotis BUCKLAND, 1872, de Birmanie du Nord, de l'Assam et du Bangladesh.

D. sumatrensis est de relativement petite taille : 1,20 à 1,40 m au garrot et environ 2,75 m de long (Guggisberg, 1966) ; c'est un habitant de la forêt marécageuse de plaine qui s'aventure volontiers dans la forêt de montagne. Une chasse intensive l'a amené au bord de la disparition.

Rhinoceros unicornis LINNE, 1758 est le grand unicorne des Indes (le synonyme le plus fréquent est Rh. indicus). C'est un très grand animal pouvant dépasser 2 m au garrot et 3,80 m de long (Guggisberg, 1966) ; son poids doit avoisiner 3 tonnes. Il vit préférentiellement dans la prairie plus ou moins marécageuse. Une chasse incontrôlée (festivité traditionnelle de l'Inde féodale puis coloniale, organisée à dos d'éléphant) a réduit son aire de distribution à quelques points de l'Assam et du Népal. L'espèce ne comprendrait qu'une seule sous-espèce actuelle (Groves, 1971).

Rhinoceros sondaicus DESMAREST, 1822 est le petit unicorne d'Asie, dit aussi Rhinoceros de Java (le synonyme le plus fréquent est Rh. javanus). C'est cependant un animal de taille moyenne à grande : selon A. Hoogerwerf (1970, p. 74-75) il atteindrait 1,75 m au garrot ; le seul individu jamais pesé, un vieux mâle, accusait 2280 kg. Fréquentant les mêmes biotopes de forêt dense, côtière ou montagneuse, que D. sumatrensis, son aire de distribution est très semblable, en dehors du fait notable qu'il n'existerait pas à Bornéo tandis que D. sumatrensis est absent de Java. Il n'y aurait que trois sous-espèces actuelles :

- Rh. sondaicus sondaicus, de Java
- Rh. sondaicus floweri GRAY, 1867 de Sumatra
- Rh. sondaicus inermis LESSON, 1840 des îles du delta du Gange.

Faute de matériel de comparaison les populations signalées sporadiquement en Malaisie, en Indochine et au Bhoutan n'ont pas pu être rattachées à l'une ou l'autre de ces sous-espèces (Groves, 1967 b).

Victime d'une chasse intensive et d'un braconnage sans limites l'espèce toute entière paraît totalement exterminée sauf dans la réserve d'Ujung-Kulong à Java (Hoogerwerf, 1970) et sauf peut-être en Indochine (Guérin & Mourer, 1969).

Le problème de la survie des rhinocéros à la fin du XXe siècle est donc tout particulièrement aigu. Seul D. bicornis compte encore une population nombreuse ; C. simum et Rh. unicornis ne sont plus présents que dans quelques réserves où ils bénéficient d'une protection totale bien que parfois plutôt théorique ; D. sumatrensis n'occupe plus qu'un habitat très diffus dans son aire de répartition originelle ; Rh. sondaicus est au bord de l'extinction. Il est cependant nécessaire de nuancer ce bilan pessimiste : là où la protection est effective les rhinocéros se reproduisent en nombre et le repeuplement se fait vite, de récentes constatations en Afrique australe l'ont démontré. Les recensements de populations sont toujours imprécis, surtout pour les espèces forestières, et les chiffres publiés, souvent délibérément faussés n'ont aucune valeur scientifique. Enfin et ce n'est pas la moindre raison d'espérer, les deux espèces africaines et le grand unicorn des Indes se reproduisent parfaitement en captivité depuis que leur comportement sexuel a été élucidé : l'accouplement précédé et suivi d'un violent combat entre les deux partenaires avait été empêché au maximum par les directeurs de parcs zoologiques qui en ignoraient les modalités et qui craignaient la perte de pensionnaires de très grande valeur financière. Cependant, à l'heure où j'écris, aucun parc zoologique au monde ne renferme de Dicerorhinus sumatrensis ou de Rhinoceros sondaicus. L'anecdote de la découverte récente du comportement sexuel des rhinocéros me paraît significative de l'insuffisance de nos connaissances sur les rhinocéros actuels (et a fortiori fossiles !). L'écologie et l'éthologie des espèces asiatiques sont encore en grande partie mystérieuses, on connaît mal les limites exactes des aires de répartition de toutes les espèces, on ignore même s'il existe effectivement des rhinocéros au niveau de la frontière sino-indochinoise ou dans la forêt équatoriale africaine. Nous allons pouvoir constater que cette insuffisance des connaissances règne également au niveau de l'ostéologie : les tableaux comparatifs de mesures des pièces squelettiques montrent que pour 4 des 5 espèces actuelles le nombre d'exemplaires trouvés en collection n'est en général pas suffisant pour réaliser une étude de biométrie statistique aussi précise que souhaitable.

**ANATOMIE COMPAREE DES RHINOCEROS ACTUELS ;
ETUDE DU CRANE, DE LA DENTURE ET DU SQUELETTE POST-CRANIEN ;
MISE AU POINT D'UNE METHODOLOGIE**

L'anatomie comparée osseuse et dentaire des rhinocéros actuels, compte non tenu de quelques travaux préliminaires datant de la deuxième moitié du dix-septième siècle, dont l'extrême simplisme paraît aujourd'hui complètement dépassé et qui ne présentent plus qu'un intérêt historique, a été étudiée exhaustivement d'abord par G. Cuvier puis par H. M. D. de Blainville. Ce sont à ma connaissance les seules études à caractère général qui aient jamais été faites, et encore portent-elles sur un très petit nombre d'individus. D'assez nombreux travaux virent le jour par la suite mais ne traitent que de points de détail : portion tubéreuse de l'os tympanique et disposition du vomer par W. H. Flower (1876) ; dents jugales supérieures et crêtes ptérygoïdiennes par R. I. Pocock (1944) ; description dans un style très "médecine du dix-neuvième siècle" de la musculature d'une espèce par F. E. Beddard & F. Treves (1889) mais sans précisions quant aux insertions musculaires ; tentative par F. E. Zeuner (1934) de mise au point d'un système de mensurations angulaires des crânes, qui permettrait aussi de mettre en évidence les différents modes de vie ; citons encore un travail touffu de L. Zukowsky (1964) fondé surtout sur l'habitus d'une des espèces africaines, une brève étude de S. Chakraborty (1972) portant sur les crânes des espèces asiatiques contenus dans la principale collection indienne, enfin une très récente publication de H. Loose (1975) contenant une série de mensurations angulaires des crânes des trois espèces actuelles bicornes existant dans les collections hollandaises et londoniennes, mais dépourvue de toute conclusion en dehors de quelques remarques sur l'allure du pseudo-méat auditif externe. Une notable exception est constituée par les travaux de zoologie systématique de C. P. Groves (1967 a et b, 1971, 1972) visant par des études de biométrie crânienne à mettre au point à partir d'individus de provenance bien repérée une définition précise des diverses sous-espèces, mais ne tenant guère compte de la denture ni du squelette post-crânien. Je ne connais pas de travaux portant sur l'anatomie de certaines parties du crâne (la fosse orbito-temporale par exemple dont les différents éléments osseux et même la simple nomenclature des foramens n'ont jamais été établis) ; les mensurations publiées sont peu nombreuses et les auteurs n'expliquent presque jamais la manière dont elles ont été prises.

Compte tenu d'une part de cette incertitude majeure et d'autre part de la variabilité dans la prise des mesures due au "coefficient personnel" de chaque auteur, j'ai donc décidé de n'utiliser rigoureusement que mes propres mesures, toutes mises au point à partir des crânes, mandibules, dents et os des rhinocéros actuels. Toutes mes mesures sont, sauf exception, prises au pied à coulisse ; de très nombreux essais à partir du même matériel, remesuré à plusieurs années d'intervalle et dans des conditions différentes, m'ont montré que mon erreur normale était de l'ordre de 0,5 à 1 mm. Pour chaque pièce anatomique toutes mes mesures sont regroupées, espèce par espèce en tableaux synthétiques donnant la moyenne arithmétique, les extrêmes observés, le nombre des observations, l'écart-type et le coefficient de variation v ; ces deux dernières valeurs sont calculées selon les indications données dans l'ouvrage de G. G. Simpson, A. Roe & R. C. Lewontin (1960) :

$$\text{variance} : \frac{\int f(x - \bar{x})^2}{n - 1} \qquad \text{écart-type} : \sqrt{\text{variance}}$$

$$v = \frac{100 \times \text{écart-type}}{x}$$

Sauf pour les crânes, les mandibules et les dents dont le nombre entraînerait une surcharge trop importante des tableaux, il est précisé pour chaque pièce anatomique, tant actuelle que fossile, le lieu de conservation du matériel étudié et le nombre d'individus étudiés dans chacun de ces lieux.

Lorsque j'ai dû comparer deux échantillons, j'ai utilisé chaque fois que le matériel le permettait par son abondance le test *t* de Student. J'ai utilisé ce test *t* de la même manière que C. Mourer-Chauviré qui, dans son travail de 1975, a rappelé qu'outre la formule classique, il existe des formules simplifiées lorsque l'un des échantillons comprend moins de 30 individus, ou bien lorsqu'il s'agit de comparer un échantillon isolé à une population donnée ; je ne reviendrai donc pas sur ces formules ni sur leurs équivalences avec l'analyse de variance et le test *F* (Mourer-Chauviré, 1975, p. 18-20).

Tous mes calculs statistiques ont été réalisés à l'aide d'une calculatrice Olivetti Programma P 602.

1. LE CRANE

Les crânes de rhinocéros actuels sont beaucoup plus fréquents en collection que le reste du squelette et ils ont fait l'objet de l'essentiel des études ostéologiques. J'ai donc commencé par étudier en priorité le squelette post-crânien, mais sans toutefois les négliger. En effet, s'ils sont assez rarement rencontrés à l'état fossile, ils sont relativement sur-représentés dans les collections où ils constituent des éléments privilégiés soigneusement conservés depuis des décennies ; de plus, pour des raisons taphonomiques assez obscures, certaines localités ont livré un nombre appréciable de crânes fossiles, comme le gisement villafranchien supérieur de Senèze (Haute-Loire, France) où 17 crânes de Dicerorhinus etruscus ont été recueillis ou comme le gisement würmien ancien d'Hofstade (région de Malines, Belgique) où au moins 19 crânes de Coelodonta antiqunitatis ont été découverts.

J'ai donc étudié comme matériel craniologique actuel, sans tenir compte de quelques crânes juvéniles :

<u>D. bicornis</u>	: 53 crânes adultes ou subadultes
<u>C. simum</u>	: 29
<u>D. sumatrensis</u>	: 26
<u>Rh. unicornis</u>	: 15
<u>Rh. sondaicus</u>	: 27

C'est à partir de ce matériel que j'ai recherché les différents caractères qualitatifs utilisables pour la reconnaissance des espèces, que j'ai déterminé les caractères quantitatifs les plus utiles en mettant au point les différentes mesures et en établissant leurs principales caractéristiques de biométrie statistique (dont leurs coefficients de variation espèce par espèce). Les résultats obtenus, transposables aux rhinocéros fossiles en vertu du Principe des causes actuelles, nous serviront constamment de base de référence.

L'étude des caractères qualitatifs est faite selon les cinq angles de vue classiques en anatomie crânienne :

- norma lateralis
- norma verticalis
- norma frontalis
- norma occipitalis
- norma basalis

Ensuite seront discutés et définis les caractères quantitatifs dans le chapitre "dimensions du crâne".

A. Norma lateralis

C'est l'angle de vue le plus fréquemment étudié et représenté par les différents auteurs. Les éléments du profil latéral d'un crâne de rhinocéros se résument, en partant de l'avant, dans les 9 points suivants :

- à partir de la pointe des os nasaux naît une convexité correspondant à l'insertion de la corne nasale ; cette convexité varie avec l'âge, le sexe et l'individu mais dépend surtout de l'importance de la corne, laquelle est en principe caractéristique de l'espèce (Groves, 1971).
- une longue ligne à dominante concave suit la convexité précédente et relie l'insertion de la corne nasale à la grande crête occipitale (chignon). Cette concavité n'est régulière que pour les deux espèces du genre Rhinoceros, qui sont unicomnes. Dans les trois autres espèces actuelles, qui sont bicornes, elle est interrompue au niveau du frontal par une seconde convexité correspondant à l'insertion de la deuxième corne.
- au niveau de la grande crête occipitale un angle dièdre correspond au chignon et marque le passage de la face dorsale à la face occipitale ; cet angle est soumis à une forte variation individuelle (Groves, 1967) mais est en règle générale soit aigu (D. bicornis, C. simum) soit à peu près droit (D. sumatrensis), soit légèrement obtus (Rh. unicornis et Rh. sondaicus).
- une ligne à peu près droite joint le chignon à la racine des condyles occipitaux.
- un ensemble complexe d'apophyses dirigées ventralement, et dont les rapports varient selon les espèces, fait suite aux condyles occipitaux vers l'avant ; deux de ces apophyses encadrent le pseudo-méat auditif externe, ouvert vers le bas chez D. bicornis, C. simum et D. sumatrensis, fermé chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus.
- une ligne grossièrement concave relie cet ensemble à la rangée dentaire.
- plus latéralement, mais sur la même distance, une puissante arcade zygomatique d'allure flexueuse relie au maxillaire la région du pseudo-méat auditif.
- la partie ventrale du maxillaire est en principe faiblement convexe ; elle porte les dents jugales et passe directement à l'intermaxillaire, achevant ainsi vers l'avant le contour ventral.
- dans la partie antérieure une ligne très concave, l'échancrure nasale, joint la pointe des intermaxillaires à la pointe des nasaux.

Il faut ajouter à ces éléments du profil la vaste fosse orbito-temporale limitée vers l'avant par le bord antérieur de l'orbite, vers le bas par le départ facial de l'arcade zygomatique, vers le haut par le bord supérieur de l'orbite, les processus sus- et post-orbitaires et la crête fronto-pariétale latérale ; il n'y a pas de limite caudale à cette fosse qui s'étend donc jusqu'à la face occipitale du crâne.

Le profil latéral du crâne permet donc de caractériser immédiatement une espèce de rhinocéros puisqu'il varie selon le nombre de cornes, en fonction de l'angle dièdre du chignon, d'après l'altitude du pseudo-méat auditif, suivant le développement relatif du massif facial, en relation directe avec la disposition de l'échancrure nasale, etc. . .

La position relative du fond de l'échancrure nasale par rapport à la rangée dentaire est un caractère commode à observer, fréquemment utilisé dans le passé :

- D. bocornis. L : du milieu de P² au tiers antérieur de P³ ; position normale : au dessus du milieu ou du tiers postérieur de P² (79 % de 57 observations).
- G. simum. L : de P² à P³ ; position normale : au dessus de l'intervalle P²-P³ et au dessus de P³ (65 % de 23 observations).
- D. sumatrensis. L : de P¹ à P³ ; position normale : au dessus de P² (83 % de 23 observations).
- Rh. unicornis. L : de en avant de P¹ à l'intervalle P²-P³ ; position normale : au dessus de P² (73 % de 11 observations).
- Rh. sondaicus. L : de très en avant de P¹ à P¹ ; position normale : très en avant de P¹ (72 % de 25 observations).

Il s'agit donc d'un critère de reconnaissance qui n'est pas toujours utilisable mais qui se révèle statistiquement exact et permet de contribuer efficacement à la définition d'une espèce.

Il n'y a pas de différence dans la position du fond de l'échancrure nasale entre les individus adultes et les individus subadultes encore relativement jeunes (M² en cours de sortie, D⁴ encore en place).

Les sutures osseuses s'oblitérent très vite pour la plupart, et la position précise des différents os du crâne ne peut être reconnue que chez un animal très jeune (fig. 1). Ces os sont, d'avant en arrière et de haut en bas :

- le nasal, qui s'étend de la pointe antéro-supérieure du crâne jusqu'à une faible distance en avant de l'orbite. Vers le bas l'os atteint sensiblement le milieu de l'échancrure nasale. La suture naso-frontale est à peu près verticale, la suture naso-maxillaire est complexe. Vers l'arrière et le bas le nasal vient en contact bref avec le lacrymal. La convexité antéro-postérieure du nasal, qui correspond à l'insertion de la première corne, est couverte de rugosités correspondant à des empreintes vasculaires dont l'importance, comme d'ailleurs celle de la convexité elle-même, est très variable en fonction de l'âge, du sexe et de la puissance de la corne.
- le frontal s'étend au dessus de l'orbite et jusqu'à mi-longueur de la fosse orbito-temporale ; il participe à la partie supérieure de la cavité orbitaire et porte les processus post-et sus-orbitaires. Chez Rh. sondaicus, Diceros et Ceratotherium il n'y a en général pas de processus post-orbitaire bien défini. La

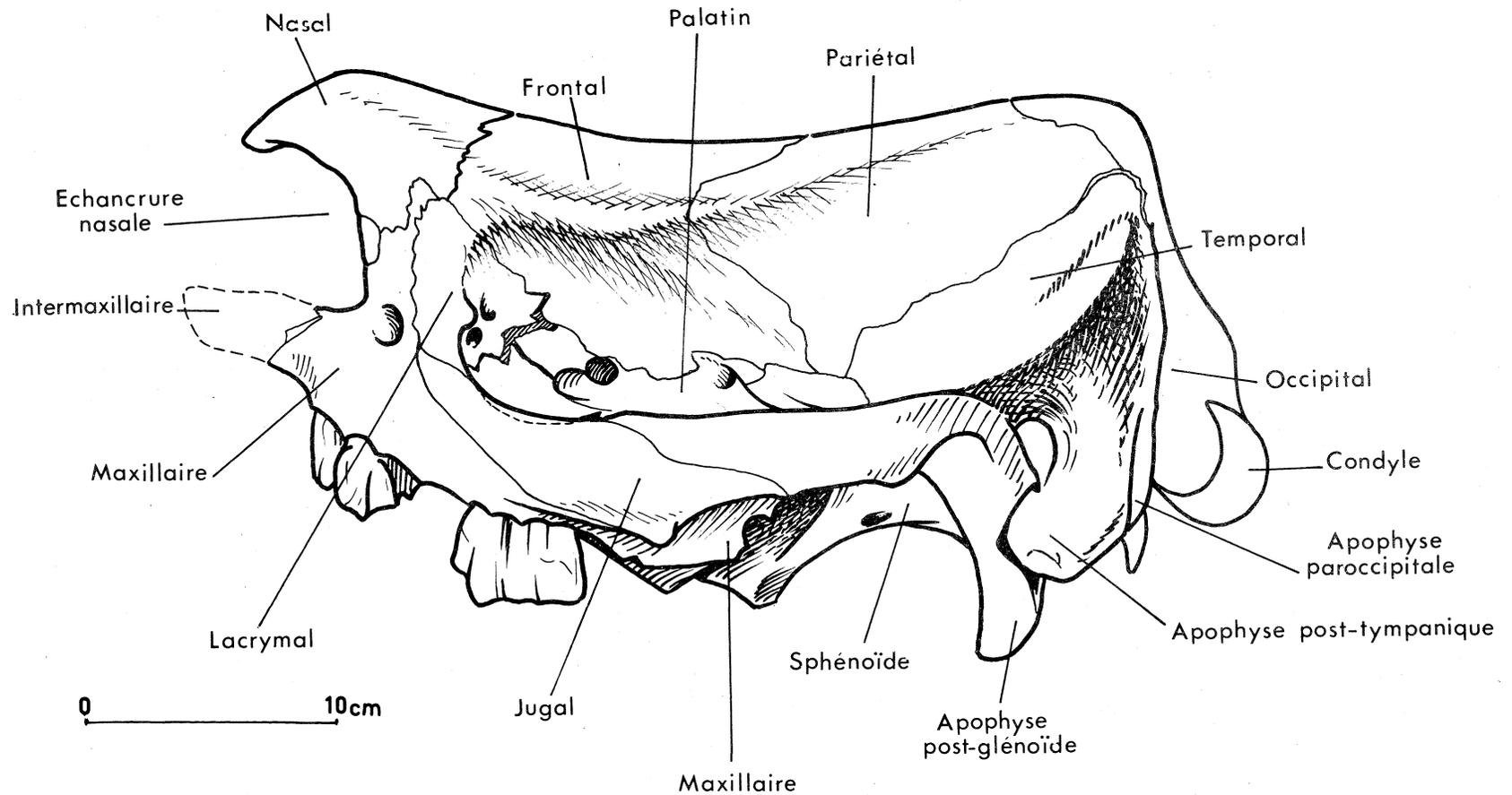


Fig. 1 – Crâne de *Rh. sondaicus* juvénile montrant la disposition des différents os. Vue côté gauche. Exemple n° B 59 du Musée de Lyon, complété rostralement et caudalement à l'aide d'autres individus de la même espèce.

crête fronto-pariétale latérale naît vers l'arrière du frontal. La convexité d'insertion de la deuxième corne est centrée sur l'avant de l'orbite et peut aussi concerner l'arrière du nasal ; son importance et les rugosités de sa surface sont aussi variables que pour la première corne. La suture fronto-pariétale dessine un V horizontal dirigé pointe en avant.

- le pariétal prend la suite du frontal et constitue donc l'essentiel de la partie caudale de la fosse orbito-temporale. Il porte la majeure partie de la crête fronto-pariétale latérale. Il s'étend jusqu'à l'avant du chignon mais sa limite postérieure est très difficile à observer car la suture pariéto-occipitale oblique vers l'arrière et le bas est une des premières sutures à s'effacer. La suture pariéto-temporale, assez irrégulière et oblique vers l'arrière et le haut, s'oblitère également très vite.
- le lacrymal forme le bord antérieur de l'orbite et participe à l'avant de la cavité orbitaire, portant un processus anté-orbitaire (processus lacrymal) de forme irrégulière mais toujours bien développé. Le lacrymal est percé de deux ou trois trous lacrymaux dont un se situe assez bas et médialement dans l'orbite et un ou deux autres au niveau du processus anté-orbitaire. L'os est limité en avant par le maxillaire, en dessous par le jugal, en dessus par le nasal et le frontal, enfin en arrière dans la fosse orbitaire par le maxillaire et le palatin.
- Le palatin est réduit sous cet angle de vue à une longue lame verticale assez étroite, joignant l'arrière du lacrymal à l'avant de l'aile du sphénoïde. Cette lame est bordée vers le haut par le frontal, vers le bas par le maxillaire, et porte un gros foramen sphéno-palatin dont la taille varie selon les espèces. Elle participe à la bordure du trou ethmoïdal et est percée du conduit optique.
- Le sphénoïde constitue une assez faible part de la fosse temporale. Limité en arrière par le basi-occipital, en arrière et vers le haut par le temporal, il forme vers l'avant et vers le haut une longue crête ptérygoïdienne tranchante qui surplombe la suture sphénoïde-palatin et se prolonge vers l'avant et le haut sur le frontal. Sous la crête ptérygoïdienne, dans sa partie la plus postérieure, s'ouvrent le foramen orbito-rond (résultant de la fusion du trou grand rond et de la fente orbitaire) et le canal alaire (son ouverture rostrale ; son ouverture caudale débouche en arrière, au delà du sommet de la crête). On consultera la fig. 2 pour les positions relatives de ces foramens.
- le temporal participe par son écaille à la partie postéro-inférieure de la fosse temporale. Limité en avant par le sphénoïde et en dessus par le pariétal il s'étend vers l'arrière jusqu'au bord postérieur du crâne. L'apophyse zygomatique s'en détache pour aller rejoindre le jugal, formant sensiblement la moitié postérieure de l'arcade. La partie postérieure de l'écaille est reliée à la base de l'apophyse zygomatique par une puissante crête temporale. A la base de l'apophyse zygomatique se situe l'articulation temporo-maxillaire qui intéresse à la fois la base de l'arcade et l'apophyse post-glénoïde. L'apophyse post-glénoïde est séparée de l'apophyse post-tympanique par le pseudo-méat auditif externe, dont W. H. Flower (1876) a montré qu'il était fermé vers le bas chez Rhinoceros et non dans les autres genres. Contre l'arrière de l'apophyse post-tympanique vient se plaquer l'apophyse paroccipitale qui relève de l'occipital. Cette apophyse bien développée vers le bas chez D. sumatrensis, C. simum et Rhinoceros est moins saillante chez D. bicornis ; dans cette dernière espèce je n'ai pas observé qu'elle s'étende autant en arrière que le figure H. Loose (1975, fig. 5, p. 14).
- l'occipital, occupant le bord postérieur du crâne, est peu visible sous cet angle, à l'exception des condyles occipitaux et de l'apophyse paroccipitale.
- l'intermaxillaire est très court. Sa suture avec le maxillaire est oblique vers l'arrière et le haut et ne s'oblitère que très tard, au point que l'os est rarement conservé sur les crânes actuels des différentes collections. Chez les rhinocéros actuels les deux intermaxillaires n'arrivent en principe pas au contact l'un de l'autre bien que j'aie pu observer quelques cas chez Diceros et Ceratotherium à l'encontre de ce qu'écrit H. Loose (1975, p. 8) ; par contre chez tous les rhinocéros du Quaternaire européen l'ossification de la cloison nasale entraîne la coalescence, en avant du crâne, des deux intermaxillaires, de la cloison et de l'avant des nasaux. A la suite de F. Toula, E. Thenius (1955) a noté le début d'un tel processus chez certains vieux mâles de D. sumatrensis. L'intermaxillaire porte dans les trois espèces asiatiques les incisives supérieures : I¹ bien développée et I² vestigiale.

- le maxillaire occupe une place très importante dans la partie faciale du crâne. Portant ventralement la rangée dentaire jugale il est limité en avant par l'intermaxillaire, formant avec le bord supérieur de celui-ci la moitié ventrale de l'échancrure nasale. Il vient vers le haut au contact du nasal (un os wormien intercalé sur l'avant de la suture maxillo-nasale peut aussi participer à l'échancrure nasale), vers l'arrière et le haut avec le lacrymal ; vers l'arrière et le bas avec le jugal ; il passe en arrière en dessous du jugal et l'apophyse maxillaire vient constituer le plancher du complexe orbito-temporal. Le maxillaire porte juste en arrière du fond de l'échancrure nasale, et donc très en avant de l'orbite, un gros foramen infra-orbitaire ; la position relative du bord caudal de ce foramen varie selon l'espèce :

- D. bicornis. Limites : de P² à l'intervalle P⁴ - M¹. Position normale : entre le milieu de P³ et l'avant de P⁴ (91 % de 53 observations).
- C. simum. Limites : de P³ à M¹. Position normale : au dessus de P⁴ et de l'intervalle P⁴ - M¹ (78 % de 27 observations).
- D. sumatrensis. Limites : de l'arrière de P² à l'avant de P⁴. Position normale : P³ et intervalle P³ - P⁴ (95 % de 21 observations).
- Rh. unicornis. Limites : de l'intervalle P² - P³ à P³. Position normale : au dessus de P³ (82 % de 11 observations).
- Rh. sondaicus. Limites : de P² à P³. Position normale : au dessus de P² (79 % de 24 observations).

- le complexe des fosses orbito-temporales (fig. 2) est donc formé d'au moins 8 os dont les limites sont délicates à reconnaître car les sutures disparaissent très vite ; l'absence de séparation entre l'orbite et la fosse ptérygoïdo-palatine et le fait que l'orbite soit dépourvue de bord postérieur ne simplifient pas le problème. On peut résumer ce qu'il en est de la façon suivante : c'est une vaste cavité étendue du bord antérieur de l'orbite jusqu'à la face occipitale et de la crête fronto-pariétale latérale à la base du crâne ; il existe un plancher constitué par le maxillaire, mais seulement dans la partie antérieure ; ce plancher est aussi celui de la fosse ptérygoïdo-palatine dans laquelle s'ouvrent :

- . en avant, le trou maxillaire
- . du côté interne, le grand foramen sphéno-palatin
- . plus en arrière et plus médialement le trou palatin caudal.

La crête endo-orbitaire (Borsuk-Bialinycka, 1973) est très floue. J'ai donné plus haut le détail du hiatus orbitaire pour lequel on notera, par rapport aux équidés, l'absence de canal vidien, de conduit pathétique et de trou alaire accessoire, ainsi que la fusion de la fente orbitaire et du trou grand rond.

La position relative du bord antérieur de l'orbite par rapport à la rangée dentaire est un caractère facile à observer qui fut utilisé à diverses reprises. C'est finalement un assez bon critère spécifique, statistiquement intéressant :

- D. bicornis. Limites : de M¹ à l'avant de M². Position normale : de l'avant de M¹ à l'intervalle M¹ - M² (83 % de 54 observations).
- C. simum. Limites : de M¹ à M³. Position normale : du milieu de M² à l'avant de M³ (72 % de 29 observations).
- D. sumatrensis. Limites : du milieu de M¹ à l'arrière de M². Position normale : du milieu de M¹ à l'avant de M² (72 % de 25 observations).
- Rh. unicornis. Limites : de l'avant de P⁴ à l'avant de M². Position normale : du milieu de P⁴ au milieu de M¹ (80 % de 15 observations).
- Rh. sondaicus. Limites : de l'intervalle P³ - P⁴ au milieu de M¹. Position normale : de l'avant de P⁴ à l'intervalle P⁴ - M¹ (84 % de 25 observations).

B. Norma verticalis

Le profil vertical est composé de 5 éléments :

- les os nasaux forment une pointe antérieure aigüe chez D. sumatrensis et Rhinoceros, mais sont plus larges et arrondis chez Diceros et Ceratotherium. Dans tous les cas ils surplombent largement l'avant des intermaxillaires.
- le crâne s'élargit régulièrement vers l'arrière, le maximum étant atteint au niveau des processus lacrymaux.
- il y a ensuite rétrécissement, la largeur minimale (constriction post-orbitaire) se situant entre la moitié et les deux tiers de la longueur des fosses orbito-temporales.
- au-delà de la constriction il y a à nouveau élargissement jusqu'au chignon (grande crête occipitale).
- en arrière plan se détachent les arcades zygomatiques, dont la largeur augmente vers l'arrière jusqu'au droit de l'articulation temporo-mandibulaire.

Les os concernés par cet angle de vue sont peu nombreux ; il s'agit :

- des nasaux qui portent la rugosité d'insertion de la corne antérieure et dont la suture médiane se ferme relativement tard.
- des frontaux dont la limite postérieure se situe un peu en avant de la constriction post-orbitaire ; ils portent les rugosités d'insertion de la seconde corne chez Dicerorhinus, Diceros et Ceratotherium ; ils constituent les processus sus et post-orbitaires ; leur suture médiane prolonge vers l'arrière la suture intermaxillaire mais s'efface beaucoup plus tôt.
- des pariétaux ; leur suture médiane se ferme très tôt et la suture pariéto-occipitale dont G. Cuvier (1834, p. 10) précisait déjà qu'elle se situait en avant de la grande crête occipitale est certainement une des premières sutures crâniennes à s'oblitérer totalement : même des crânes très jeunes, comme par exemple celui de Rh. sondaicus n° B - 59 du Musée de Lyon, qui ne porte que des dents de lait dont l'usure est à peine commencée et dont toutes les sutures sont encore ouvertes, ne permet de la reconnaître que sur la face interne de la voûte crânienne. Les pariétaux portent les crêtes fronto-pariétales qui commencent à s'individualiser sur l'arrière des frontaux ; ces crêtes peu marquées chez le jeune deviennent plus importantes chez l'adulte. La distance minimale des deux crêtes symétriques varie beaucoup selon les individus (tabl. 1) mais elles ne viennent jamais au contact chez les rhinocéros actuels.
- des occipitaux dont ne peuvent guère être observés sous cet angle que la grande crête occipitale : elle est faiblement convexe dans sa partie médiane chez D. bicornis, D. sumatrensis et Rhinoceros (avec parfois une petite tubérosité sagittale) et très fortement échancrée chez Ceratotherium.

C. Norma frontalis

Sous cet angle de vue on notera surtout l'importance de la cavité nasale, sa forme, le bombement et l'épaisseur des os nasaux (particulièrement pour les espèces africaines), le fort diamètre des foramina infra-orbitaires, l'écartement des intermaxillaires, la puissance des I¹ chez les espèces asiatiques, l'élargissement de la face aux processus lacrymaux et de l'arrière-crâne au chignon et aux arcades zygomatiques, enfin l'allure du palais. Tous ces éléments sont susceptibles de fournir des caractères spécifiques.

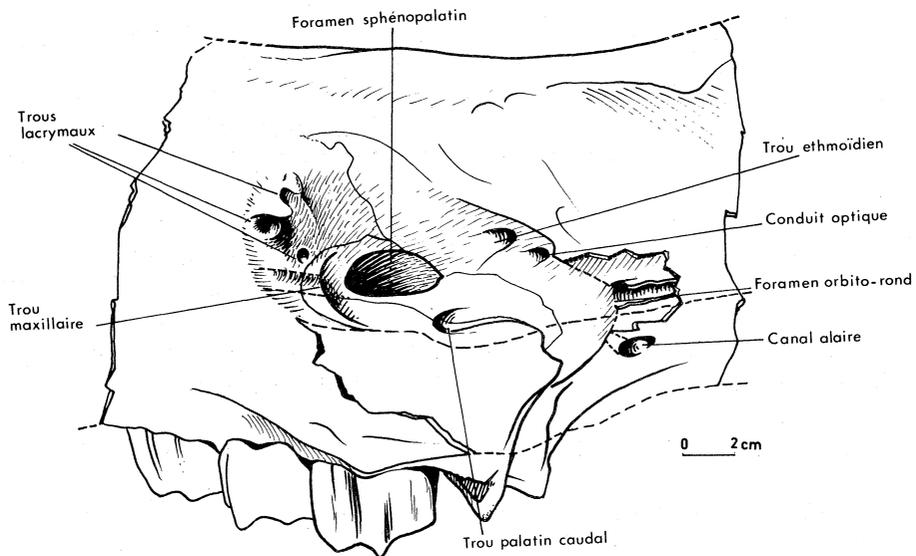


Fig. 2 — Partie antérieure de la fosse orbito-temporale chez *D. sumatrensis*. Exemple n° EY 31 du Musée de Lyon.

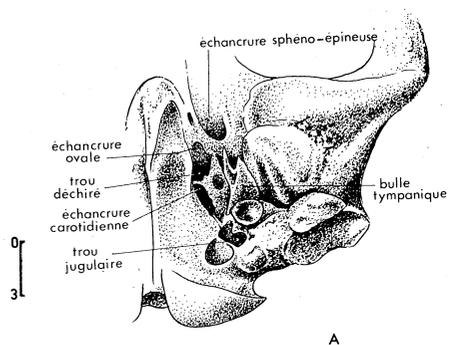
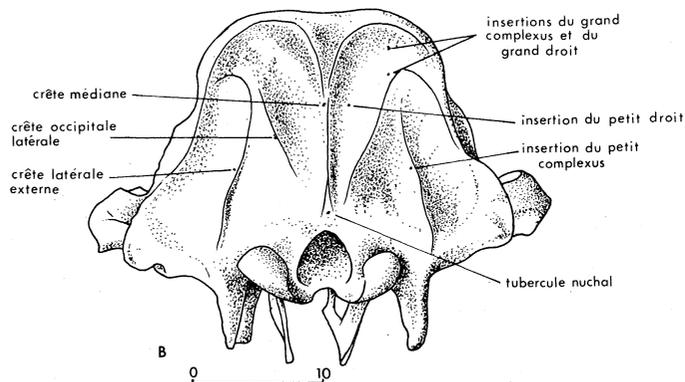


Fig. 3 — A : face occipitale du crâne chez *Rh. sondai-cus*. Exemple n° 367 du Musée de Lyon.
 B : région de la bulle tympanique chez *D. bicornis*, observée en *norma basalis*. Exemple n° EY 37 du Musée de Lyon. Vue côté gauche.



D. Norma occipitalis

La face occipitale est trapézoïdale, avec des bords latéraux rectilignes ou faiblement concaves ; la grande crête occipitale, faiblement déprimée en son milieu, constitue la petite base du trapèze ; la grande base joint les apophyses mastoïdes (chez Ceratotherium, la plus grande largeur de la face occipitale ne se situe pas là, mais plus haut, au dessus du pseudo-méat auditif externe) en passant par les condyles occipitaux ; en dessous le contour n'inclut plus que les apophyses post-tympaniques et paroccipitales, le bord inférieur des condyles occipitaux et de l'échancrure intercondylienne qui les sépare.

La moitié inférieure de chaque bord externe est constituée par le temporal, mais hormis celui-ci la face occipitale n'est formée que par les occipitaux. Le supra-occipital, qui ne participe pas à la bordure du foramen magnum (Starck, 1962, p. 482 et fig. 244), en occupe la partie supérieure. Sa suture avec les exoccipitaux est encore nette chez les jeunes individus. Les exoccipitaux constituent la partie inférieure de la face occipitale et forment une protubérance au dessus du foramen magnum, le tubercule nuchal, variable selon les individus. La suture latérale des exoccipitaux avec les temporaux s'observe encore chez le jeune. Ils occupent les bords latéraux et supérieur du foramen magnum. Leur suture médiane est encore visible chez le jeune et il en reste souvent des traces chez l'adulte juste au dessus du trou occipital. Celui-ci est le plus souvent piriforme mais est d'allure très variable selon les individus, surtout pour sa partie supérieure. Les exoccipitaux forment également les condyles occipitaux, toujours volumineux, semi-ellipsoïdaux avec un grand axe faiblement oblique vers le haut et l'extérieur ; cette obliquité varie selon les espèces : elle est par exemple plus forte chez D. sumatrensis que chez D. bicornis.

La face occipitale présente un système de 5 crêtes (fig. 3 A) :

- . une crête médiane joint le milieu de la grande crête occipitale au tubercule nuchal, juste au dessus du foramen magnum.
- . de chaque côté une crête occipitale latérale relie le tubercule nuchal à l'angle externe de la grande crête.
- . de chaque côté également, une crête latérale plus externe joint l'angle externe de la grande crête à l'apophyse paroccipitale ; une bonne partie du parcours de cette crête correspond à la suture exoccipital-temporal.

Sur la face occipitale s'insèrent plusieurs muscles et ces insertions sont très nettes chez les individus âgés. J'ai tenté de les définir et j'ai pour cela bénéficié, grâce à l'obligeance de leur auteur, des notes de dissection et du matériel sur lequel S. d'Assignies a travaillé en 1956 au Muséum national d'Histoire naturelle : il y a réalisé la dissection très complète d'un D. bicornis qui n'a malheureusement pas donné lieu à publication. Il y a 6 insertions principales :

- . le muscle cervico-auriculaire profond (cervicoauricularis profundus) sur la grande crête occipitale. L'insertion est allongée transversalement et comporte une forte dépression.
- . la partie lamellaire du ligament cervical (lamina nuchae), en deux empreintes allongées de part et d'autre de la crête occipitale médiane.
- . le muscle grand complexus (semispinalis capitis) de chaque côté, sous l'angle latéral de la grande crête.
- . de chaque côté également sous le précédent, le grand droit dorsal de la tête (rectus capitis dorsalis major).
- . plus interne que les deux précédents, se prolongeant plus bas et étendu parallèlement à la crête occipitale médiane existe de chaque côté le petit droit dorsal de la tête (rectus capitis dorsalis minor).

- . enfin le petit complexus (longissimus capitis) s'insère sur la partie supérieure des apophyses post-tympaniques et paroccipitales.
- . aucune insertion nette ne me paraît correspondre au petit oblique de la tête (obliquus capitis cranialis) ni au splenius (splenius).

Le mode de vie des rhinocéros actuels est différent selon les espèces, et se traduit entre autres par un port de tête différent. Le matériel de comparaison manque mais il paraît logique de penser que la disposition et surtout l'importance relative de ces divers muscles seraient différentes chez un rhinoceros de type brouteur. La description par M. Borsuk-Bialinycka (1973) des insertions musculaires sur la face occipitale du crâne de Coelodonta antiquitatis, espèce typiquement brouteuse, montre des différences sensibles.

E. Norma basalis (pl. 1 et 2)

Les intermaxillaires apparaissent très courts sous cet angle et, sauf les exceptions déjà mentionnées, bien distants l'un de l'autre à leur extrémité rostrale.

Les maxillaires, qui portent les dents jugales et forment l'essentiel du palais, sont très étendus ; leur suture médiane qui reste visible même chez les vieux individus commence un peu en arrière de la suture incisivo-maxillaire car il existe une large échancrure incisive. Les maxillaires sont limités vers l'arrière par les palatins ; la suture maxillo-palatine (suture palatine transverse) tend à s'effacer assez rapidement. Les trous palatins principaux se situent au contact de cette suture chez Rhinoceros et Dicerorhinus alors qu'ils sont entièrement entourés par les palatins chez Diceros. Plus en arrière se trouve une ou plusieurs paires de trous palatins accessoires. La suture interpalatine reste elle aussi visible chez les individus âgés (pl. 2 A). C'est la partie horizontale des palatins qui limite en arrière la partie faciale du crâne : le palais est entaillé par une profonde échancrure post-palatine dont la forme est assez variable mais dont la position relative par rapport à la rangée dentaire constitue un caractère très rapidement reconnaissable et pouvant être utile à la détermination d'une espèce :

- D. bicornis. Limites : de l'intervalle $M^1 - M^2$ à l'avant de M^3 . Position normale : au dessus de M^2 ou de l'intervalle $M^2 - M^3$ (96 % de 55 observations).
- C. simum. Limites : de l'intervalle $M^1 - M^2$ à l'arrière de M^3 . Position normale : du milieu de M^2 au milieu de M^3 (88 % de 26 observations).
- D. sumatrensis. Limites : de M^1 à M^2 . Position normale : de l'avant de M^1 à l'intervalle $M^1 - M^2$ (64 % de 22 observations).
- Rh. unicornis. Limites : de l'arrière de M^1 à l'arrière de M^2 . Position normale : au dessus de M^2 (80 % de 15 observations).
- Rh. sondaicus. Limites : de M^1 à M^2 . Position normale : de l'arrière de M^1 à l'avant de M^2 (66 % de 26 observations).

La partie gutturale du crâne (pl. 1 et 2) est donc limitée en avant par la lame horizontale des palatins et latéralement d'abord par les lames perpendiculaires des palatins puis plus en arrière par les ptérygoïdes et les ailes du présphénoïde. Le fond est constitué en avant par le vomer et en arrière par le corps du sphénoïde (pl. 1). L'apophyse maxillaire, le crochet ptérygoïdien et l'apophyse ptérygoïdienne constituent les reliefs les plus saillants de la région gutturale. Les ptérygoïdiens sont peu développés d'avant en arrière et leurs sutures (en avant avec le palatin, en arrière avec le sphénoïde) peuvent être observées sur nombre de rhinocéros adultes. La suture vomer-sphénoïde subsiste elle aussi longtemps, au moins chez Rh. unicornis. Pour D. bicornis l'extrémité caudale du vomer forme une lame libre vers l'arrière, s'étendant en dessous du sphénoïde (arcade vomérienne) et échancrée en V, en W ou en U dans le plan sagittal ; le niveau du fond de l'échancrure est très variable. Une telle arcade

est fréquente chez Rh. sondaicus, avec de considérables variations individuelles (Pocock, 1944) ; je l'ai observée parfois chez D. sumatrensis, jamais chez Rh. unicornis ; il semble qu'elle n'existe pas non plus chez C. simum. W.H. Flower (1876, p. 448) a noté au niveau de la région gutturale une série de caractères distinctifs entre Rh. unicornis, Rh. sondaicus et D. sumatrensis, les différences portant sur la forme de l'échancrure post-palatine, la largeur de la fosse ptérygoïdienne, le développement des crochets ptérygoïdiens et l'allure de l'extrémité caudale du vomer. R.I. Pocock, disposant d'un matériel beaucoup plus important, a repris cette étude en 1944 et a montré que la puissance des crochets ptérygoïdiens, la forme de l'échancrure et le degré de soudure du vomer relevaient de la variation individuelle.

La partie crânienne de la face ventrale du crâne est constituée par le basioccipital, la partie ventrale des exoccipitaux et le sphénoïde ; les apophyses paroccipitales, post-glénoïdes et post-tympaniques sont bien visibles sous cet angle, de même que les arcades zygomatiques. Le basioccipital est étroit ; il porte un tubercule musculaire impair bien développé beaucoup plus puissant chez Rhinoceros et surtout chez Diceros que chez Dicerorhinus. Le tubercule se prolonge vers l'arrière par une forte crête tranchante qui s'étend jusqu'à l'échancrure intercondylienne. Cette crête sépare très nettement les deux fosses condyliennes situées immédiatement en avant de chaque condyle occipital. La fosse condylienne est percée d'un gros foramen condylien. Beaucoup plus en avant, au départ de l'apophyse ptérygoïde, s'ouvre un autre gros foramen, le trou alaire caudal.

A la jonction occipito-sphéno-temporale existe une vaste ouverture, le hiatus occipito-sphéno-temporal, correspondant à la confluence des trous déchirés antérieur et postérieur, du trou ovale, du trou sphéno-épineux et du trou carotidien. Une épine issue de l'aile du sphénoïde marque la limite du foramen ovale (fig. 3 B). Chez D. bicornis, en général, un pont osseux correspondant à une extension de l'épine isole le foramen ovale, et il arrive plus rarement qu'un autre pont osseux isole le trou sphénoépineux. On notera aussi que chez D. bicornis le foramen condylien est très proche du hiatus. Dans le hiatus apparaît la portion auriculaire du temporal ; elle est d'une forme extrêmement compliquée et d'ailleurs rarement conservée intacte même sur les crânes actuels. On y reconnaît une forte apophyse styloïde (hyoïdienne) à section circulaire ou ovale, et une longue crête vaginale ; le processus musculaire est rarement conservé par suite de sa forme tourmentée et de sa fragilité.

F. Les dimensions du crâne

Diverses mensurations linéaires ont été utilisées par les divers auteurs, sans cependant que soit jamais expliquée la manière dont elles doivent être prises.

Aux classiques mensurations linéaires qui accompagnent normalement la description d'un crâne il est tentant d'ajouter un système de mensurations angulaires qui permet de mieux mettre en évidence certains éléments caractéristiques du profil. Un tel système est facile à mettre au point pour certains groupes zoologiques, par exemple les petits bovidés (C. Guérin, 1965). Il exige trois conditions :

- mise en place précise du sommet des angles, soit au niveau d'une suture, soit à un carrefour de sutures ;
- définition précise d'au moins un des côtés de l'angle et même des deux côtés si la position du sommet laisse place à quelque ambiguïté ;
- commodité d'utilisation, ne nécessitant pas d'appareillage trop complexe ni volumineux ; il doit être possible de mesurer les angles dans n'importe quel laboratoire.

F. E. Zeuner a établi en 1934 un système de 9 mensurations angulaires destinées à montrer les relations entre la forme du crâne, le port de la tête et le milieu de vie de l'animal. Ces 9 angles, tous pris dans le plan sagittal, sont les suivants (Zeuner, 1934, p. 24-25 et pl. 1 p. 73) :

- 1 - angle o : angle pariéto-occipital, le côté antérieur est tangent à la surface fronto-pariétale, le côté postérieur au tubercule nuchal.
- 2 - angle i : côté antérieur tangent à la surface fronto-pariétale, côté postérieur joignant le bord supérieur du foramen magnum au milieu de la grande crête occipitale.
- 3 - angle po : côté supérieur joignant le bord supérieur du foramen magnum au milieu de la grande crête occipitale, côté inférieur tangent au palais.
- 4 - angle m : côté supérieur tangent à la surface pariétale, côté inférieur tangent à la base du tubercule nuchal.
- 5 - angle y : côté supérieur tangent à la base du tubercule nuchal, côté inférieur tangent au palais.
- 6 - angle x : côté antérieur joignant le bord supérieur du foramen magnum au milieu de la grande crête occipitale, côté postérieur tangent à la base du tubercule nuchal. L'angle x ne se mesure pas directement mais se calcule par la différence $m - o$.
- 7 - angle n : côté antérieur tangent à l'insertion de la (ou des) cornes ; côté postérieur tangent à la surface pariétale.
- 8 - angle p : entre l'axe du palais et une ligne joignant le fond de l'échancrure post-palatine au milieu du bord supérieur du trou occipital.
- 9 - angle np : entre la parallèle à l'axe du palais et la tangente à l'insertion des cornes. Cet angle ne se mesure pas directement mais se calcule par la différence $n - (m + y)$.

Il s'agit là d'un modèle théorique dont la conception est séduisante, et qui a été repris dans plusieurs études consacrées aux rhinocéros fossiles (Heuertz, 1947 ; Loose, 1961 ; Théobald & Szymanek, 1963 ; Bonifay, 1961 ; Borsuk-Bialinycka, 1973 ; Loose, 1975) et actuels (Groves, 1965, 1967). H. Loose (1975) l'applique à la fois aux espèces actuelles et aux espèces fossiles, abandonnant l'angle np et ne conservant plus que trois dimensions linéaires. Cependant lorsque j'ai tenté de l'appliquer, je n'ai obtenu que des résultats décevants, malgré plusieurs tentatives ; cet échec me paraît dû à 4 causes principales :

- . aucun de ces angles ne répond aux trois conditions énoncées plus haut, il y a donc manque de rigueur dans leur définition : les côtés tangents soit aux insertions des cornes, soit au tubercule nuchal, soit au milieu du bord supérieur du foramen magnum, sont en effet définis par des éléments du profil latéral soumis à une très grande variabilité individuelle. Il n'est pas possible de caler le sommet d'un angle sur un carrefour de sutures puisque chez les rhinocéros adultes les sutures sont presque toutes effacées.
- . presque tous les éléments du profil latéral sont en courbe, et ces courbes sont parfois concaves ; c'est le cas de la surface fronto-pariétale pour laquelle il est donc délicat de définir une tangente dans le plan sagittal ; de même dans certains cas la tangente à la face occipitale doit-elle nécessairement traverser le chignon.
- . indépendamment de ce qui précède la plupart des 9 angles de F.E. Zeuner sont très difficiles à mesurer du simple fait de la taille des crânes. H. Loose a dû mettre au point un appareil spécial de mesure dont la mise en oeuvre ne doit pas être simple, sans parler des difficultés de transport ...
- . il résulte de tout ceci que la marge d'erreur sur chaque mesure est beaucoup trop élevée. On remarquera d'ailleurs que dans les propres tableaux de F.E. Zeuner les valeurs extrêmes sont souvent très éloignées. M. Heuertz (1947) le souligne et C.P. Groves (1965, p. 129 et 1966, p. 230) reconnaît s'être heurté à de nombreux problèmes lors de ses études sur les crânes asiatiques. Quant à H. Loose ses difficultés de mensurations sont évidentes (1975, p. 4) ; j'ai cal-

culé les coefficients de variation pour les espèces bicornes actuelles d'après ses tableaux 9, 10 et 11 : pour C. simum ils dépassent 10 pour les angles o, i, p, po, m et x ; pour D. bicornis ils dépassent 10 pour les angles po, m et x ; pour D. sumatrensis ils dépassent 10 pour o, po, m et x ; les valeurs de v sont même tout simplement ahurissantes pour l'angle x : 40, 90, 30, 50 et 27, 24 respectivement !

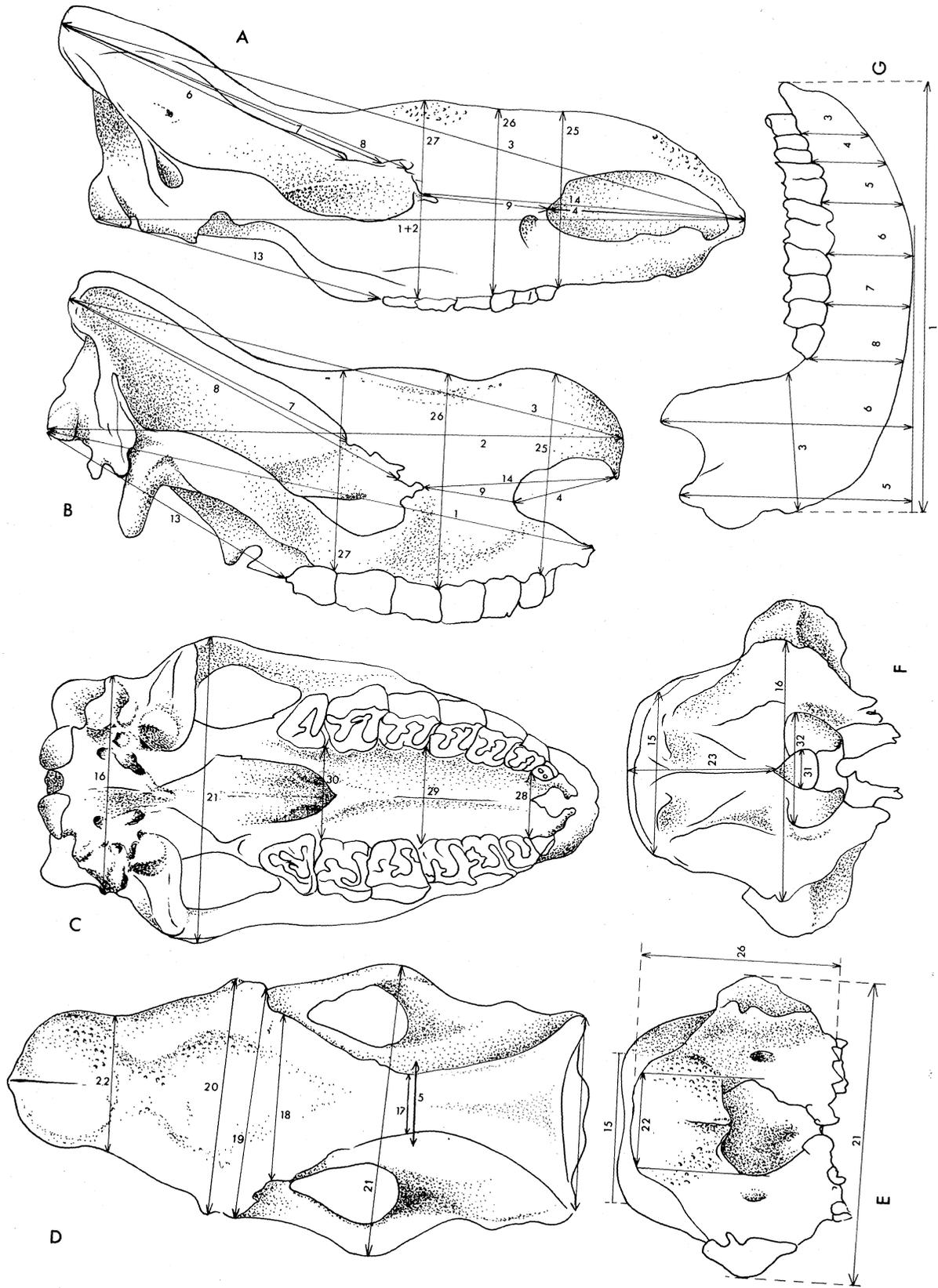
J'ai donc renoncé à utiliser le système de Zeuner que je considère comme une intéressante tentative de mise en évidence de critères qualitatifs indiscutables mais quantitativement impossibles à chiffrer avec une précision acceptable.

Je m'en suis finalement tenu à un système de mensurations linéaires, au nombre de 28 qui viennent s'ajouter aux divers caractères qualitatifs définis plus haut. Les trous dans la liste de ces mesures correspondent à certains de ces caractères qualitatifs, qu'il est commode de placer en ces endroits lors de l'établissement des tableaux. J'ai pris comme règle absolue de n'utiliser que les mesures que j'ai prises personnellement : les auteurs précisent rarement la manière dont ils les prennent et le "coefficient personnel" peut être important. La fig. 4 montre comment sont effectuées mes mensurations ; elles sont définies et éventuellement discutées dans le tableau 1, ou chacune est affectée du même numéro que sur la fig. 4.

Les dimensions comparées des crânes des cinq espèces actuelles sont données dans le tableau 2 (A, B, C, D, E), avec pour chaque espèce et successivement (et cet ordre sera le même pour toutes les pièces ostéologiques et odontologiques) le N° de la dimension, le nombre des exemplaires mesurés, la valeur moyenne, les valeurs extrêmes observées (mini-maxi) l'écart-type (ou déviation standard) et le coefficient de variation v. Dans certains cas, à titre indicatif, j'ai aussi indiqué la variance (tableau 1 C par exemple). Le tableau 1 ne concerne bien entendu que des individus adultes ou très proches du stade adulte (M³ sorties ou presque complètement sorties). Le calcul du coefficient de variation donne des résultats intéressants : il servira de référence pour la biométrie des espèces fossiles et permettra de ce fait de contrôler l'homogénéité des échantillons étudiés (Simpson, Roe & Lewontin, 1960, p. 91). Il permet aussi de juger, sur du matériel actuel, la valeur des dimensions mesurées et, par contre-coup, de connaître la limite des variations interspécifiques. C'est ainsi que certaines dimensions ne peuvent être utilisées qu'à l'occasion de la description d'un individu isolé, car elles n'ont aucune valeur spécifique : c'est le cas de la n° 17 pour laquelle v est toujours supérieur à 20 dans toutes les espèces ; c'est aussi le cas de la 31, avec v supérieur à 10 dans 4 espèces et, dans une moindre mesure, de la 28 où v est supérieur à 10 dans les deux espèces africaines. D'autres dimensions ont par contre un coefficient de variation remarquablement faible : c'est le cas des 1 et 2 pour lesquelles v est le plus souvent inférieur à 5 ou même inférieur à 4. Les dimensions 7, 8 et 3 sont aussi dotées d'une très faible variabilité spécifique.

Le tableau 2 montre aussi que sur le plan crâniologique la variabilité des différentes espèces n'est pas la même :

- D. sumatrensis se présente comme l'espèce la plus variable, avec quatre dimensions dotées d'un coefficient de variation supérieur à 10, neuf dimensions avec v inférieur à 7, une seule avec v inférieur à 5.
- Rh. sondaicus apparaît comme l'espèce la plus stable : deux dimensions seulement ont un coefficient supérieur à 10, dix dimensions ont un coefficient inférieur à 7 parmi lesquelles quatre présentent une valeur inférieure à 4.
- C. simum, bien que comptant actuellement deux sous-espèces bien différenciées est une espèce remarquablement peu variable.



- 1 : Distance occipito-intermaxillaire, du point le plus postérieur du condyle occipital à l'avant de l'intermaxillaire du même côté. Cette dimension est confondue avec la suivante pour les espèces quaternaires dont la cloison nasale est ossifiée.
- 2 : Distance occipito-nasale, du point le plus postérieur du condyle occipital à la pointe du nasal du même côté. Cette dimension est plus pratique que la précédente puisque sur de nombreux crânes actuels en collection les intermaxillaires ne sont pas conservés.
- 3 : Distance nasal-chignon, du point d'inflexion marquant l'angle latéral de la grande crête occipitale à la pointe du nasal du même côté.
- 4 : Longueur de l'échancrure nasale.
- 5 : Largeur minimale de l'arrière-crâne au niveau de la constriction post-orbitaire, dans la fosse orbito-temporale.
- 6 : Distance du chignon au processus post-orbitaire, de l'angle latéral de la grande crête occipitale à la pointe du processus post-orbitaire. Cette mesure équivaut à la longueur de la fosse temporale. Chez *D. bicornis*, *C. simum*, *Rh. sondaicus* il n'y a en général pas de processus post-orbitaire bien différencié et cette mesure ne peut être prise.
- 7 : Distance du chignon au processus sus-orbitaire, analogue à la précédente.
- 8 : Distance du chignon au processus anté-orbitaire, analogue aux 2 précédentes, cette mesure correspond à la longueur de la fosse orbito-temporale.
- 9 : Distance échancrure nasale-orbite, du fond de l'échancrure nasale au bord antérieur de l'orbite.
- 13 : Distance de l'arrière de M³ au condyle, du point le plus postérieur du collet de la M³ au point le plus postérieur du condyle occipital correspondant.
- 14 : Distance nasal-orbite, de la pointe du nasal (et pour les espèces à cloison nasale ossifiée, du point le plus antérieur du complexe intermaxillaire-nasal) au bord antérieur de l'orbite du même côté.
- 15 : Largeur du chignon : distance des deux angles latéraux de la grande crête occipitale.
- 16 : Largeur aux apophyses mastoïdes : sauf pour *C. simum* c'est la largeur maximale de la face occipitale.
- 17 : Distance minimale des deux crêtes fronto-pariétales latérales ; elle ne peut être mesurée chez certains individus sub-adultes où ces crêtes ne sont pas encore individualisées. Cette dimension peut être nulle chez certaines espèces tertiaires (*Aceratheriinae*) où les deux crêtes confluent.
- 18 : Largeur aux processus post-orbitaires ; ne peut être prise dans certaines espèces.
- 19 : Largeur aux processus sus-orbitaires.
- 20 : Largeur aux processus anté-orbitaires.
- 21 : Largeur maximale aux arcades zygomatiques ; c'est la distance des points les plus externes de chaque arcade.
- 22 : Largeur au dessus du fond de l'échancrure nasale, mesurée en *norma verticalis*, c'est la largeur maximale du toit crânien à ce niveau.
- 23 : Hauteur de la face occipitale ; distance du bord supérieur du foramen magnum au milieu de la grande crête occipitale.
- 25 : Hauteur du crâne au dessus de P², prise verticalement entre le bord alvéolaire à l'avant de P² et la tangente au toit crânien au dessus de l'avant de P².
- 26 : Hauteur du crâne au dessus de P⁴ - M¹.
- 27 : Hauteur du crâne au dessus du milieu de M³ ; analogue aux deux précédentes.
- 28 : Largeur du palais au niveau des P², prise immédiatement en avant des P².
- 29 : Largeur du palais entre P⁴ - M¹.
- 30 : Largeur du palais entre les M³, prise sur l'avant des M³.
- 31 : Diamètre transversal du trou occipital ; c'est le diamètre maximum, qui se situe un peu au dessus de l'axe des condyles.
- 32 : Diamètre transversal pris sur l'extérieur des condyles occipitaux. C'est le diamètre articulaire correspondant à la distance des points les plus externes des condyles.

Tabl. 1 — **Technique de mensuration des crânes. Nomenclature critique des variables utilisées.**
On utilisera ce tableau en liaison avec la figure 4 (A, B, C, D, E, F).

← Fig. 4 — **Mensurations du crâne et de la mandibule.**

- A : *norma lateralis*, pour un rhinocéros à massif facial allongé et cloison nasale ossifiée (*Coelodonta antiquitatis*)
 B : *norma lateralis*, pour un rhinocéros à massif facial bref et cloison nasale non ossifiée (*Diceros bicornis*)
 C : *norma basalis* (*D. bicornis*)
 D : *norma verticalis* (*D. bicornis*)
 E : *norma frontalis* (*D. bicornis*)
 F : *norma frontalis* (*D. bicornis*)
 G : mandibule, vue latérale (*D. bicornis*)

Contours d'après H.M.D. de Blainville, modifiés d'après les *D. bicornis* n° EY 37 du Musée de Lyon (Tanzanie) et *C. antiquitatis* n° 300001 de l'Université de Lyon (Würmien de Jaurens, Corrèze).

	<i>Rhinoceros unicornis</i>						<i>Rhinoceros sondaicus</i>						<i>Ceratotherium simum</i>					
	n	moyenne	mini - maxi	écart-type	v		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v		
1	13	661,92	613 – 694	24,7165	3,7340		15	607,33	561 – 647	21,1547	3,4832	25	707,72	649,5 – 748	21,9160	3,0967		
2	14	674,96	622 – 701	24,8166	3,6767		24	613,75	567 – 669	27,3340	4,4536	23	742,35	661,5 – 786	29,3394	3,9522		
3	14	606,43	563 – 647	28,0204	4,6205		26	534,31	482 – 578	26,8890	5,0325	23	796,87	667 – 836	37,9165	4,7581		
4	14	175,75	162,5 – 186	7,2529	4,1268		26	151,02	133 – 177	8,1233	5,3790	21	147,71	134 – 160	6,1044	4,1326		
5	14	112,96	105 – 127	7,5992	6,7271		27	119,26	107 – 132	6,5079	5,4569	26	111,65	94 – 121	6,2092	5,5612		
6							20	252,83	210 – 297	16,7326	6,6182							
7	13	330,04	311 – 351	14,1162	4,2771		15	280,60	260 – 304	11,8249	4,2141	7	427,96	406 – 454	13,6492	3,1893		
8	14	359,21	320 – 385	17,2946	4,8145		27	317,06	284 – 348	15,2909	4,8228	25	486,44	395 – 515	23,2541	4,7804		
9	14	113,79	107 – 129	6,7073	5,8947		27	108,52	96 – 126	7,8977	7,2778	26	182,42	160 – 198	10,0286	5,4974		
13	12	291,25	240 – 330	23,3086	8,0029		23	250,54	212 – 279	17,2342	6,8787	24	374,17	315 – 430	27,9310	7,4648		
14	14	284,54	259 – 300	11,7481	4,1288		26	254,46	226 – 274	11,5246	4,5290	21	333,43	287 – 358	18,9725	5,6901		
15	14	180,32	147 – 225	21,3037	11,7588		27	180,02	131 – 217	17,6048	9,7794	26	224,31	181,5 – 249	16,0698	7,1642		
16	14	290,96	266,5 – 328	16,9812	5,8362		27	291,11	264 – 316	11,6341	3,9964	26	257,02	212 – 291	18,0994	7,0420		
17	14	48,32	26 – 71	12,4137	25,6898		27	55,17	26 – 95	15,2214	27,5917	26	268,35	230,5 – 307	18,8847	7,0374		
18							26	65,29	30 – 100,5	14,4479	22,1294	maxi						
18							16	182,32	165 – 208	13,6916	7,5100							
19	14	214,50	192 – 244	15,3748	7,1677		18	194,31	166,5 – 220	14,0085	7,2095	23	276,61	237 – 313	16,6309	6,0124		
20	11	228,14	201,5 – 254	15,6590	6,8638		26	203,88	176,5 – 231	13,5154	6,6289	25	290,30	232 – 328	22,1951	7,6455		
21	14	378,29	355 – 435	20,8277	5,5058		27	346,43	324 – 365	10,8361	3,1243	26	339,35	300 – 373	16,1423	4,7568		
22	14	141,11	119 – 161,5	10,4829	7,4290		27	116,57	102 – 133	7,7679	6,6634	25	163,70	149 – 178	8,2726	5,0535		
23	14	195,93	179,5 – 220	13,6647	6,9743		26	176,90	155 – 200	11,1991	6,3306	26	169,35	149 – 185	11,5557	6,8237		
25	10	226,50	177 – 258	25,3300	11,1832		25	166,04	142 – 195	13,3805	8,0586	22	238,55	202 – 278	19,4096	8,1366		
26	14	213,71	179 – 246	18,2015	8,5167		25	163,30	140 – 186	11,0094	6,7418	23	242,96	211 – 302	20,3419	8,3726		
27	13	215,31	186 – 241	16,0332	7,4466		25	175,06	146 – 204	11,6487	6,6541	25	247,80	211 – 302	19,4673	7,8560		
28	13	86,69	72,5 – 103	8,2601	9,5281		25	70,78	60,5 – 83,5	6,2817	8,8749	24	69,79	55,5 – 81	7,7360	11,0844		
29	12	104,96	88 – 120	8,9454	8,5228		25	93,82	79 – 107,5	7,3255	7,8081	24	100,08	80 – 127	11,4708	11,4612		
30	11	97,59	88 – 108	5,0735	5,1987		24	92,33	77 – 107	7,9968	8,6608	23	105,72	95 – 126	7,0932	6,7096		
31	13	58,50	44 – 67	7,4386	12,7156		25	51,98	42 – 64	6,1279	11,7890	25	58,56	50 – 65,5	3,8657	6,6013		
32	13	140,23	126 – 155	8,8001	6,2754		26	138,50	100 – 154	11,1955	8,0834	25	154,74	133 – 172,5	8,7382	5,6470		

Tabl. 2 – Dimensions comparées des crânes.

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>								<i>Diceros bicornis</i>					
	n	moyenne	mini-maxi	variance	écart-type	v		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	
1	17	522,76	486 – 556	542,1911	23,2849	4,4542		27	563,22	494 – 619	25,8759	4,5942	
2	17	539,82	490 – 581	770,5294	27,7584	5,1421		45	584,21	519 – 676	28,2218	4,8307	
3	19	524,50	440 – 588	1220,8055	34,9400	6,6615		46	567,41	480 – 655	36,9057	6,5042	
4	19	155,13	128 – 182,5	136,0511	11,6640	7,5188		22	122,50	110 – 138	7,3969	6,0382	
5	19	104,11	89,5 – 128,5	110,5160	10,5126	10,0981		53	116,46	96 – 147	8,1717	7,0166	
6	20	226,83	178 – 258	344,6125	18,5637	8,1841							
7	13	260,50	222 – 292	353,5833	18,8038	7,2183		53	324,08	285 – 390	21,5602	6,6526	
8	20	288,33	239 – 320	360,7440	18,9932	6,5874		53	364,26	325 – 424	20,7504	5,6965	
9	20	113,63	98,5 – 134	91,7335	9,5777	8,4292		52	124,86	104 – 156,5	10,7408	8,6026	
13	13	224,31	182 – 247	413,5224	20,3352	9,0657		45	286,40	235 – 346	20,7784	7,2550	
14	19	263,84	225 – 296	375,1125	19,3678	7,3406		22	251,93	223 – 296,5	16,9025	6,7091	
15	19	130,58	105 – 149	119,0350	10,9103	8,3553		53	186,28	114,5 – 211	18,3312	9,8405	
16	19	194,24	160,5 – 231	319,5380	17,8756	9,2030		53	230,37	191 – 263,5	14,4788	6,2850	
17	17	66,85	36,5 – 87	200,3676	14,1551	21,1735		53	69,19	30,5 – 101	14,4509	20,8862	
18	20	147,38	124 – 177	244,2335	15,6279	10,6042							
19	16	164,78	130 – 192,5	260,4989	16,1399	9,7947		52	249,30	208 – 300	20,0015	8,0231	
20	20	192,08	162 – 215	226,1651	15,0387	7,8296		51	255,74	211 – 312	21,2695	8,3170	
21	19	283,74	244 – 305	231,1491	15,2035	5,3583		53	328,12	286 – 363	17,0516	5,1967	
22	20	111,73	95 – 121,5	56,7230	7,5314	6,7410		48	143,09	127 – 162	8,7242	6,0969	
23	19	123,05	111 – 139	52,3026	7,2320	5,8772		53	151,66	130 – 180	9,9974	6,5920	
25	17	153,97	131 – 173	137,6397	11,7319	7,6196		42	191,43	165 – 215	12,3582	6,4558	
26	18	155,64	127 – 175	140,2884	11,8443	7,6101		44	192,82	169 – 225	14,0091	7,2654	
27	16	164,47	137 – 188	205,8489	14,3474	8,7235		46	187,73	128 – 233	17,4574	9,2993	
28	19	60,47	53,5 – 69	16,4576	4,0567	6,7083		46	63,79	52 – 79	6,9789	10,9399	
29	18	82,44	73,5 – 95	27,0555	5,2014	6,3090		48	89,54	63 – 112	8,7875	9,8139	
30	16	80,16	68 – 94	57,1572	7,5602	9,4318		46	94,25	82 – 106	5,8639	6,2217	
31	18	42,03	33 – 51	22,3668	4,7293	11,2529		52	53,90	42 – 67	5,5923	10,3747	
32	18	103,42	90,5 – 119,5	76,0073	8,7182	8,4301		52	132,82	112 – 150	8,4777	6,3830	

Tabl. 2 (suite) – Dimensions comparées des crânes.

G. Conclusion à l'étude du crâne

Les cinq espèces de rhinocéros actuels ont des crânes bien différents les uns des autres, tant quantitativement (dimensions, proportions . . .) que qualitativement (profils selon les différents angles de vue anatomiques, positions relatives des ouvertures, etc. . .). Nous verrons que ce sont les mêmes caractères différentiels qui se retrouvent chez les espèces fossiles.

2. LA MANDIBULE

La mandibule des rhinocéros actuels est un os massif constituant un seul ensemble par suite de l'ossification très précoce (dès l'état foetal) de la symphyse mandibulaire. Elle comporte une partie symphysaire pourvue ou non de dents incisives et dont le développement varie selon les différents genres, puis de chaque côté se développe une branche horizontale puissante, à section grossièrement elliptique, portant la rangée des 6 ou 7 dents jugales. Elle est suivie d'une branche montante très étendue d'avant en arrière, amincie en avant, portant vers le haut une apophyse coronoïde mince et tranchante. Cette dernière précède une échancrure sigmoïde peu profonde et un condyle articulaire épais bien développé transversalement.

A. La partie symphysaire

Elle s'élargit nettement en avant, même chez les rhinocéros africains qui sont dépourvues de dents incisives fonctionnelles ; chez les espèces asiatiques elle prend une allure spatulée. Son développement antéro-postérieur est très variable selon les genres : la symphyse est allongée chez Rhinoceros et Dicerorhinus, et beaucoup plus courte chez Diceros et Ceratotherium. Le bord antérieur relativement mince dans les deux genres africains est beaucoup plus épais dans les genres asiatiques, en liaison avec le développement des incisives.

La position de l'arrière de la symphyse, prise dans le plan sagittal et relativement à la rangée dentaire, représente un caractère pratique à utiliser et capable d'aider à la reconnaissance d'une espèce :

- D. bicornis. Limites : du milieu de P_3 au milieu de P_4 . Position normale : du milieu de P_3 à l'intervalle $P_3 - P_4$ (81 % de 42 observations).
- C. simum. Limites : du milieu de P_2 à l'intervalle $P_3 - P_4$. Position normale : de l'intervalle $P_2 - P_3$ au milieu de P_3 (81 % de 26 observations).
- D. sumatrensis. Limites : de P_2 à l'avant de P_3 . Position normale : du milieu à l'arrière de P_2 (76 % de 17 observations).
- Rh. unicornis. Limites : de l'avant de P_2 au milieu de P_3 . Position normale : avant ou milieu de P_3 (82 % de 11 observations).
- Rh. sondaicus. Limites : du milieu de P_2 au milieu de P_3 . Position normale : de l'arrière de P_2 au milieu de P_3 (75 % de 28 observations).

La face ventrale de la symphyse est plus ou moins déprimée dans le plan médian chez Dicerorhinus et Rhinoceros alors qu'elle est le plus souvent munie vers l'avant chez Diceros d'une carène saillante. Il existe souvent en avant de la face ventrale des foramens dont le nombre, la taille et la position varient en fonction des individus.

La face dorsale est déprimée transversalement, la dépression pouvant être très forte chez certains D. bicornis.

Les bords externe portent chez Rhinoceros et Dicerorhinus des crêtes saillantes joignant l'angle externe du bord antérieur à la première dent jugale. Ces crêtes n'ont pas d'équivalent chez Diceros et Ceratotherium.

B. La branche horizontale

Elle fait suite sans transition à la partie symphysaire.

La face externe est faiblement concave dorso-ventralement et porte un ou plusieurs trous mentonniers dont la taille et la position relative par rapport aux dents jugales et au bord alvéolaire sont très variables non seulement d'un individu à l'autre mais encore entre les demi-mandibules droite et gauche d'un même individu.

Le bord supérieur ou bord alvéolaire, qui porte les dents jugales, est élargi.

La face interne est toujours beaucoup moins convexe que l'externe.

Le bord inférieur est très convexe longitudinalement chez les rhinocéros africains et plutôt rectiligne chez les asiatiques, surtout Rhinoceros, où il devient sensiblement parallèle à la table d'usure des dents jugales.

La section de la branche horizontale, avec le renflement de la face externe, la forte convexité transversale du bord inférieur et la face interne sub-plane est assez caractéristique du groupe mais est très variable dans le détail en fonction des individus et même de l'âge de ceux-ci.

C. La branche montante

La branche montante a un bord antérieur d'abord très large puis devenant tranchant vers le haut. L'inclinaison de ce bord antérieur par rapport au bord alvéolaire de la branche horizontale constitue un bon caractère de reconnaissance : il s'incline vers l'avant chez Rhinoceros, est à peu près à angle droit chez Dicerorhinus et s'incline nettement en arrière pour Diceros et Ceratotherium.

Le bord antérieur de la branche montante passe vers le haut à l'apophyse coronéide. Celle-ci est plus développée d'avant en arrière chez Diceros et Ceratotherium que pour Dicerorhinus et Rhinoceros ; son sommet est tronqué obliquement chez Diceros alors qu'il forme une courbe plus régulière dans les trois autres genres. L'échancrure sigmoïde est large chez Rhinoceros, moyenne pour Dicerorhinus, plutôt étroite chez Diceros et Ceratotherium.

Le condyle articulaire très puissant porte une double surface articulaire, la partie la plus externe constituant un gond allongé transversalement qui répond à la partie postérieure de l'arcade zygomatique, la partie la plus interne formant un écusson vertical qui répond à la face antérieure de l'apophyse post-glénoïde ; M. Friant (1948) a décrit chez C. simum la présence de trois facettes pour l'ensemble de l'articulation temporo-maxillaire ; en ce qui concerne les autres espèces la transition entre les deux parties de l'articulation est très variable selon les individus : il peut s'agir soit d'un passage progressif plus ou moins insensible, soit d'une nette solution de continuité se résolvant en une crête bien individualisée. Il faut noter que la partie transversale de l'articulation est plus ou moins oblique vers l'extérieur et le haut et que cette obliquité est particulièrement marquée dans le genre Rhinoceros.

En arrière de l'articulation temporo-maxillaire, vers le bas, s'étend le bord postérieur très épais transversalement. Il rejoint le bord inférieur de la branche horizontale au niveau de l'angle de la mâchoire qui constitue le talon, large et arrondi, plus saillant vers l'arrière pour les espèces asiatiques que pour les espèces africaines.

La face interne de la branche montante porte le trou mandibulaire, toujours vaste et dont la forme est très variable. Ce trou se situe chez Diceros et Dicerorhinus au dessous du bord alvéolaire de la branche horizontale, alors qu'il est légèrement au dessus de celui-ci chez Rhinoceros.

- 1 : Longueur, prise du point le plus antérieur de la symphyse (dents antérieures non comprises) au point d'inflexion sur le bord postérieur du talon. Cette dimension ne tient donc pas compte de l'élargissement de la branche montante qui suit immédiatement vers le bas le condyle articulaire, et dont le point le plus postérieur dépasse largement le talon vers l'arrière chez *C. simum*.
- 2 : Distance de l'arrière de la symphyse (donc de son point le plus postérieur dans le plan sagittal) au point d'inflexion sur le bord postérieur du talon.
- 3 à 8 : Hauteurs de la branche horizontale, prises respectivement entre P₂ - P₃, P₃ - P₄, P₄ - M₁, M₁ - M₂, M₂ - M₃, après M₃. Toutes ces hauteurs sont mesurées tangentiellement à la face interne de la branche horizontale et perpendiculairement au bord alvéolaire.
- 9 et 10 : Diamètres transversaux de la branche horizontale, pris entre P₄ - M₁ et ensuite sous l'avant de M₃. Ces deux dimensions sont mesurées normalement à la face interne de la branche horizontale.
- 11 : Longueur de la symphyse, mesurée selon le plan sagittal et tangentiellement à la face crâniale.
- 13 : Diamètre antéro-postérieur de la branche montante pris au niveau de la table d'usure des jugales inférieures, et parallèlement à celles-ci.
- 14 : Diamètre transversal du condyle, pris tangentiellement à sa face supérieure.
- 15 : Hauteur du condyle, mesurée du point le plus élevé de l'articulation (c'est le plus souvent du côté externe) et par rapport à une droite tangente au bord ventral de la branche horizontale et parallèle au bord alvéolaire. En pratique c'est la distance du condyle à la surface sur laquelle repose la mandibule en position normale.
- 16 : Hauteur de l'apophyse coronoïde, prise de son point le plus élevé et menée sur la même tangente au bord ventral que pour la mensuration précédente.

Tabl. 3 – Technique de mensuration des mandibules ; nomenclature détaillée des variables utilisées. On emploiera ce tableau en liaison étroite avec la fig. 4 G.

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
1	43	453,90	420 – 498	16,7106	3,6816	24	543,92	507 – 570	13,8026	2,5376
2	43	370,30	340 – 414	16,5623	4,4726	25	459,50	435 – 488	12,8711	2,8011
3	38	77,08	65 – 90	7,1381	9,2608	24	107,23	85 – 134,5	11,7195	10,9294
4	40	78,35	67 – 92	6,4750	8,2642	25	117,28	96 – 132	9,5252	8,1218
5	41	83,66	73 – 100	6,2962	7,5261	25	123,86	113 – 138	6,6387	5,3599
6	40	89,35	79 – 112	7,2405	8,1035	25	125,82	114 – 140	6,7698	5,3805
7	40	91,05	80 – 116	7,7920	8,5579	25	120,84	113 – 138	6,6531	5,5057
8	35	94,56	83 – 110	7,1019	7,5107	22	127,70	116 – 140,5	6,5930	5,1627
9	43	51,41	44 – 61	4,1364	8,0464	25	59,88	54,5 – 68	3,6236	6,0515
10	43	54,37	46 – 67	4,2469	7,8109	25	61,90	52 – 67	3,9843	6,4367
11	40	109,08	96 – 122,5	5,6958	5,2219	24	132,75	117,5 – 157	9,5097	7,1636
13	43	130,86	106 – 159	10,5047	8,0274	25	190,08	164 – 213	10,9122	5,7408
14	41	111,74	97 – 131,5	7,0879	6,3430	25	115,70	102 – 128	6,3014	5,4463
15	41	226,39	186 – 275	17,3087	7,6455	25	279,06	247 – 355	21,5437	7,7201
16	40	252,15	212 – 308	15,1455	6,0065	24	344,08	303 – 400	20,1708	5,8621

Tabl. 4 – Dimensions comparées des mandibules.

Dicerorhinus sumatrensis

	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
1	18	435,50	408 – 460	13,7808	3,1643
2	18	340,33	320 – 362	10,9799	3,2262
3	17	58,29	49,5 – 65	4,3086	7,3912
4	18	61,08	54 – 68,5	4,1097	6,7280
5	18	64,88	55 – 72	5,0571	7,7936
6	18	67,33	61 – 80	4,4950	6,6758
7	18	67,56	59 – 81	5,4121	8,0113
8	11	70,18	64 – 79	4,4959	6,4061
9	18	36,75	32 – 42	2,6802	7,2932
10	17	41,24	37,5 – 45	2,1945	5,3220
11	18	108,17	97 – 119	6,2872	5,8125
13	17	121,53	112 – 135	7,6249	6,2741
14	18	87,31	77 – 93	3,9561	4,5313
15	18	192,11	171 – 213	10,1482	5,2824
16	18	214,81	195 – 233	9,2754	4,3180

Tabl. 4 – Dimensions comparées des mandibules.

Rhinoceros unicornis

	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
1	11	562,36	526 – 600	20,8579	3,7089
2	11	437,45	399 – 475	19,0544	4,3557
3	11	84,23	69,5 – 95	8,6439	10,2626
4	11	85,00	73 – 92,5	6,5195	7,6606
5	11	89,41	74,5 – 99	8,5755	9,5914
6	11	92,77	81,5 – 101	7,0617	7,6118
7	11	93,77	70 – 106	11,2923	12,0423
8	10	105,65	95 – 113	5,6620	5,3592
9	11	51,32	44 – 56	3,5374	6,8931
10	11	55,55	49,5 – 62	3,4456	6,2033
11	11	153,18	138,5 – 174	9,4611	6,1764
13	11	165,05	151,5 – 183,5	8,6210	5,2234
14	11	132,05	120 – 143	7,2575	5,4962
15	11	296,55	277 – 309	9,8016	3,3052
16	11	322,77	306 – 347,5	13,0410	4,0403

Rhinoceros sondaicus

	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
28	494,05	467 – 518	12,1047	2,4500	
28	387,32	370 – 403	9,5026	2,4534	
27	68,43	56 – 83	6,4026	9,3570	
28	69,09	57 – 85	6,8894	9,9717	
28	70,19	58 – 81,5	6,2927	8,9645	
28	73,36	57 – 83	6,4990	8,8595	
28	76,04	64 – 87,5	5,9081	7,7702	
24	85,40	72 – 98	5,9617	6,9813	
28	42,39	38 – 47	2,4696	5,8256	
27	47,83	40,5 – 53,5	2,8823	6,0257	
28	124,73	105 – 135	6,9900	5,6040	
27	137,98	121,5 – 154	8,6184	6,2461	
28	121,04	110 – 133,5	5,4720	4,5210	
28	229,23	208 – 247	10,0309	4,3758	
28	231,89	209 – 251	11,4288	4,9284	

D. Dimensions de la mandibule

J'applique aux dimensions de la mandibule les mêmes règles que j'ai utilisées pour les dimensions du crâne. La plupart des dimensions retenues sont montrées fig. 4 G. Le tableau 3 donne la liste complète et la définition des variables utilisées.

Les dimensions de la mandibule chez les rhinocéros actuels sont données dans le tableau 4 (A, B, C, D et E). Elles ne concernent que des individus adultes ou sur le point de l'être (M_3 sorties ou presque complètement sorties). Le calcul pour chaque dimension du coefficient de variation v montre que ce coefficient est remarquablement bas pour 1 et 2 où il est inférieur à 4 pour toutes les espèces et même inférieur à 3 pour trois d'entre elles ; il est également bas pour les dimensions 14, 15 et 16, en particulier chez les trois espèces asiatiques. Il est par contre très élevé pour la dimension 3 (v est proche de 10 dans 4 espèces sur 5) et élevé pour les hauteurs de la partie antérieure de la branche horizontale chez les deux Rhinoceros.

Comme pour le crâne c'est Rh. sondaicus qui se révèle l'espèce la plus stable (10 dimensions avec v inférieur à 7) ; la mandibule de D. bicornis est beaucoup plus variable que le crâne (5 dimensions seulement avec v inférieur à 7) cependant que celle de D. sumatrensis se montre au contraire beaucoup moins variable que les crânes de la même espèce.

E. Conclusion à l'étude de la mandibule

Outre les dimensions et proportions, on retiendra comme caractères permettant de différencier les espèces de rhinocéros actuels (et fossiles) la position relative de l'arrière de la symphyse, le développement de la symphyse, la convexité du bord inférieur de la branche horizontale, l'angle du bord antérieur de la branche montante avec le bord alvéolaire, enfin le développement du talon.

3. LA DENTURE

A. La denture antérieure

Les deux espèces africaines actuelles sont totalement dépourvues de denture antérieure fonctionnelle ; on remarquera cependant qu'une telle denture existe sous forme virtuelle chez D. bicornis qui possède à chaque demi-mâchoire un bourgeon affleurant la surface de l'os.

Les trois espèces asiatiques disposent au contraire d'une denture antérieure volumineuse composée :

- en haut de deux I_1 tranchantes qui acquièrent avec l'usure une surface d'abrasion à peu près plane et en forme d'ellipse ;
- en bas deux longues I_2 à section triangulaire, prenant avec l'usure une forme de balonnette et utilisées par l'animal comme armes de combat. Entre ces défenses il existe assez souvent des I_1 dont le développement est très variable (Gray, 1867, p. 1007), avec toutes les transitions entre un simple bouton et une dent cylindrique.
(il ne s'agit pas de canines, contrairement à l'affirmation de H. Loose, 1975, p. 15).

Rappelons que L. Radinsky (1966) a restreint la famille des Rhinocerotidae aux Rhinoceroidea actuels et fossiles disposant de la denture antérieure décrite ci-dessus. K. Heissig (1969) a montré comment évoluait dans le temps la forme de ces incisives.

Les dimensions intéressant les incisives sont leurs diamètres transversaux et antéropostérieurs au niveau du collet.

B. Les dents jugales en général

Terminologie :

Pour des raisons de simplification j'utilise une terminologie classique étroitement dérivée du système dit de Cope-Osborn et je l'applique indifféremment aux molaires, aux molaires de lait et aux prémolaires puisque ces dents sont construites sur le même plan (fig. 5). D. A. Hooijer (1946, p. 4-5) a rappelé les équivalences de cette nomenclature (pour les dents supérieures) avec celles utilisées par les auteurs plus anciens. K. Heissig (1969, p. 10-12, fig. 2-3) a très clairement exposé les correspondances du système Cope-Osborn avec la récente terminologie mise au point par G. Vandebroek, tant pour les jugales supérieures que pour les inférieures.

Afin d'éviter toute ambiguïté et pour ne pas trop surcharger le texte, je préciserai les 5 points suivants :

- j'utilise comme synonymes d'une part les termes d'ectolophe et de muraille externe, d'autre part ceux de vallée médiane et de médisinus.
- je restreins le terme de médifossette à une partie isolée du médisinus formée soit par coalescence crochet-crista, soit par venue du crochet au contact de l'ectolophe, soit encore par soudure distale des deux branches d'un crochet bifide. J'entends par préfossette une partie antérieure de la médifossette, isolée par exemple par confluence de l'anticrochet et de la crista. Cela correspond à la définition de H. F. Osborn (1900, p. 232, fig. 1). Notons que K. Heissig (1969) confond préfossette et postfossette (p. 10) et indique fig. 2 b p. 11 comme préfossette une échancrure du protolophe.
- au terme de sillon protoconal (traduction du protocone fold dont l'importance a été soulignée en 1946 par D. A. Hooijer) je préfère le plus souvent l'expression d'étranglement du protocône, car un sillon protoconal très marqué sur la face antérieure du protolophe s'accompagne en général d'un sillon ou d'une amorce de sillon sur la face postérieure de celui-ci. Remarquons à ce propos que lorsqu'il existe un sillon protoconal bien marqué sur la face postérieure, je ne considère pas la côte verticale qui suit le sillon vers l'extérieur comme un anticrochet : un anticrochet véritable est un pli moins épais situé plus labialement, sensiblement en face du crochet, comme son nom l'indique.
- je n'utilise pas les désignations de protoconule, métaconule ou hypostyle, qui n'apportent rien à notre propos.
- pour les jugales inférieures je préfère le terme de vallée antérieure (interne) et vallée postérieure (interne) à ceux de fossé du trigonide et fossé du talonide, ou encore à ceux de métaflexide et d'entoflexide.

Nombre des dents jugales et remplacement dentaire :

Il y a par demi-mâchoires 4 molaires de lait (D1, D2, D3, D4), 3 ou 4 prémolaires (P1 rarement conservée, P2, P3, P4) et 3 molaires (M1, M2 et M3). L'ordre d'éruption des dents définitives est relativement facile à déterminer dès lors qu'on dispose d'un nombre suffisant de crânes juvéniles. Cette condition est beaucoup plus difficile à remplir en ce qui concerne les dents de lait. Il y a donc successivement sortie des molaires de lait (chez Ceratotherium simum simum, D3 puis D2, D4 et D1 selon R. Bigalke et al., 1950, p. 525) puis dans un ordre identique pour les supérieures et les inférieures :

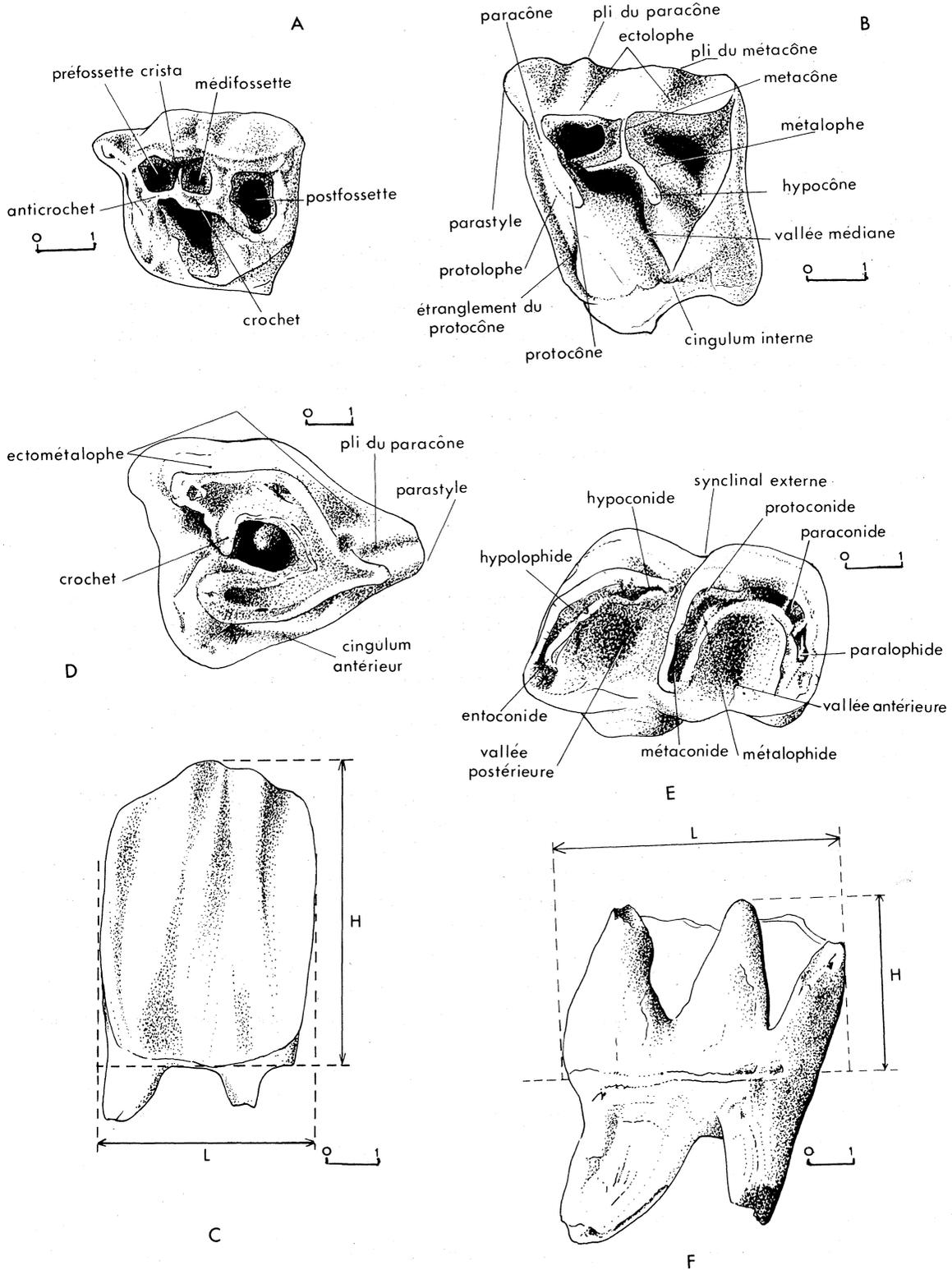


Fig. 5 — Nomenclature et mensurations des dents jugales. (*D. hemitoechus* du Pleistocène supérieur de la grotte du Castillo, Espagne).

A : P² gauche, vue occlusale.

C : P⁴ gauche, vue labiale

E : M₃ gauche, vue occlusale

B : P⁴ gauche, vue occlusale

D : M³ droite, vue occlusale

F : M₃ gauche, vue linguale

- . sortie de M1
- . chute de D2 et sortie de P2
- . chute de D3 et sortie de P3
- . sortie de M2
- . chute de D4 et sortie de P4
- . sortie de M3
- . chute de D1

H. von Meyer (1864, p. 252) et A. Würm (1912, p. 24) ont déterminé des ordres très voisins pour des rhinocéros fossiles du Quaternaire européen.

Les variations individuelles portent sur l'espacement de ces divers stades, et parfois sur l'ordre relatif des sorties de M2, P4 et M3. D1 peut disparaître tôt ou au contraire persister jusqu'à un âge avancé ; il semble que dans le premier cas elle puisse quelquefois être remplacée par une P1 (cf. infra).

C. Dents jugales supérieures

a. Disposition et structure générale

Toutes les jugales supérieures sont construites sur le même plan, avec des modifications pour les deux premières (D1 et P1, D2 et P2) et pour la dernière (M3). La dent est constituée (fig. 5 A et B) d'une lame longitudinale ou ectolophe, portant le paracône et le métacône et munie extérieurement (labialement) d'un maximum de 5 plis verticaux (parastyle, pli du paracône, mésostyle, pli du métacône, métastyle) lame sur laquelle viennent s'accoler du côté interne (lingual) deux lames transversales, à l'avant le protolophe portant le protocône, à l'arrière le métalophe portant l'hypocône. Les 3 lames sont issues d'un fût quadratique prolongé au-delà du collet par 3 ou 4 racines. Le protolophe par sa face caudale et le métalophe par sa face rostrale constituent les deux flancs de la vallée médiane ou médisinus dans laquelle existent en général des replis d'émail : crochet issu du métalophe, crista issue de l'ectolophe, anticrochet issu du protolophe. Ces replis peuvent exister ou non, être simples ou multiples, et même se fusionner pour isoler une médifossette et plus rarement une préfossette. Des cingulum existent en avant et en arrière, plus rarement côté lingual, exceptionnellement côté labial.

M³ diffère du plan de base, dans la plupart des espèces, par son fût triangulaire d'où ne naissent que deux lames, un protolophe normal et un ecto-métalophe provenant de la fusion de l'ectolophe et du métalophe (fig. 5 D).

D² et P² se distinguent du plan de base par l'allongement de la partie antérieure de l'ectolophe, la longueur du parastyle, l'obliquité vers l'avant et le collet du pli du paracône (qu'il devient alors difficile à distinguer d'un mésostyle oblique) et la tendance à la réduction du protolophe. La variabilité individuelle est forte, comme l'ont illustré E. H. Colbert & D. A. Hooijer (1953, p. 101, fig. 39-40) pour un rhinocéros du Quaternaire de Chine.

La première dent jugale supérieure existe en général chez D. bicornis, Rh. unicornis et Rh. sondaicus ; elle est fréquemment absente chez D. sumatrensis et toujours absente chez C. simum adulte. Il s'agit, lorsqu'elle existe, d'une très petite dent à peu près dépourvue de protolophe et construite selon le plan de base mais très simplifié. C'est le plus souvent une D¹ qui perdure, ainsi qu'en témoignent la minceur de l'émail et le degré d'abrasion, mais il arrive que ce soit une vraie prémolaire : j'interprète le crâne de D. bicornis de la pl. 2 B (Musée de Nairobi, n° OM 2 056) comme portant sur sa rangée dentaire gauche une P1 poussée à côté de la P2 et en arrière de la D1 persistante ; à droite la P1 est à sa place normale. Le crâne de Rh. unicornis n° 1972-722 du BMNH porte à droite une D¹ très usée suivie de l'alvéole vide d'une D² ou d'une P², puis une D³ très usée avec une P³ affleurant en dessous, puis une D⁴ et une M¹ ; à gauche la rangée dentaire est très semblable sauf qu'une P¹ pointe, au même degré de mise en place que la P³ et la M² (pl. 1).

Les anomalies dentaires ne sont pas rares. E. Patte (1934) signale des excroissances anormales sur des dents de diverses espèces actuelles et fossiles. D. A. Hooijer (1946) décrit et figure (p. 38 et pl. I) une M³ anormale de Rh. sondaicus ; V. Vialli (1955) figure un crâne de C. simum dont la P⁴ droite est basculée à 90° avec l'ectolophe tourné vers l'arrière. Outre le crâne de D. bicornis cité plus haut, j'ai pu observer parmi les anomalies les plus notables : chez C. simum, un crâne aux P⁴ à demi avortées (BMNH, n° 1930-7-26-1), et un autre crâne avec les M¹ et M² dont les médianus sont dépourvus d'ouverture linguale, protocône et hypocône venant au contact (BMNH, n° 1852-12-9-1) ; chez D. sumatrensis, une P⁴ retournée à 90° (crâne n° 1868-4-15-1 du BMNH) ; chez Rh. unicornis, un crâne avec sa rangée dentaire droite normale et une rangée dentaire gauche munie d'une P³ oblique précédée de deux P² successives et disposées en V l'une par rapport à l'autre (Leiden, n° 19580, cat. a).

b. Caractères qualitatifs

A la suite de G. Cuvier (1834), de J. de Christol (1834) et de H. M. D. de Blainville (1839-1864), les auteurs ont étudié un grand nombre de caractères qualitatifs qu'il est possible de regrouper en 7 catégories :

- les plis internes : présence ou absence, dédoublement éventuel et taille relative du crochet, de la crista et de l'anticrochet ; angle entre crochet et métalophe ; existence ou non de pré-fossette et de médifossette fermées par coalescence des plis internes.
- les cingulum : présence et développement du cingulum interne ; existence d'un cingulum externe ; dessin du cingulum antérieur ; allure du cingulum postérieur et existence éventuelle de tubercules sur celui-ci, en arrière de la post-fossette.
- l'étranglement du protocône : présence ou absence de pli protoconal sur la face antérieure et éventuellement sur la face postérieure du protolophe.
- les profondeurs relatives de la vallée médiane et de la post-fossette.
- l'aspect de la surface de l'émail et l'importance du ciment.
- l'isolement à leur sommet des tubercules principaux (paracône, métacône, protocône et hypocône) sur la dent non usée.
- les plis de la muraille externe : présence et importance des différents plis, dessin de l'angle antéro-externe.

L'examen de séries très importantes de dents actuelles et fossiles m'a montré que la valeur de ces 7 groupes de caractères était très inégale : beaucoup sont soumis à la variabilité individuelle (et quelquefois même différent entre les côtés droit et gauche du même individu) ; certains caractères varient avec le degré de l'usure de la dent ; d'autres sont généralement valables, c'est-à-dire qu'ils se manifestent dans la majorité des cas mais pas toujours ; d'autres enfin sont bons dans la totalité des cas. Tous ces caractères ayant été abondamment utilisés dans les diverses études odontologiques en tant que critères de distinction entre les espèces actuelles et fossiles, je les reprendrai donc point par point :

- les plis internes :

la crista est une formation relativement labile :

- + chez D. bicornis elle est présente ou plus fréquemment absente aux D³, P², P³ et M¹, le plus souvent présente aux D⁴ et P⁴, en général absente aux M², presque toujours absente aux M³ ; j'ai noté deux cas d'asymétrie pour les P⁴ et les M² de deux crânes.
- + chez C. simum elle est presque toujours présente.
- + chez D. sumatrensis elle est en principe absente aux P², M² et M³, et fréquemment absente aux P³, P⁴ et M¹.

- + chez Rh. unicornis elle est en général présente, mais peut manquer aux M³.
 - + chez Rh. sondaicus elle est le plus souvent présente aux D, rare aux P², assez rare aux P³ et P⁴, absente aux M.
- . le crochet est au contraire de la crista une formation constante. Son angle avec le métallo-
phe varie pour chaque dent avec l'usure de la dent :
- + chez D. bicornis il est presque toujours présent. Il est fréquemment double ou bifide aux P, parfois aussi aux M.
 - + chez C. simum il est toujours présent en principe ; j'ai observé un cas d'asymétrie aux deux P² d'un même crâne.
 - + chez D. sumatrensis il est souvent absent aux P², assez souvent présent aux P³, souvent aux P⁴ et normalement présent aux M ; il est parfois double aux M¹ et aussi aux P³ bien que W.H. Flower (1876) ait écrit que cela ne se produisait jamais aux prémolaires.
 - + chez Rh. unicornis il est en général présent et assez souvent double, en particulier aux P⁴ et M³.
 - + chez Rh. sondaicus il est en général présent aux P² et P³, toujours présent aux P⁴ et aux M, souvent bifide aux P³, P⁴ et M².
- . l'anticrochet est encore plus labile que la crista.
- + chez D. bicornis il est parfois présent aux D³ et D⁴.
 - + chez C. simum il est en général absent, exceptionnellement présent aux P³ et M¹ ;
 - + chez D. sumatrensis il est en principe absent.
 - + je ne l'ai jamais observé chez Rhinoceros.
- . la présence d'une médifossette constitue un caractère remarquable immédiatement observable, qui a été très souvent utilisé.
- + chez D. bicornis elle est relativement fréquente aux D2 et aux P (surtout aux P⁴), exceptionnelle aux M ; j'ai observé 3 cas d'asymétrie dont 2 pour des P⁴ et un pour des M¹.
 - + chez C. simum elle est très fréquente à toutes les dents. W.H. Flower (1876) a montré qu'elle n'existait pas toujours et qu'il pouvait y avoir asymétrie ; j'ai observé des cas d'asymétrie entre des M² et des M³.
 - + chez D. sumatrensis elle est exceptionnelle ; je l'ai observée sur une M³.
 - + chez Rh. unicornis elle est très fréquente aux P et aux M¹, moins fréquente aux M² (pour lesquelles j'ai observé un cas d'asymétrie) et aux M³. W.H. Flower (1876) puis R. I. Pocock (1944) ont montré que dans cette espèce la fermeture de la médifossette n'était pas un caractère constant.
 - + chez Rh. sondaicus on ne la rencontre pas en principe aux M, exceptionnellement aux P, parfois aux D, ce qui correspond aux observations de W.H. Flower (1876) et de R. I. Pocock (1944).

- les cingulums

- . le cingulum antérieur est très rarement observable sur du matériel actuel car il ne peut être étudié que sur des dents isolées. Son examen sur de très nombreuses dents fossiles m'a montré qu'il était très variable.

- . le cingulum postérieur est également et pour la même raison difficile à observer sur du matériel actuel. D. A. Hooijer (1946, p. 10) a établi qu'il était très variable.
- . le cingulum externe est en principe absent dans les espèces actuelles, mais est bien développé pour certaines espèces fossiles comme celles faisant partie du genre Brachypotherium.
- . le cingulum interne est une formation remarquable dont les auteurs ont beaucoup parlé.
 - + chez D. bicornis il est très marqué aux D², D³, D⁴ et aux P, où il est en général continu ; il est présent mais le plus souvent discontinu aux M¹ ; il est discontinu ou absent aux M² et M³.
 - + chez C. simum il est en principe absent ou réduit à un tubercule à l'embouchure du médian (Hooijer, 1958) ; j'ai observé à plusieurs reprises qu'il était net à la D².
 - + chez D. sumatrensis il est assez souvent absent aux P, présent (discontinu) ou absent aux M¹ et M², en général absent aux M³.
 - + chez Rh. unicornis il est en principe absent.
 - + chez Rh. sondaicus il est fréquent aux P mais toujours faible et discontinu, rare aux M¹, le plus souvent absent aux M² et M³.

- l'étranglement du protocône

D. A. Hooijer a été le premier à établir l'importance de ce caractère (1946).

- + chez D. bicornis il est exceptionnel aux D et aux P² et P³, assez rare aux P⁴, assez fréquent aux M. Quand il existe il est toujours faible.
- + chez C. simum il est en général absent aux P, quelquefois présent aux M mais l'épaisseur du cément ne permet en général pas de l'observer.
- + chez D. sumatrensis il est rare aux P, où il est faible quand il existe et présent aux M ; c'est le critère préférentiel utilisé par D. A. Hooijer (1946) pour distinguer les molaires de D. sumatrensis de celles de Rh. sondaicus.
- + chez Rh. unicornis il est en général présent aux P³, P⁴ et M¹ et fréquent aux M² et M³ (j'ai observé un cas d'asymétrie).
- + chez Rh. sondaicus il est en principe absent, mais je l'ai observé sur deux P³, une P⁴, une M¹, deux M², une M³.

- les profondeurs relatives de la vallée médiane et de la post-fossette :

A la suite de W. H. Flower (1876), D. A. Hooijer (1946, p. 11) y reconnaît un bon critère de distinction entre les molaires de Rh. sondaicus (postfossette presque toujours moins profonde) et celles de D. sumatrensis (postfossette en général aussi profonde et quelquefois plus profonde que la vallée médiane). Chez D. bicornis qui est l'espèce actuelle pour laquelle j'ai disposé du plus grand nombre d'individus, les profondeurs relatives m'ont paru très variables.

- la surface du fût et des parties latérale, rostrale et caudale de la dent :

Il y a beaucoup de cément chez les espèces les plus hypsodontes : Rh. unicornis et surtout C. simum où la couche acquiert une épaisseur considérable, mais les autres espèces en ont

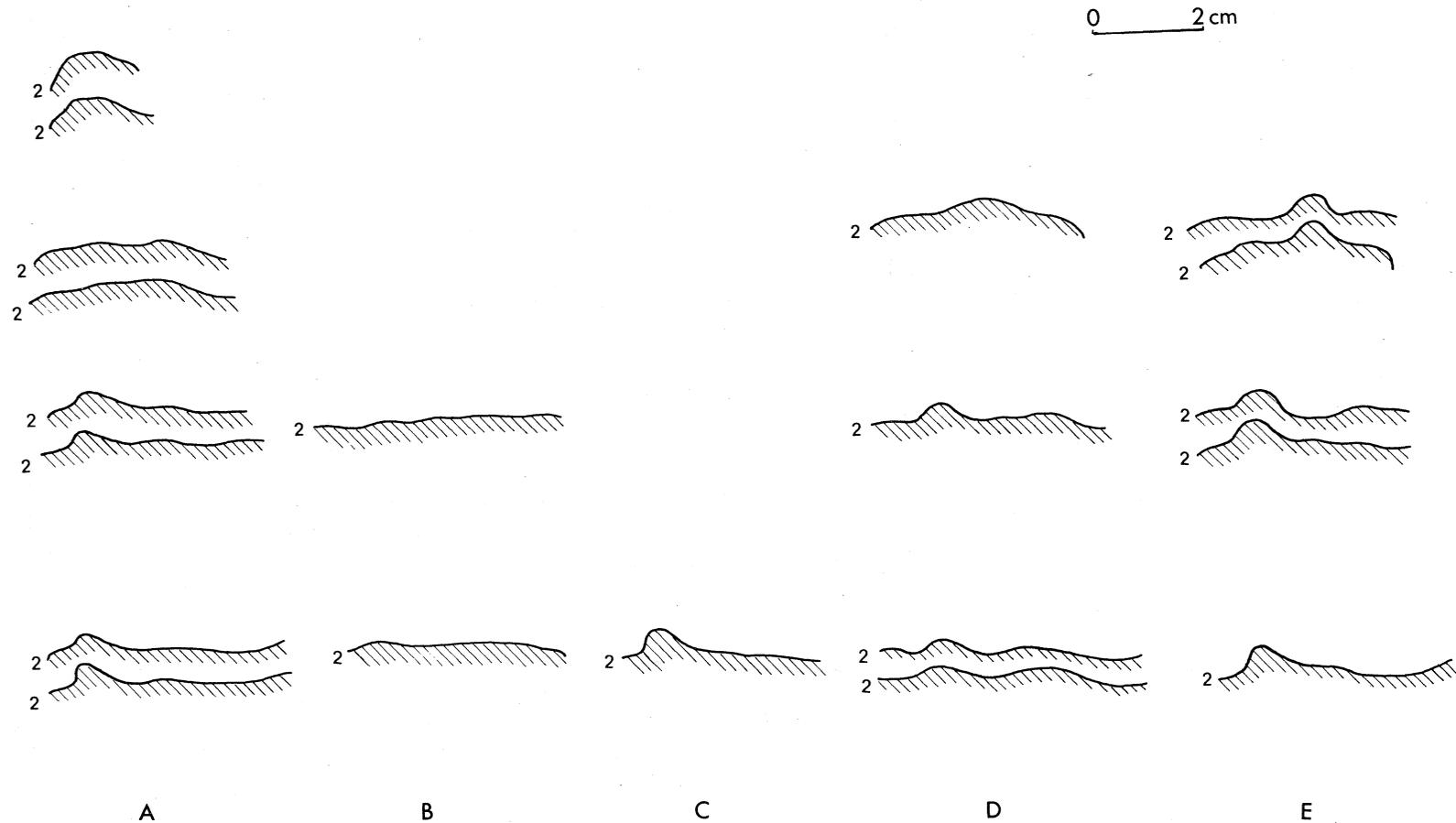


Fig. 6 — Profils des ectolophes des molaires de lait chez les rhinocéros actuels. De haut en bas pour chaque ensemble :

A : D¹, D², D³ et D⁴ de *D. bicornis* (deux exemples de chaque)

B : D³ et D⁴ de *C. simum*

C : D⁴ de *D. sumatrensis*

D : D², D³ et D⁴ de *Rh. unicornis* (deux exemples pour D⁴)

E : D², D³ et D⁴ de *Rh. sondaicus* (deux exemples pour D² et pour D³)

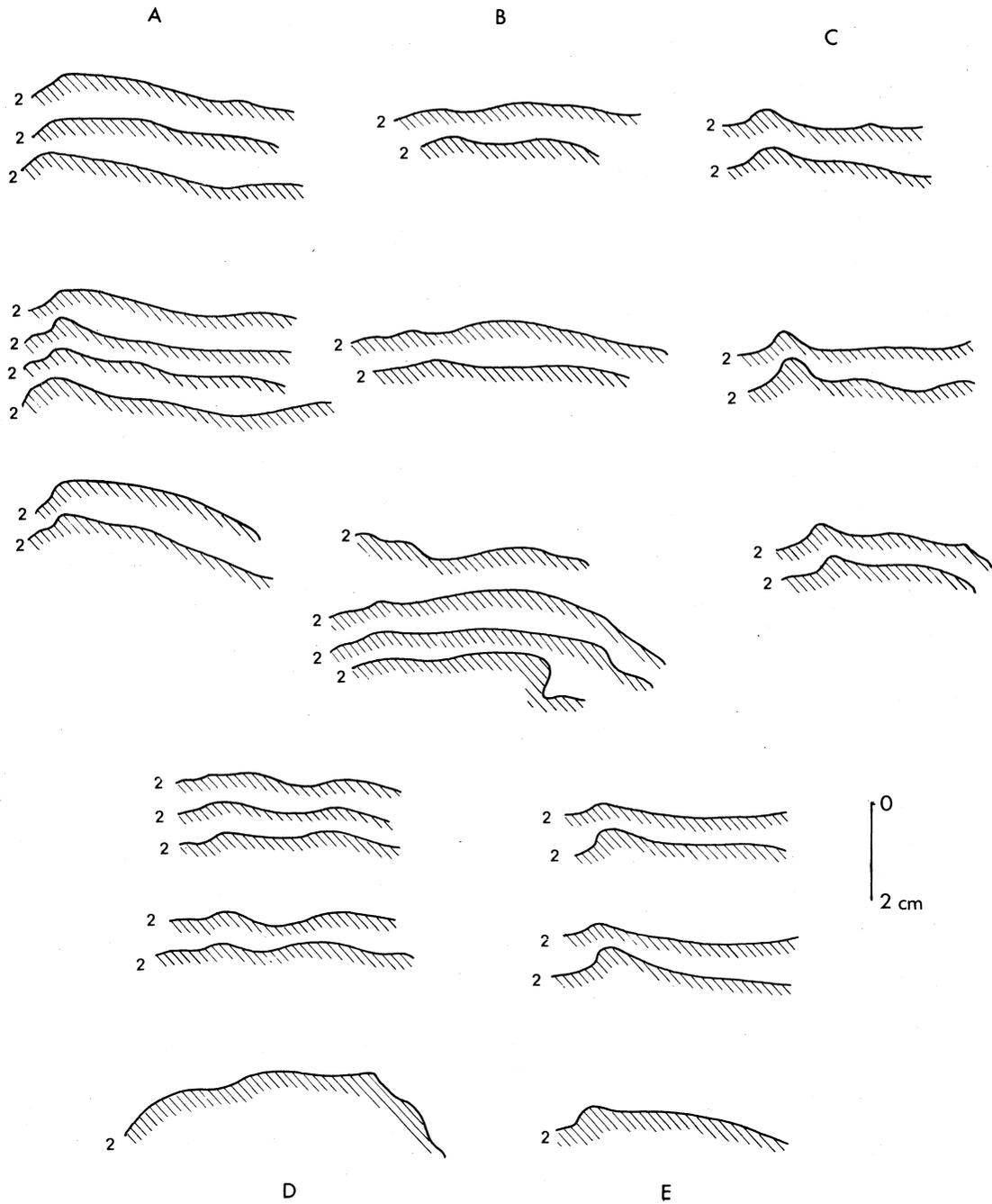


Fig. 7 – Profils des ectolophes des molaires chez les rhinocéros actuels. De haut en bas pour chaque ensemble :

A : M^1 (trois exemples), M^2 (quatre exemples) et M^3 (deux exemples) de *D. bicornis*

B : M^1 (deux exemples), M^2 (deux exemples) et M^3 (quatre exemples) de *C. simum*

C : M^1 , M^2 et M^3 de *D. sumatrensis* (deux exemples de chaque)

D : M^1 (trois exemples), M^2 (deux exemples) et M^3 de *Rh. unicornis*

E : M^1 (deux exemples), M^2 (deux exemples) et M^3 de *Rh. sondaicus*

aussi et de plus, même pour le matériel actuel, la conservation du cément est en général mauvaise. Il importe donc de se méfier de ce critère.

La surface de l'émail est plus finement chagrinée chez ces deux mêmes espèces particulièrement pour C. simum ; nous retrouverons ce caractère pour une espèce quaternaire et c'est là un assez bon critère de distinction.

- l'isolement à leur sommet des cônes principaux :

Le protocône est isolé par échancrure du protolophe aux P² des trois espèces asiatiques. R. I. Pocock (1944) a écrit qu'il en était de même pour la plupart des P³ de Rh. unicornis et D. sumatrensis. Notons que cet isolement est plus ou moins marqué selon les individus car l'importance de l'échancrure du protolophe n'est pas constante ; cet isolement ne constitue d'ailleurs pas un caractère absolu et il existe au Musée de Leiden un crâne de D. sumatrensis dont les P² sont asymétriques de ce point de vue, le protocône de la gauche étant isolé et pas celui de la P² droite (Leiden, cat. g.).

Chez D. sumatrensis l'hypocône des P², P³ et P⁴ fraîches est isolé par échancrure du métalophe, et nous avons là un bon caractère spécifique que nous retrouverons pour des espèces miocènes appartenant au même genre.

- l'allure de la muraille externe :

Il s'agit là d'un problème qui a fait l'objet de nombreux travaux sans pour autant qu'il ait été résolu. Ces travaux se sont attachés à décrire le parastyle, le pli du paracône, le métastyle, indépendamment les uns des autres et sans tenir compte de leur évolution en fonction de la hauteur du fût. Il est cependant possible de considérer globalement ce problème en le posant ainsi : il s'agit de décrire un profil complexe que de nombreux essais m'ont montré constituer le meilleur critère de distinction des dents jugales supérieures des différentes espèces ; ce profil est pris au moyen d'un conformateur de profil, en un point situé sur le pli du paracône, entre 2 et 3 cm au dessus du collet et parallèlement à celui-ci ; après un premier essai concluant (Guérin in Beden & Guérin, 1973) l'utilisation systématique de cette méthode m'a donné les résultats suivants pour les espèces actuelles (fig. 6, 7, 8) :

+ D. bicornis : D¹ à muraille externe très convexe, sans pli bien net ; D² avec pli du paracône absent ou très faible ; un mésostyle toujours très faible constitue le principal point d'inflexion, sa présence n'étant pas aussi exceptionnelle que l'affirment D. A. Hooijer & R. Singer (1960, p. 120). D³ et D⁴ avec fort pli du paracône, mésostyle faible, métastyle divergent vers l'arrière et l'extérieur. M¹ et M² avec pli du paracône moyen et faible dépression au niveau du métacône. M³ avec pli du paracône épais et peu saillant, muraille externe à peu près régulièrement convexe. P¹ dépourvue de repli, à profil assez régulier, de convexité moyenne. P² à profil assez régulier de convexité moyenne et pli du paracône très faible ou nul. P³ et P⁴ avec pli du paracône plus ou moins saillant mais toujours net ; en arrière de ce pli profil relativement plat.

+ C. simum : D², D³ et D⁴ à profil régulièrement ondulé au niveau du pli du paracône, du mésostyle et du pli du métacône. Molaires avec pli du paracône faible ou nul et mésostyle épais. Les prémolaires sont proches des molaires ; pour P³ et P⁴ la convexité maximale se situe au niveau du mésostyle.

+ D. sumatrensis : molaires avec pli du paracône épais et saillant ; le pli du métacône est faible aux M¹, les M² ont un petit mésostyle ; le métastyle tend à diverger vers l'arrière et l'extérieur. P² avec fort pli du paracône et faible métastyle. P³ et P⁴ ont de très forts plis du paracône et du métacône leur donnant un profil en W caractéristique.

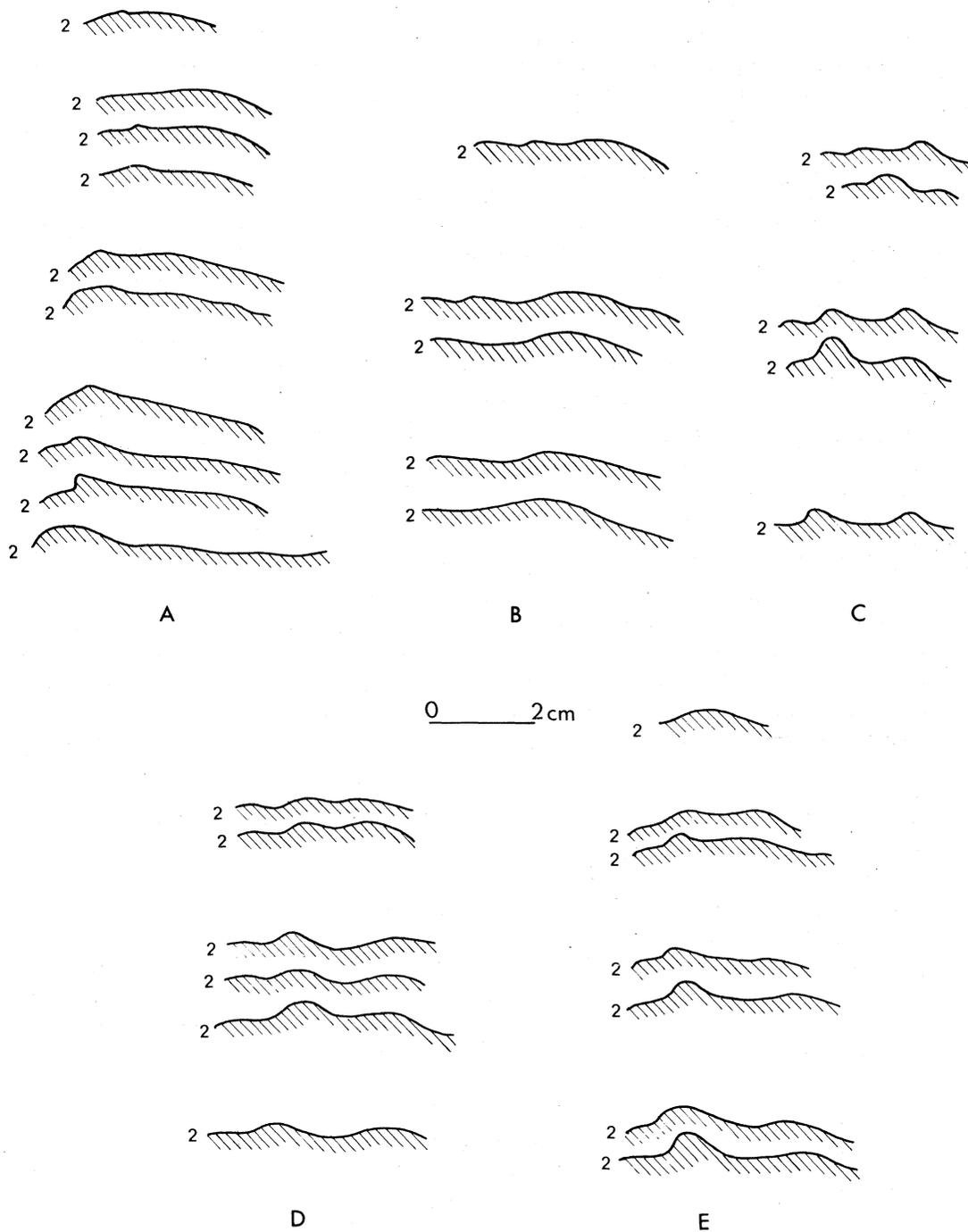


Fig. 8 – Profils des ectolophes des prémolaires chez les rhinocéros actuels. De haut en bas pour chaque ensemble :

A : P¹, P² (trois exemples), P³ (deux exemples) et P⁴ (quatre exemples) de *D. bicornis*

B : P², P³ (deux exemples) et P⁴ (deux exemples) de *C. simum*

C : P² (deux exemples), P³ (deux exemples) et P⁴ de *D. sumatrensis*

D : P² (deux exemples), P³ (trois exemples) et P⁴ de *Rh. unicornis*

E : P¹, P² (deux exemples), P³ (deux exemples) et P⁴ (deux exemples) de *Rh. sondaicus*.

+ Rh. unicornis : Molaires avec profil formé de deux amples ondulations successives correspondant aux plis du paracône et du métacône. P² avec fort relief médian correspondant à un pli du paracône oblique vers l'avant et le collet ; P³ et P⁴ ont un ectolophe largement ondulé comme les molaires. Notons à ce propos que E. H. Colbert (1942) a parlé d'un ectolophe plat et qu'il a été contredit par R. I. Pocock (1944, p. 444).

+ Rh. sondaicus : les molaires ont un angle antéro-externe très nettement bilobé, ce qui a été relevé par de nombreux auteurs (E. H. Colbert, 1942 ; R. I. Pocock, 1944 ; E. H. Colbert & D. A. Hooijer, 1953 ; C. Guérin & C. Mourer, 1969) ; après cette bilobation due à la proximité et à la similitude de développement du parastyle et du pli du métacône, le profil de la muraille externe est à peu près plat. Aux prémolaires P¹ a un ectolophe dépourvu de pli et faiblement et régulièrement convexe ; P² porte un fort pli du paracône et un faible pli du métacône ; P³ et P⁴ ont un très fort pli du paracône et un faible pli du métacône, ce qui leur donne un profil en W asymétrique.

c. Caractères quantitatifs

Il s'agit d'abord de la longueur et de la largeur de chaque dent. Dans le cas d'une dent d'usure nulle ou très faible, j'ajoute la hauteur et je calcule l'indice d'hypsodontie. En ce qui concerne les dents incluses dans des rangées dentaires (c'est la règle générale pour les animaux actuels mais pas pour les animaux fossiles chez qui les dents se trouvent le plus souvent à l'état isolé) il s'agit aussi des longueurs des 4 segments dentaires. Ces différentes dimensions sont toujours exprimées en mm et prises à 0,5 mm près. Les tableaux 5 A, B, C, D, E donnent les dimensions des dents des espèces actuelles.

- la longueur : c'est la longueur maximale entre perpendiculaires, prise parallèlement au collet ; c'est donc une dimension analogue à la longueur de la coque d'un navire (fig. 5 C). A la différence de nombreux auteurs, parmi lesquels je citerai les premiers travaux de D. A. Hooijer et les études plus récentes de K. Heissig (1969 ; 1972) j'ai abandonné après de nombreuses tentatives la mesure de la longueur au niveau du collet, qui s'est révélée trop imprécise puisqu'elle était prise entre deux convexités à grand rayon de courbure ne permettant pas de définir deux points d'inflexion précis. La longueur telle que je la mesure implique cependant une distinction d'une part entre les dents d'usure nulle, faible et moyenne, d'autre part entre les dents d'usure forte ou très forte, puisque la longueur maximale de l'ectolophe se situe un peu distalement par rapport à la mi-hauteur du fût. Dans tous mes tableaux de mesures j'élimine donc, pour la longueur, les dents trop usées ; d'autre part, pour les rhinocéros fossiles, je présente les dimensions des dents isolées dans des tableaux distincts de ceux concernant les dents incluses dans des rangées dentaires ; en effet la différence de manipulation est totale et les causes d'incertitude sont donc tout à fait différentes.
- la largeur est la largeur maximale. Elle est prise au niveau du collet, entre le pli du paracône et l'extrémité linguale du protolophe, et n'est donc pas affectée par le degré d'usure de la dent. De nombreux essais m'ont convaincu du peu d'utilité de mesurer la largeur au niveau du métalophe.
- la hauteur n'est mesurée que pour les dents non usées ou d'usure très faible. C'est la distance du point le plus haut de la muraille externe (en principe le paracône) au collet (fig. 5 C). Remarquons qu'elle est beaucoup plus facile à mesurer sur des dents isolées que sur des dents incluses dans des rangées dentaires, ce qui explique le petit nombre de mesures obtenues pour les espèces actuelles par rapport au grand nombre de mesures concernant les espèces fossiles ; certaines des mesures ob-

tenues pour les espèces actuelles impliquent une radiographie puisque la rareté du matériel n'autorise pratiquement jamais la mutilation d'un crâne.

L'indice d'hypsodontie est exprimé par la formule $Hy = 100 \times H/L$. C'est un caractère quantitatif très important pour tous les herbivores puisqu'il est étroitement lié à leur régime alimentaire. A titre indicatif et en dépit des difficultés inhérentes au matériel actuel, j'ai obtenu les quelques chiffres suivants :

+ <u>D. bicornis</u> :	P ² :	135,94
	P ³ :	140,70
	P ⁴ :	134,65 et 142,20
	M ³ :	121,15 ; 102,36 ; 88,54 (pour ce dernier, bourgeon sans doute incomplètement calcifié à la base)
	D ¹ :	102,13
+ <u>C. simum</u> :	D ² :	98,80
	D ³ :	80,00 et 93,20
	P ⁴ :	188,68 et 201,96
	M ³ :	136,76
+ <u>D. sumatrensis</u> :	P ² :	118,97
	P ³ :	122,67
+ <u>Rh. unicornis</u> :	P ³ :	139,00
	P ⁴ :	121,57
+ <u>Rh. sondaicus</u> :	P ² :	105,33
	P ⁴ :	125,0
	M ³ :	89,29

- les dimensions des segments dentaires :

Elles comprennent :

- . la longueur maximale de la rangée dentaire, du point le plus mésial de la première dent jugale au point le plus distal de la M³.
- . la longueur du segment prémolaire, prise sur l'extérieur : c'est la distance de la tangente au parastyle de la première jugale à la tangente au métastyle de la P⁴.
- . la longueur des deux dernières prémolaires ; c'est une mesure analogue à la précédente représentant la distance maximale du parastyle de P³ au métastyle de P⁴.
- . la longueur du segment molaire, du parastyle de M¹ au point le plus postérieur de la M³. On remarquera que la somme des longueurs du segment prémolaire et du segment molaire est supérieure à la longueur de la rangée dentaire, ce qui s'explique par la disposition en courbe de la rangée et par l'intrication des dents entre elles.
- . le rapport $\frac{\text{longueur du segment molaire}}{\text{longueur des deux dernières P}}$ constitue d'une part un bon caractère spécifique, d'autre part un moyen de connaissance du degré de l'évolution d'une espèce donnée (Guérin et al., 1969).*

* Voir aussi le chapitre III : modalités de l'évolution au niveau des espèces actuelles, 1, l'évolution dans le temps.

A : *Diceros bicornis*

	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
P ¹ L	19	21,58	18 – 27,5	2,3585	10,9299
I	34	20,31	15,5 – 31	2,6714	13,1540
P ² L	29	34,09	30 – 41,5	2,8879	8,4726
I	41	38,67	31,5 – 45	2,9635	7,6635
P ³ L	32	42,39	37 – 51,5	3,0046	7,0880
I	40	52,04	45 – 63	4,5098	8,6664
P ⁴ L	33	47,76	39 – 56,5	3,9193	8,2067
I	40	59,56	53 – 69,5	4,1481	6,9644
M ¹ L	32	54,48	41 – 65	4,7527	8,7231
I	41	59,64	52,5 – 68	3,9453	6,6145
M ² L	33	58,92	48 – 71	4,5639	7,7455
I	41	60,57	53,5 – 71	3,6955	6,1009
L abs.	30	54,43	47,5 – 67,5	4,7881	8,7963
M ³ L anat.	31	44,26	39 – 54,5	4,3260	9,7745
I	35	54,61	43,5 – 63	4,1499	7,5986
L. RD	50	264,09	222 – 316	15,1181	5,7246
L P.	53	130,75	97 – 161	10,8067	8,2648
L P. 3-4	54	84,13	67,5 – 103	6,5316	7,7637
L M.	51	148,45	137 – 174	7,8557	5,2918

B : *Ceratotherium simum*

	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
P ² L	8	39,25	36 – 46	3,6449	9,2865
I	14	37,93	36 – 44	2,2175	5,8466
P ³ L	11	47,27	43 – 57	4,4741	9,4645
I	16	51,16	43,5 – 58	3,9188	7,6605
P ⁴ L	9	50,22	45 – 55	3,3176	6,6059
I	16	59,47	49,5 – 69	5,7168	9,6131
M ¹ L	12	55,54	42,5 – 70	8,4998	15,3036
I	16	61,16	50,5 – 72	5,8387	9,5472
M ² L	12	64,13	58 – 73,5	4,8294	7,5313
I	17	62,35	50,5 – 74	7,9210	12,7035
L abs.	14	69,18	53 – 83,5	10,0567	14,5374
M ³ L anat.	13	62,46	45 – 78	8,9941	14,3994
I	11	55,09	43 – 67,5	7,8797	14,3032
L. RD	21	272,74	245,5 – 314	17,8259	6,5359
L P.	20	124,05	103 – 148	11,5814	9,3360
L P. 3-4	23	88,67	62 – 106	8,9931	10,1418
L M.	21	166,76	148,5 – 186	10,6308	6,3748

Tabl. 5 – Dimensions comparées des dents supérieures.

C : *Dicerorhinus sumatrensis*

		n	moy.	mini - maxi	écart-type	v
P ²	L	9	29,61	27 - 32	1,7814	6,0161
	I	15	32,10	27 - 36,5	2,4942	7,7703
P ³	L	8	35,63	33,5 - 37,5	1,5526	4,3583
	I	15	40,67	37 - 47	3,0628	7,5315
P ⁴	L	8	37,31	36 - 39	1,1933	3,1982
	I	14	46,07	42,5 - 51,5	2,4483	5,3142
M ¹	L	9	47,94	46 - 51,5	1,9913	4,1533
	I	16	49,38	46,5 - 54	2,4460	4,9540
M ²	L	10	50,35	47,5 - 55	2,2242	4,4175
	I	16	51,78	48 - 57	2,4081	4,6505
M ³	L abs.	7	50,79	47,5 - 56	2,8890	5,7084
	L anat.	9	38,17	35 - 40,5	2,0916	5,4803
	I	9	46,17	44,5 - 47,5	1	2,1660
L.RD		12	204,67	180,5 - 232	14,4542	7,0623
L P.		14	95,43	80,5 - 114	10,7163	11,2297
L P. 3-4		16	67,91	55,5 - 85	6,8488	10,0858
L M.		14	123,71	112 - 131	5,6388	4,5579

D : *Rhinoceros unicornis*

E : *Rhinoceros sondaicus*

	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	
P ¹	L					13	24,38	21,5 - 27	1,9595	8,0359	
	I	6	23,67	21 - 28	2,3166	12	19,50	17 - 22,5	1,7451	8,8493	
P ²	L	4	40,88	37 - 45,5	4,0491	13	34,73	30 - 38,5	2,9482	8,4889	
	I	9	45,69	43 - 48	2,0378	4,4597	20	39,75	34,5 - 44	2,6827	6,7491
P ³	L	4	47,75	43 - 50	3,3040	13	41,27	36,5 - 50	3,4678	8,4028	
	I	9	58,28	55,5 - 60,5	1,8390	3,1555	20	49,59	42 - 55	3,2880	6,6307
P ⁴	L	6	46,0	42 - 51	3,7416	14	43,79	41 - 47,5	1,9972	4,5614	
	I	9	64,0	59 - 69,5	2,8939	4,5218	21	54,88	52 - 59	2,1960	4,0014
M ¹	L	4	53,25	48 - 58	4,1129	12	48,88	46 - 51	1,4635	2,9945	
	I	10	65,65	62 - 72,5	3,1362	4,7772	20	55,83	52,5 - 60	2,2140	3,9660
M ²	L	6	57,58	53 - 62	3,3528	15	50,50	44,5 - 55	2,9093	5,7610	
	I	9	68,58	64,5 - 76	3,8931	5,6764	21	57,48	53 - 62,5	2,7905	4,8550
M ³	L abs.	7	62,96	59 - 65	1,9813	3,1467	21	51,83	44,5 - 61,5	4,7469	9,1580
	L anat.	4	49,38	46 - 52	3,0923		21	40,40	34 - 50	3,9039	9,6619
	I	8	61,84	56 - 68,5	3,9072	6,3179	20	50,35	43,5 - 57	3,3328	6,6193
L.RD		8	266,81	248 - 288	11,9161	4,4661	20	244,95	219 - 264	12,8420	5,2427
L P.		8	134,38	110,5 - 159	16,3199	12,1450	18	126,47	104 - 145,5	11,0006	8,6980
L P.3-4		10	85,60	80 - 101	6,2218	7,2684	21	79,31	72 - 87,5	4,2055	5,3027
L M.		9	148,61	140 - 155,5	5,1525	3,4671	21	134,23	125 - 146	5,7846	4,3096

Tabl. 5 (suite) – Dimensions comparées des dents supérieures.

- les dimensions des dents supérieures sont données dans le tableau 5 (A, B, C, D et E) : longueur, largeur et longueurs des segments dentaires. Ce tableau montre que pour D. bicornis qui constitue mon échantillon le plus important le coefficient de variation v est notablement plus élevé que pour les pièces squelettiques puisqu'il se situe entre 5,29 et 9,8 et n'est jamais inférieur à 6,6 pour les dents prises individuellement. Les valeurs anormalement élevées pour les P^1 sont dues au fait qu'il y a là mélange entre de vraies P^1 et des D^1 persistantes.

Chez C. simum (tabl. 3 B) les valeurs de v sont souvent extrêmement élevées ; cela traduit la difficulté qu'il y a pour appliquer, dans cette espèce très hypsodonte, la règle de la distinction des longueurs (ne sont retenues que les longueurs des dents d'usure faible ou moyenne) et de l'absence de distinction des largeurs (la largeur de la dent est très différente entre le collet et le sommet de la couronne ; le collet n'est véritablement sorti de la gencive que lorsque la dent est déjà bien abrasée).

Pour les trois espèces asiatiques les valeurs de v sont tout à fait normales. En ce qui concerne les longueurs des segments dentaires la longueur du segment prémolaire fait preuve dans la plupart des cas d'un coefficient de variation beaucoup plus élevé que les longueurs des segments molaire et deux dernières prémolaires, ce qui justifie le choix du rapport de ces deux dernières.

D. Dents jugales inférieures

a. Disposition et structure générale

L'unité de plan des jugales inférieures est encore plus évidente que celle des supérieures : D_3 , D_4 , P_3 , P_4 , M_1 , M_2 et M_3 sont en effet constituées (fig. 5 E) d'un lobe antérieur en croissant (paralophide et surtout métalophide) portant d'avant en arrière paraconide, protoconide et métaconide, et d'un lobe postérieur en demi-croissant (hypolophide) portant d'avant en arrière mésoconide, hypoconide et entoconide. Le croissant et le demi-croissant ont leurs convexités tournées vers l'extérieur et délimitent deux vallées internes débouchant côté lingual, une antérieure et une postérieure. Sur la face labiale se trouve un synclinal ou golfe externe. Un cingulum antérieur et un cingulum postérieur existent sur le fût.

D_2 et P_2 diffèrent du plan de base par la déformation du croissant antérieur qui est étiré antéropostérieurement de telle façon que la vallée antérieure tend à disparaître. Un métastylide se développe.

D_1 et P_1 lorsqu'elles existent sont réduites à une petite lame longitudinale élargie vers l'arrière et portant sur sa face linguale un sillon vertical peu marqué. Leur variabilité morphologique individuelle est très forte.

D_1 est en général présente, mais pas toujours, en particulier chez C. simum. P_1 est absente chez C. simum, assez rare chez D. bicornis, rare chez D. sumatrensis, exceptionnelle chez Rhinoceros.

On peut observer parfois des anomalies dentaires. C'est ainsi que j'ai pu relever entre autres la présence de caries, l'existence chez un C. simum de P_4 réduites, à demi avortées (BMNH, n° 1930-7-26-1) mais encadrées par des P_3 et des M_1 normaux, et aussi l'absence, à la fois chez un D. bicornis (Nairobi, n° OM 2079), un D. sumatrensis (BMNH, n° 1868-4-15-1) et un Rh. sondaicus (Amsterdam, n° 510), de toute trace de P_2 ou d'une dent quelconque plus antérieure que les P_3 . J'ai noté fréquemment la fermeture du débouché de la vallée postérieure, tant chez D. bicornis (P_3 et P_4) que chez D. sumatrensis (P_3), Rh. sondaicus (P_2) et C. simum (toutes les dents).

b. Caractères qualitatifs

Tous les auteurs ou presque (voir par exemple L. de Bonis, 1970) s'accordent pour ne pas trouver de différence qualitative caractéristique entre les dents inférieures des diverses espèces de rhinocéros. D. A. Hooijer (1946, p. 12) écrit même qu'il est impossible de déterminer le rang des dents isolées. Sans aller aussi loin je dois reconnaître qu'il est bien difficile d'arriver à un résultat. Il est commode de regrouper les caractères qualitatifs en 5 catégories :

- les vallées internes : profil transversal en V ou en U de leur débouché sur la face linguale de la dent, différence de hauteur par rapport au collet du fond de l'ouverture des deux vallées. Notons dès à présent que le profil en long de la vallée antérieure n'offre rien de particulier chez les rhinocéros actuels mais est caractéristique dans la sous-famille fossile des Aceratheriinae.
- + chez D. bicornis les vallées sont en V et leur différence de niveau est nette.
- + chez C. simum les vallées sont en V étroit. C. P. Groves (1972) a noté qu'elles sont fréquemment fermées, c'est particulièrement vrai pour les prémolaires.
- + chez D. sumatrensis les vallées sont en V aux prémolaires, en V large ou en U aux molaires, et leur différence de niveau est nette.
- + chez Rh. unicornis les vallées sont en V et la différence de niveau est faible.
- + chez Rh. sondaicus les vallées sont en V aux prémolaires, en U ou en V large aux molaires, et leur différence de niveau est faible.

Ce sont là des caractères valables en général et pour la grande majorité des individus.

- les cingulum : les cingulum antérieurs et postérieurs ne sont bien observables que sur des dents isolées, ils ne peuvent donc guère être utilisés pour distinguer les espèces actuelles. Les cingulum latéraux sont presque toujours inexistant chez les rhinocéros actuels mais sont bien développés dans certains groupes fossiles.
- la forme de la table d'usure permet de caractériser une des espèces actuelles : il s'agit de C. simum qui présente des croissants carrés, surtout l'antérieur, à angles droits, alors qu'ils sont arrondis dans les autres espèces.
- l'ouverture et la profondeur du synclinal externe : il est large et peu profond chez D. bicornis, C. simum et D. sumatrensis, et resserré chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus.
- l'allure de la surface du fût : aspect de l'émail et abondance du cément. Ce sont là des caractères aussi peu précis que pour les jugales supérieures.

c. Caractères quantitatifs

Il s'agit de dimensions homologues de celles définies pour les jugales supérieures.

- la longueur est prise à son maximum et parallèlement au collet (fig. 5 F). Elle est donc maximale pour une dent d'usure nulle ou très faible, et diminue sensiblement lorsque l'usure est très forte, mais sa variation entre une usure nulle et une usure moyenne est très faible. Comme pour les dents supérieures j'ai distingué dans les tableaux de mesures concernant les rhinocéros fossiles les dents isolées de celles incluses dans les rangées dentaires.

- la largeur est mesurée au niveau du collet ; c'est la largeur maximale qui correspond le plus souvent -mais pas toujours- au lobe antérieur. Cette dimension n'est pas affectée par le degré d'usure.

- la hauteur n'est prise que pour les dents non usées ou très peu usées. C'est la distance du point le plus haut de la couronne (en général le mésoconide) au collet (fig. 5 F).

L'indice d'hypsodontie est exprimé par la formule $H_y = 100 H/L$.

Notons à titre indicatif quelques valeurs chez D. bicornis :

D_1	: 82,86
P_3	: 153,76
P_4	: 114,58

- les dimensions des segments dentaires concernent :

- . la longueur de la rangée dentaire inférieure
- . la longueur du segment prémolaire
- . la longueur des deux dernières prémolaires
- . la longueur du segment molaire.

Ce sont, d'une manière analogue à celle utilisée pour les jugales supérieures, des dimensions maximales correspondant chacune à la distance du point le plus antérieur de la dent la plus rostrale au point le plus postérieur de la dent la plus caudale.

Le rapport $\frac{\text{Longueur du segment molaire}}{\text{Longueur des deux dernières P}}$ donne les mêmes indications quant aux attributions

spécifiques et à l'évaluation du degré d'évolution que pour les rangées dentaires supérieures.

- le tableau 6 (A, B, C, D et E) donne les dimensions des dents jugales inférieures. Il montre que le résultat des différentes comparaisons est très proche de celui obtenu grâce au tableau 5. Cependant les divers coefficients de variation sont sensiblement moins élevés, y compris pour C. simum.

E. Conclusion à l'étude de la denture

Nous retiendrons donc comme caractères intéressants, parce qu'ils permettent à la fois de contribuer à la détermination de l'espèce et d'évaluer son degré d'évolution,

- les dimensions des dents : longueur, largeur, hauteur, indice d'hypsodontie, longueur des segments dentaires, rapport de la longueur du segment molaire à celle des deux dernières prémolaires.
- pour les dents supérieures et dans tous les cas, le profil de la muraille externe ; d'une façon générale l'agencement des replis internes, la présence ou l'absence d'une médifossette fermée, l'étranglement éventuel du protocône, l'existence et l'allure du cingulum interne.
- pour les dents inférieures, le profil transversal des vallées internes, leur différence de niveau par rapport au collet, la forme du synclinal externe et le développement des cingulums latéraux.

A : <i>Diceros bicornis</i>						B : <i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
P ₁ L	10	10,55	8 – 13	1,6741	15,8687					
P ₂ L	18	27,06	23 – 30	1,8221	6,7348	9	35,78	30,5 – 41	3,7090	10,3668
P ₂ I	34	19,38	17 – 24	1,7014	8,7781	13	22,15	20 – 25,5	1,7246	7,7848
P ₃ L	22	36,77	32 – 45	2,9989	8,1522	11	41,09	38 – 48	3,1130	7,5759
P ₃ I	38	26,96	22,5 – 33,5	2,1065	7,8134	17	26,68	23,5 – 31,5	2,1135	7,9227
P ₄ L	23	42,96	39 – 52,5	3,1941	7,4357	11	44,64	40,5 – 49	3,0748	6,8886
P ₄ I	38	31,49	28 – 38	2,5771	8,1848	17	29,15	25 – 38	3,0860	10,5879
M ₁ L	21	46,95	43,5 – 50	2,0549	4,3765	9	49,22	43,5 – 58	4,6577	9,4626
M ₁ I	38	33,36	28,5 – 39	2,3764	7,1245	19	30,76	27 – 36	2,6319	8,5553
M ₂ L	26	50,63	46,5 – 54,5	2,2383	4,4210	13	55,46	48 – 62,5	4,2350	7,6360
M ₂ I	38	33,32	30 – 39	2,6417	7,9293	18	30,75	27 – 37	3,2095	10,4376
M ₃ L	23	52,43	47,5 – 65	4,0879	7,7962	16	57,75	51,5 – 66,5	3,8984	6,7436
M ₃ I	32	30,50	26,5 – 35	2,2824	7,4835	11	30,14	25,5 – 35,5	3,3370	11,2059
L RD.	41	253,75	222 – 308	17,9682	7,0810	23	264,28	236,5 – 304	15,9849	6,0484
L des P	42	109,83	81,5 – 141	11,6998	10,6529	22	114,70	93,5 – 150	12,5958	10,9812
L P ₃₋₄	43	77,09	55,5 – 95	6,1945	8,0351	25	79,70	56 – 95	7,2485	9,0948
L des M.	42	145,36	123,5 – 178	9,4797	6,5214	23	153,13	138 – 175	8,3763	5,4701

Tabl. 6 – Dimensions comparées des dents inférieures.

C : *Dicerorhinus sumatrensis*

	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
P ₂ L	8	25,0	24 – 27	1,2817	5,1269
	13	15,08	14 – 16,5	0,8623	5,7194
P ₃ L	11	30,41	27 – 33,5	1,7580	5,7814
	16	20,41	18,5 – 22,5	1,1286	5,5311
P ₄ L	9	33,78	32 – 38	2,2928	6,7879
	13	23,04	21,5 – 25	1,1079	4,8091
M ₁ L	11	37,86	31 – 40,5	3,1312	8,2697
	16	25,34	23 – 27,5	1,1932	4,7084
M ₂ L	11	43,27	39 – 47,5	2,8580	6,6046
	16	26,06	23,5 – 28	1,2093	4,6401
M ₃ L	6	45,08	43 – 48	2,1075	4,6747
	9	24,78	23,5 – 26	0,9052	3,6534
L RD.	13	200,96	175 – 222	15,3181	7,6224
L des P.	14	85,18	61,5 – 107,5	10,9923	12,9050
L P ₃₋₄	16	60,97	47 – 70,5	5,8380	9,5754
L des M.	13	119,31	103 – 133,5	9,4130	7,8897

Tabl. 6 (suite) – Dimensions comparées des dents inférieures.

D : *Rhinoceros unicornis*

	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
P ₂ L	3	31,33	31 – 32		
	10	22,90	21,5 – 24,5	1,1005	4,8056
P ₃ L	5	40,30	38 – 42	1,5652	3,8839
	11	29,05	27 – 32	1,4568	5,0161
P ₄ L	7	43,79	41 – 46	1,9334	4,4156
	10	31,00	29 – 34	1,4337	4,6249
M ₁ L	4	46,75	46 – 48		
	11	30,14	28 – 32,5	1,7333	5,7517
M ₂ L	6	54,08	52 – 56,5	2,0103	3,7172
	11	32,45	31 – 36	1,5075	4,6451
M ₃ L	10	57,45	49,5 – 60	3,0591	5,3248
	10	30,85	29 – 35	1,7646	5,7200
L RD.	11	264,04	242 – 276	9,7042	3,6752
L des P.	9	113,92	104 – 132	8,2670	7,2570
L P ₃₋₄	11	79,95	74,5 – 86	4,3957	5,4978
L des M.	10	153,55	147,5 – 161	4,6514	3,0292

E: *Rhinoceros sondaicus*

	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
P ₂ L	10	27,70	25 – 29,5	1,6020	5,7836
	20	17,93	15,5 – 21	1,5750	8,7871
P ₃ L	12	36,04	33 – 39	1,9360	5,3715
	23	24,52	22 – 27,5	1,4339	5,8478
P ₄ L	14	39,07	36,5 – 42,5	1,7415	4,4573
	25	26,88	24 – 29	1,3940	5,1861
M ₁ L	11	43,55	41 – 46,5	1,8364	4,2174
	26	28,83	26 – 32	1,6428	5,6988
M ₂ L	13	46,15	40,5 – 51	2,9395	6,3690
	26	29,40	27 – 32,5	1,4900	5,0676
M ₃ L	22	47,70	41 – 53	2,9667	6,2189
	22	27,18	24,5 – 29,5	1,4187	5,2196
L RD.	24	235,69	211,5 – 257	12,3118	5,2238
L des P.	22	101,93	88,5 – 122	8,5985	8,4356
L P ₃₋₄	26	74,50	68 – 88,5	4,4698	5,9998
L des M.	25	136,14	126,5 – 147	5,2984	3,8918

4. LE SQUELETTE POST-CRANIEN

Un très petit nombre d'auteurs s'est attaché à l'étude comparée du squelette post-crânien ; pour les rhinocéros actuels, rien n'a été fait depuis G. Cuvier et H. M. D. de Blainville en dehors de quelques remarques incidentes de K. Heissig (1972) ; pour les rhinocéros fossiles nous ne trouvons guère, avant 1950, et en dehors des deux susnommés, que les travaux de J. F. Brandt et A. Portis -qui sont d'ailleurs plutôt des descriptions que des comparaisons- et ceux, limités à quelques éléments squelettiques, de H. G. Stehlin (in Dubois & Stehlin, 1933), de K. D. Staesche (1942) ou de E. Gerber (1941).

Beaucoup parmi les meilleurs spécialistes en rhinocéros de leur époque ont affirmé qu'il leur était impossible de déterminer les os provenant d'un gisement contenant plusieurs espèces de rhinocéros ; c'est entre autres le cas de H. Schroeder (1903), de A. Würm (1912), de W. O. Dietrich (1945). D. A. Hooijer (1946) reconnaît parfaitement les squelettes de D. sumatrensis et Rh. sondaicus fossiles et subfossiles mais écrira à deux reprises (Hooijer & Singer, 1960 ; Hooijer, 1969) qu'il n'est pas possible de distinguer sur ce plan D. bicornis de C. simum avant de revenir sur cette opinion (Hooijer, 1973). Nous allons voir qu'en fait tous les éléments osseux sont parfaitement déterminables.

Les squelettes de rhinocéros actuels sont beaucoup plus rares en collection que les crânes. Cependant, parce que j'ai bénéficié de facilités de déplacement dont ne disposaient pas mes prédécesseurs, j'ai pu étudier d'assez importantes séries de squelettes adultes. En voici le décompte, présenté pour chaque espèce comme nombre maximum d'abord parce que beaucoup de ces squelettes sont montés -ce qui exclut l'étude de presque tous les carpiens et tarsiens- ensuite parce que certains squelettes sont incomplets et enfin parce que, lorsqu'il s'agissait d'animaux subadultes, je n'ai tenu compte que des os épiphysés :

- D. bicornis : 35 squelettes
- C. simum : 14
- D. sumatrensis : 17
- Rh. unicornis : 14
- Rh. sondaicus : 14

L'étude du squelette post-crânien m'est très vite apparue particulièrement prometteuse : des différences spécifiques à la fois qualitatives et quantitatives peuvent être mises en évidence pour presque tous les os. C'est là un fait qui prend toute son importance en paléontologie : les crânes sont en principe rares dans les gisements, les dents au contraire fréquentes ne sont pas toujours faciles à déterminer lorsqu'elles sont isolées, surtout les inférieures. Or les éléments du squelette post-crânien sont très souvent mis à jour ; enfin, s'il est souvent possible de mettre en évidence le degré d'évolution d'une pièce osseuse, il est beaucoup plus rare d'y réussir avec des dents isolées. C'est l'étude du matériel actuel qui permet de connaître les limites des variations individuelles, sexuelles et spécifiques, d'établir les coefficients de variation, et de mettre en évidence la variabilité morphologique et biométrique dans l'espace (de nombreux squelettes proviennent d'un lieu bien repéré au sein d'une vaste aire de distribution) et dans le temps (la plupart des espèces actuelles sont également connues à l'état fossile dans des gisements parfois bien datés).

J'ai cependant exclu de mon étude un certain nombre de pièces osseuses :

- les vertèbres, à morphologie très monotone, très rarement conservées intactes à l'état fossile et toujours extrêmement délicates à distinguer
- les côtes, pour la même raison

- les sternèbres, pour la même raison
- le bassin, exceptionnellement préservé dans son intégralité à l'état fossile
- le péroné, rarement rencontré entier à l'état fossile et dépourvu de traits morphologiques caractéristiques chez les rhinocéros actuels
- les phalanges et les sésamoïdes, fréquents dans les gisements mais dont la position (antérieure ou postérieure) et la symétrie sont délicates à reconnaître, et dont la morphologie est à la fois monotone, dépourvue de traits caractéristiques nets et soumise à une très forte variabilité individuelle.

En ce qui concerne la nomenclature générale j'utilise indifféremment la notation classique et la terminologie internationale des NAV (nomina anatomica veterinaria) telle que l'expose R. Barone (1966), avec une préférence pour cette dernière lorsqu'il s'agit du crâne et des muscles, mais plus de réticences pour le squelette post-crânien : c'est ainsi que pour tous les os du squelette, "médial" est équivalent d'interne et s'oppose à "latéral" équivalent d'externe ; mais je préfère "postérieur" aux termes équivalents palmaire, plantaire ou volaris lorsqu'il s'agit des métapodes ou des os du poignet et de la cheville, car "postérieur" exprime mieux la position anatomique réelle de ces os chez un quadrupède herbivore. Pour les insertions musculaires j'ai tenu le plus grand compte du travail classique de F. E. Beddard & F. Treves (1889), mais j'ai surtout utilisé du matériel osseux récolté en Afrique orientale sur des lieux de braconnage ; ce matériel, mal nettoyé, montrait encore le départ de la majorité des insertions que j'ai déterminées grâce au très beau travail inédit de S. d'Assignies (dissection du D. bicornis n° 1944-278 du MNHN) dont j'ai pu intégralement bénéficier grâce à l'obligeance de son auteur.

A. L'omoplate (fig. 9)

En vue latérale ou médiale l'omoplate des rhinocéros est un os triangulaire haut et relativement étroit dont le contour général est comme arqué vers l'avant : le bord cranial est fortement convexe, le bord caudal très concave, l'angle caudal arrondi. L'épine scapulaire puissante, très oblique vers l'arrière porte une très forte tubérosité médiane mais s'envoie en direction du col sans former d'acromion. Du fait de la disposition de l'épine, la fosse sus-épineuse est, par rapport à la fosse sous-épineuse, plus petite dans la partie haute, sub-égale dans la partie moyenne et plus importante dans la partie basse.

Le bord dorsal est épais, surtout vers l'arrière.

La face costale faiblement excavée dans sa partie médiane forme donc une fosse sous-scapulaire peu profonde et porte vers le bord dorsal une très importante surface d'insertion pour les muscles grand dentelés ; il n'est pas possible de subdiviser cette surface.

Le col est allongé d'avant en arrière. Le tubercule sus-glénoïdal est très puissant et massif, et l'apophyse coracoïde s'en distingue mal ; il est situé bien au dessus de la surface articulaire. Le tubercule sous-glénoïdal, situé plus bas que le sus-glénoïdal, est net. La cavité glénoïde forme une surface articulaire faiblement elliptique dont le bord interne est à peu près rectiligne. Il n'y a pas d'échancrure glénoïdale.

Les dimensions de l'omoplate sont prises comme indiqué sur la figure 9 ; la nomenclature et le détail des variables utilisées sont précisés dans la légende de cette figure.

Les dimensions comparées des omoplates de rhinocéros actuels sont données dans le tableau 7. Deux de ces dimensions présentent un coefficient de variation anormalement élevé, en particulier le diamètre transversal du col. Des différences spécifiques ont été relevées par G. Cuvier (1834) au niveau de la position relative de l'angle cranial et de l'angle caudal, et en ce qui concerne la puissance du tubercule sus-glénoïdal. H. M. D. de Blainville (1839-1864) signale des différences dans les proportions et le contour général de l'os. Nous retiendrons essentiellement les dimensions et proportions, et l'allure de la tubérosité de l'épine qui est beaucoup plus puissante et allongée vers l'arrière chez Rhinoceros que pour Diceros et Ceratotherium, enfin le contour de la surface articulaire beaucoup plus arrondi chez Ceratotherium que chez Diceros.

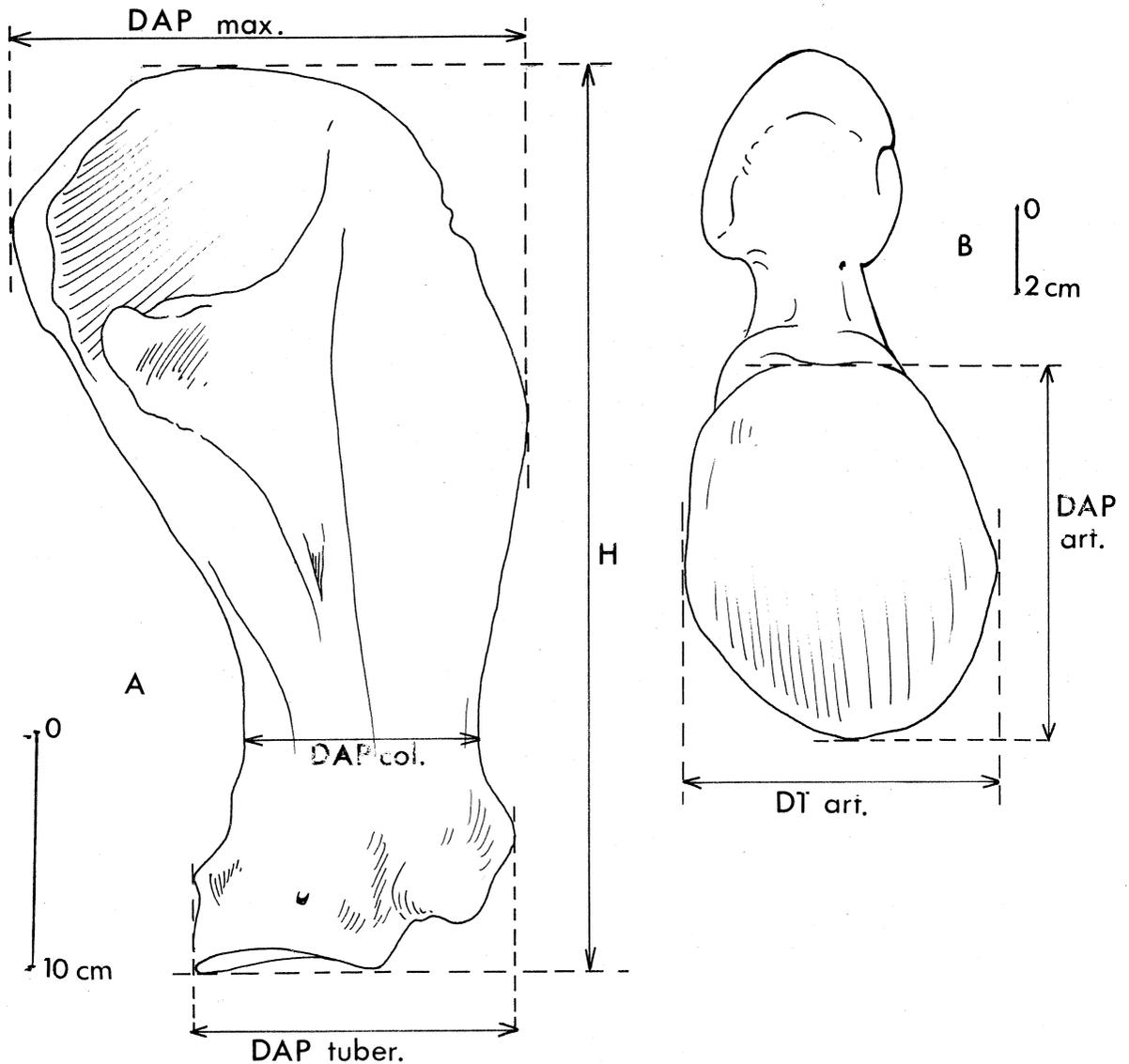


Fig. 9 – L'omoplate. Exemple droit du squelette de *Rh. sondaicus* n° 367 du Musée de Lyon.

A : vue latérale
B : vue distale

Nomenclature et définition des variables mesurées :

- H = L, hauteur ou longueur
- DAP sommet = DAP max., plus grand diamètre antéro-postérieur de l'os
- DAP col : diamètre antéro-postérieur au niveau du col
- DT col : diamètre transversal au niveau du col (non figuré), dimension prise normalement à la précédente
- DAP tuber., diamètre antéro-postérieur, pris au niveau du tubercule sus-glénoïdien et de l'apophyse coracoïde, et parallèlement à une tangente à la surface articulaire
- DT art : diamètre transversal articulaire
- DAP art : diamètre antéro-postérieur articulaire
- DT niv. sommet épine : diamètre transversal maximal de l'os, pris au niveau du sommet de l'épine (non figuré).

	<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>					<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>				
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v		n	moyenne	mini-maxi			n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
L	20	450,05	405 – 510	34,7251	7,7158		3	504,33	492 – 523			8	358,88	335 – 380	16,5911	4,6231
DAP sommet	19	222,32	188 – 247	14,6980	6,6113		3	221,67	205 – 241			8	223,44	215 – 233	6,3999	2,8643
DAP col	19	116,37	104,5 – 126,5	7,0491	6,0575		3	129,00	128 – 131			8	80,19	76 – 89	3,8353	4,7829
DT col	15	37,83	29,5 – 46	5,2802	13,9565		3	49,33	46 – 54			7	30,07	22,5 – 35	4,2566	14,1551
DAP tubér.	20	137,85	120 – 163,5	9,8596	7,1524		3	151,33	147 – 154			8	100,56	98,5 – 106,5	2,6245	2,6098
DT art.	20	81,50	70,5 – 91	5,6428	6,9237		3	91,17	77,5 – 101			8	58,19	52,5 – 60,5	2,6449	4,5454
DAP art.	20	91,03	80 – 109	6,5443	7,1895		3	98,67	95 – 101			8	75,44	66 – 79,5	4,3296	5,7393
DT niv. sommet épine	16	107,38	89 – 136	12,2045	11,3662		3	110,83	102 – 127			7	94,86	78,5 – 103	8,3999	8,8553

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : Nairobi : 9 ; ML : 3 ; Toulouse : 1 ; Nantes : 1 ; Rennes : 1 ; Amsterdam : 1 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 1.

C. simum : Nairobi : 2 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; Oxford : 1 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 1.

Rh. unicornis : Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : ML : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3.

Rh. unicornis

	n	moyenne
L	1	559
DAP sommet	1	252,5
DAP col	1	141
DT col	1	40
DAP tubér.	1	163
DT art.	1	96
DAP art.	1	96
DT niv. sommet épine	1	158

Rhinoceros sondaicus

	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
L	8	404,94	373 – 435	19,2101	4,7439
DAP sommet	8	221,44	195 – 242	17,3605	7,8399
DAP col	8	107,75	98 – 117,5	6,7506	6,2651
DT col	6	38,00	31 – 46	5,5136	14,5095
DAP tubér.	8	134,19	117,5 – 152	9,7831	7,2906
DT art.	8	77,69	70 – 87,5	5,2368	6,7408
DAP art.	8	86,25	81,5 – 95	3,8913	4,5117
DT niv. sommet épine	7	114,93	111 – 119,5	3,2968	2,8685

Tabl. 7 – Dimensions comparées des omoplates.

B. L'humérus (fig. 10)

L'humérus est un os volumineux muni d'épiphyses massives et d'une diaphyse torse fortement rétrécie dans son tiers inférieur. C'est l'un des derniers os à réaliser son épiphysation proximale alors que l'épiphysation distale se produit relativement tôt. C'est l'un des os attaqués préférentiellement par les hyènes et autres charognards, au point qu'il est rare d'en retrouver intacts quelques jours seulement après la mort d'un animal ; ceci explique la rareté à l'état fossile des humérus complets.

L'épiphysation proximale porte vers l'arrière et l'intérieur une large tête articulaire subsphérique prolongée vers l'avant et l'extérieur par une large zone déprimée garnie de nombreux trous vasculaires. Cette zone est prolongée elle-même d'une part vers l'extérieur par le trochiter dont le sommet, la crête et la convexité sont peu distincts, d'autre part vers l'avant par le trochin. Le trochin dont le sommet est distinguable ou non de la convexité selon les espèces est plus élevé que celui du trochiter et constitue donc le point le plus proximal de l'os. En avant puis sur la face antérieure de l'épiphysation proximale trochiter et trochin sont séparés par une très large coulisse bicipitale munie d'un fort tubercule intermédiaire. Sur la face externe de l'épiphysation proximale une forte crête tricipitale joint l'arrière du trochiter à la tubérosité deltoïdienne. Une crête deltoïdienne relie cette tubérosité à l'avant du trochiter.

D'importants caractères de distinction spécifiques peuvent être relevés au niveau de l'épiphysation proximale : G. Cuvier puis H. M. D. de Blainville avaient déjà remarqué la brièveté de la distance trochiter-tubérosité deltoïdienne chez D. bicornis et C. simum par rapport à D. sumatrensis, Rh. unicornis et Rh. sondaicus. La coulisse bicipitale est en fait très différente : le tubercule intermédiaire étant médian chez D. bicornis et C. simum la coulisse est symétrique, alors que pour Rhinoceros le tubercule est décalé en position interne, la gorge externe de la coulisse est plus profonde et cette différence de profondeur est encore accrue par le plus grand développement du trochiter. Chez D. sumatrensis la coulisse est asymétrique avec une section à angle droit, plus large côté interne que côté externe. Notons enfin que la subdivision du trochiter en pointe, crête et convexité est plus nette dans les espèces asiatiques.

La diaphyse, dont la section médiane est grossièrement triangulaire, porte sur sa face antérieure une très forte crête humérale qui part de la tubérosité deltoïdienne en direction du bord antéro-interne de l'épiphysation distale. Cette crête limite une vaste gouttière de torsion qui constitue la face latérale externe de la diaphyse. Une seconde crête, la crête épicondylienne, part de l'angle postéro-externe de l'épiphysation distale et vient s'envoyer vers le milieu de la diaphyse : elle limite vers l'arrière la gouttière de torsion. Sur la face latérale interne le tubercule d'insertion des muscles grand rond et grand dorsal (cf. infra) est bien marqué : chez D. bicornis il surmonte directement le trou nourricier principal de la diaphyse, qui chez Rhinoceros se situe au contraire sur la face postérieure de celle-ci.

L'épiphysation distale porte une surface articulaire simple composée d'une gorge et de deux lèvres, la lèvre interne (trochléenne) étant bien plus large et plus volumineuse que la lèvre externe (condylienne). En face antérieure la fosse coronoidienne est large, basse et peu profonde, et n'est pas distincte de la fossette radiale. En face postérieure la fosse olécranienne est vaste et profonde ; D. A. Hooijer (1946, p. 27) signale qu'elle est nettement plus étroite chez D. sumatrensis que chez Rh. sondaicus. J'ai relevé chez D. sumatrensis un cas de perforation entre fosse olécranienne et fosse coronoidienne. L'épitrachlée est peu développée caudalement alors que l'épicondyle est très étendu vers l'arrière et l'extérieur.

G. Cuvier a écrit que la poulie articulaire était plus large et plus oblique chez Rh. unicornis que chez D. bicornis et H. M. D. de Blainville note que l'épicondyle est moins saillant chez Rh. sondaicus que pour Rh. unicornis. J'ajouterai qu'il existe chez Rhinoceros, sur la face externe de l'épiphysation distale, une crête antéropostérieure beaucoup plus saillante et plus détachée du corps de l'os que chez Diceros.

La variabilité individuelle de l'humérus porte sur la largeur relative de la tête articulaire, le bombement plus ou moins net du tubercule intermédiaire, l'importance et la torsion de la tubérosité

<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>					<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	
L	33	410,45	369 – 490	25,0612	6,1057	11	418,27	390 – 445	18,9319	4,5262	16	364,31	334 – 408	17,6246	4,8377	
DT prox.	33	158,53	132 – 180	13,1059	8,2671	11	176,55	162 – 197	11,2304	6,3612	16	123,47	101,5 – 132	6,9221	5,6063	
DAP prox.	33	161,86	144 – 205	15,6196	9,6498	11	175,45	158 – 198	12,0363	6,8600	16	140,00	122 – 155,5	9,3023	6,6445	
DT mini dia.	30	64,28	53,5 – 76,5	5,4261	8,4409	11	80,23	73,5 – 90	4,9817	6,2095	16	52,41	40 – 65	6,7483	12,8770	
DAP dia.	30	70,00	57,5 – 82,5	6,6927	9,5610	11	87,45	76,5 – 106	9,2316	10,5559	16	51,25	47 – 60	3,7013	7,2221	
DT dist.	32	157,73	142 – 183,5	9,8234	6,2278	11	168,91	157 – 184	9,6768	5,7290	16	112,78	96 – 124	6,5471	5,8052	
DAP dist.	32	105,81	92 – 118	6,7366	6,3666	11	120,50	111,5 – 135	7,4933	6,2185	16	94,44	82 – 104	5,4248	5,7443	
DT tuber. delt.	26	131,69	115 – 157	9,6292	7,3118	3	156,00	153 – 160			4	112,13	103,5 – 123			
						<i>Rhinoceros unicornis</i>					<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
						n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	
Conservation du matériel étudié :						L	13	460,92	427 – 517	26,1038	5,6633	12	425,83	402 – 456	16,1910	3,8022
<i>D. bicornis</i> : BMNH : 5 ; MNHN : 3 ; ML : 4 ; Cambridge : 1 ; Nairobi : 10 ; Nantes : 1 ; Toulouse : 1 ; Rennes : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 2.						DT prox.	13	175,23	158 – 190	9,0037	5,1382	12	157,79	143 – 171,5	7,6647	4,8575
						DAP prox.	11	186,27	164 – 208,5	11,5658	6,2090	12	170,38	148,5 – 190	12,0644	7,0811
						DT mini dia.	10	73,35	62 – 83,5	6,4163	8,7475	11	62,86	58,5 – 70	3,2022	5,0939
						DAP dia.	10	76,10	62 – 82	5,9990	7,8831	11	68,68	64,5 – 75	3,7634	5,4795
<i>C. simum</i> : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Powell Cotton Museum : 6 ; Nairobi : 2 ; Tervueren : 1.						DT dist.	13	173,04	164 – 184	6,0362	3,4883	12	147,04	139 – 157	5,8210	3,9587
						DAP dist.	13	125,81	118 – 131,5	4,7105	3,7442	12	114,46	110,5 – 117	2,3592	2,0612
<i>D. sumatrensis</i> : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Bruxelles : 1 ; Oxford : 1 ; Cambridge : 2 ; Leiden : 2.						DT tuber. delt.	7	157,64	139 – 180	14,2907	9,0652	9	139,83	127 – 150	6,6520	4,7571
<i>Rh. unicornis</i> : BMNH : 5 ; MNHN : 4 ; Bruxelles : 1 ; Marseille : 1 ; Cambridge : 2.																
<i>Rh. sondaicus</i> : BMNH : 2 ; MNHN : 2 ; ML : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3.																

Tabl. 8 – Dimensions comparées des humérus.

deltoïdienne, la puissance du tubercule pour l'insertion commune du grand rond et du grand dorsal, le développement de la crête épicondylienne et la profondeur de la fosse coronoidienne.

Les insertions musculaires sont nombreuses mais d'importance très variable (fig. 10) :

- en face antérieure le muscle sous-scapulaire (subscapularis) est bien marqué près du bord interne, sous la tête articulaire. Du côté externe de l'épiphyse proximale, dans la région des crêtes tricipitale et deltoïdienne, l'insertion de haut en bas des muscles sous-épineux (infraspinatus) petit rond (teres minor) et brachio-céphalique (mastoïdo-huméral, brachiocephalicus) est encore plus nette sans que leurs limites respectives puissent être précisées. Sur la crête fémorale le pectoral transverse (pectoralis transversus) est aussi bien reconnaissable. Enfin vers le bord externe de l'épiphyse distale se regroupe un ensemble musculaire très visible parmi lequel l'extenseur antérieur du métacarpe (ou extenseur radial du carpe, extensor carpi radialis) l'extenseur oblique du métacarpe (ou extenseur oblique du carpe, abductor pollicis longus), l'extenseur latéral des phalanges (extensor digitorum lateralis) et selon F.E. Beddard & F. Treves (1889, p. 14) le long supinateur (supinator longus).
- en face externe on note de haut en bas l'insertion relativement bien marquée sur le trochiter et sous l'épiphyse proximale des muscles sus-épineux (supraspinatus), sous-épineux, petit rond et anconé externe (ou chef latéral du triceps brachial, caput laterale tricipitis brachii). La position précise du brachial antérieur (brachialis) dans la gouttière de torsion est peu visible. Entre condyle et épicondyle on observe les mêmes muscles qu'en vue crâniale.
- en face postérieure l'insertion commune du grand rond (teres major) et du grand dorsal (latissimus dorsi) est particulièrement évidente. Par contre l'anconé externe au milieu de la diaphyse et le petit anconé (anconeus) en chevron au dessus de la fosse olécraniennne ont des empreintes diffuses. Sur l'épitrôchlée l'insertion du fléchisseur profond des doigts (flexor digitorum profundus) et du fléchisseur superficiel (flexor digitorum superficialis) est très marquée.

Fig. 10 – L'humérus. Exemple gauche du squelette n° EY 30 du Musée de Lyon (*D. bicornis*) →

A : vue antérieure

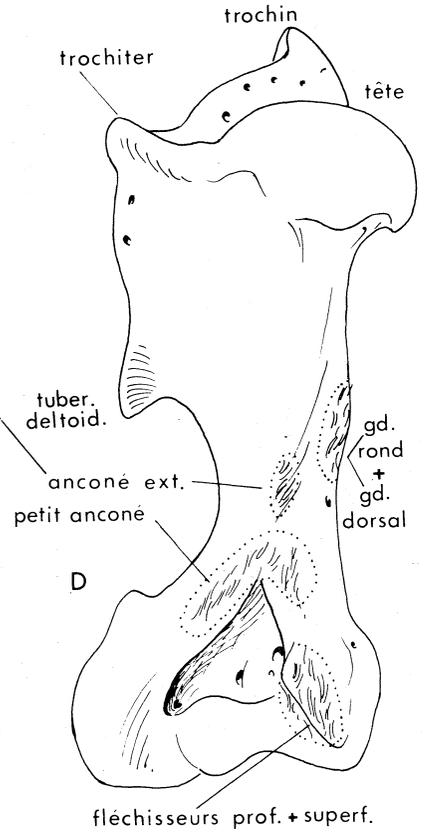
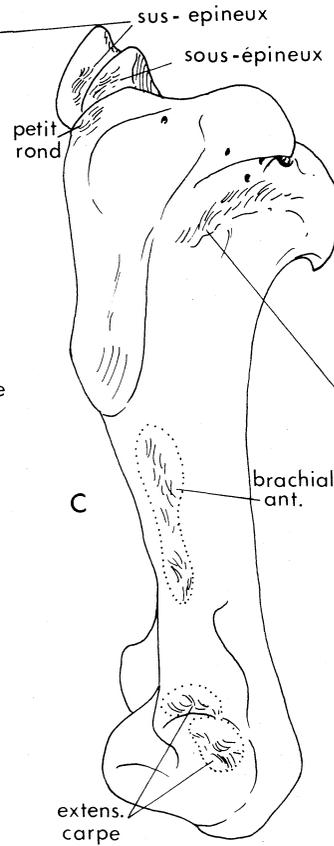
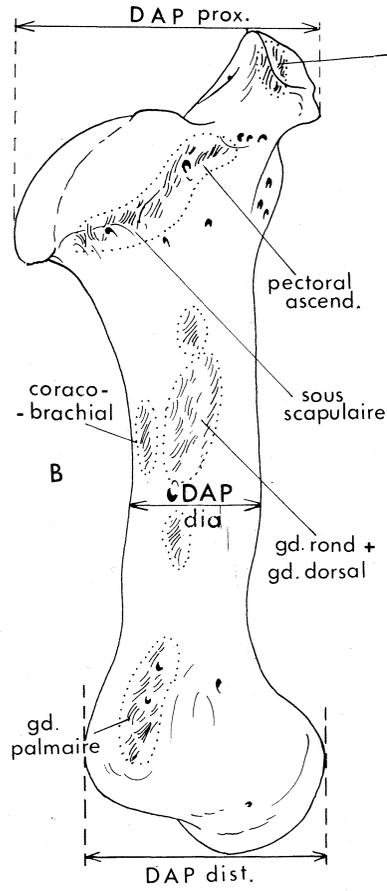
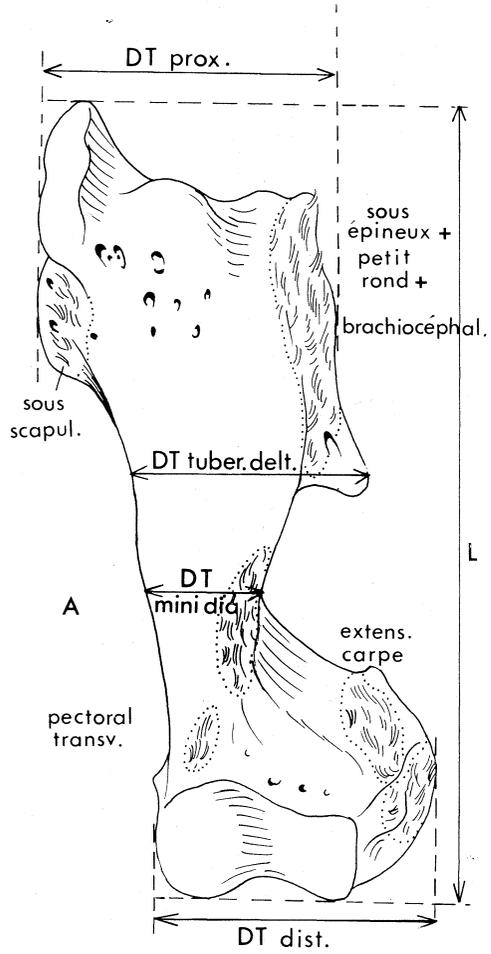
B : vue médiale

C : vue latérale

D : vue postérieure

Nomenclature et définition des variables mesurées :

- L : longueur, mesurée perpendiculairement au plan tangent aux points les plus distaux des deux lèvres de l'articulation distale,
- DT prox : diamètre transversal proximal mesuré normalement à la longueur, l'os reposant par sa face postérieure sur une surface horizontale plane,
- DAP prox : diamètre antéro-postérieur proximal, pris perpendiculairement au précédent,
- DT mini dia : diamètre transversal minimal de la diaphyse,
- DAP dia : diamètre antéro-postérieur de la diaphyse, pris perpendiculairement au diamètre précédent,
- DT dist. : diamètre transversal distal,
- DAP dist. : diamètre antéro-postérieur distal, pris perpendiculairement au précédent,
- DT tuber. delt. : diamètre transversal au point le plus externe de la tubérosité deltoïdienne, perpendiculairement à la longueur.



0 10 cm

- en face interne des traces aux limites floues marquent les insertions du coraco-brachial (co-racobrachialis) de part et d'autre de l'insertion commune grand rond-grand dorsal. Le sous scapulaire et le pectoral ascendant (pectoralis ascendens) sont très nets sous cet angle. Enfin, au niveau de l'épiphyse distale et en bordure de la lèvre interne de la trochlée, un ensemble bien marqué mais délicat à subdiviser est constitué par le grand palmaire (flexor carpi radialis), le ligament du coude et le chef huméral du fléchisseur profond accessoire (flexor digitorum profundus).

Les dimensions de l'humérus sont prises comme indiqué fig. 10 A et B. Leur nomenclature et leur définition sont précisées en légende de la figure 10.

Les dimensions comparées des humérus de rhinocéros actuels sont données dans le tableau 8. Les coefficients de variation les plus bas concernent la longueur et les deux diamètres de l'épiphyse distale. Ceux des deux diamètres de la diaphyse sont par contre assez élevés.

Nous retiendrons comme caractères différentiels pour les humérus, outre leurs dimensions et proportions, l'allure de la coulisse bicipitale, le développement relatif et la forme du trochiter et du trochin, enfin la forme de l'épiphyse distale.

C. Le radius (fig. 11)

Le radius est un os allongé et relativement mince, avec une diaphyse faiblement arquée vers l'avant. Il est étroitement en contact avec le cubitus qui est aussi puissant et plus long que lui, mais n'est pas normalement soudé à celui-ci. Son épiphysation proximale est assez précoce, son épiphysation distale plus tardive. L'épiphyse proximale est occupée crânialement par la surface articulaire répondant à l'humérus. Cette surface est composée de deux facettes adjacentes, une interne grande et une externe plus réduite, surtout d'avant en arrière ; les deux facettes sont séparées par une crête mousse, concave antéropostérieurement, qui relie deux tubérosités : l'apophyse coronoïde située vers le milieu du bord antérieur et une apophyse placée au milieu du bord postérieur, plus élevée que la coronoïde. Sur la face postérieure (palmaire) de l'épiphyse proximale existent deux facettes diarthro-diales répondant au cubitus : la plus importante est du côté externe, c'est un triangle qui prend vers l'arrière et le bas la suite de la facette humérale externe ; la seconde facette, beaucoup plus réduite, est une mince bande transversale bordant la marge postérieure de la facette humérale interne. Ces deux facettes cubitales sont séparées par une éminence d'insertion ligamentaire.

En vue antérieure l'épiphyse proximale ne montre pas sur son bord latéral (externe) de tubérosité bicipitale bien marquée. Par contre, sur son bord médial (interne), la tubérosité latérale est forte. Plusieurs caractères différentiels peuvent être observés au niveau de l'épiphyse proximale : le plus net est constitué par l'extension transversale et la position du bord antérieur de la facette humérale externe par rapport au bord antérieur de la facette interne. H. M. D. de Blainville avait déjà remarqué que c'est chez D. sumatrensis qu'il y a le moins de différence entre "les deux lobes de l'articulation humérale". J'ajouterai que chez D. bicornis la facette humérale externe est beaucoup plus petite que l'interne, avec un bord postérieur à pan coupé oblique. Chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus la facette externe est très étendue transversalement et son bord postérieur n'a qu'une faible obliquité ; chez C. simum la facette externe est aussi plus étendue transversalement que pour D. bicornis, et le bord postérieur de l'ensemble de l'articulation humérale est plus onduleux, avec un rentrant plus marqué au niveau de l'apophyse coronoïde. La tubérosité latéro-interne de l'épiphyse proximale atteint le niveau de l'articulation humérale chez Rhinoceros mais reste nettement en dessous pour Diceros.

La diaphyse a une section semi-elliptique bombée vers l'avant et à peu près plate vers l'arrière. Sa face antérieure montre sur sa moitié proximale un relief variable selon l'espèce et les indivi-

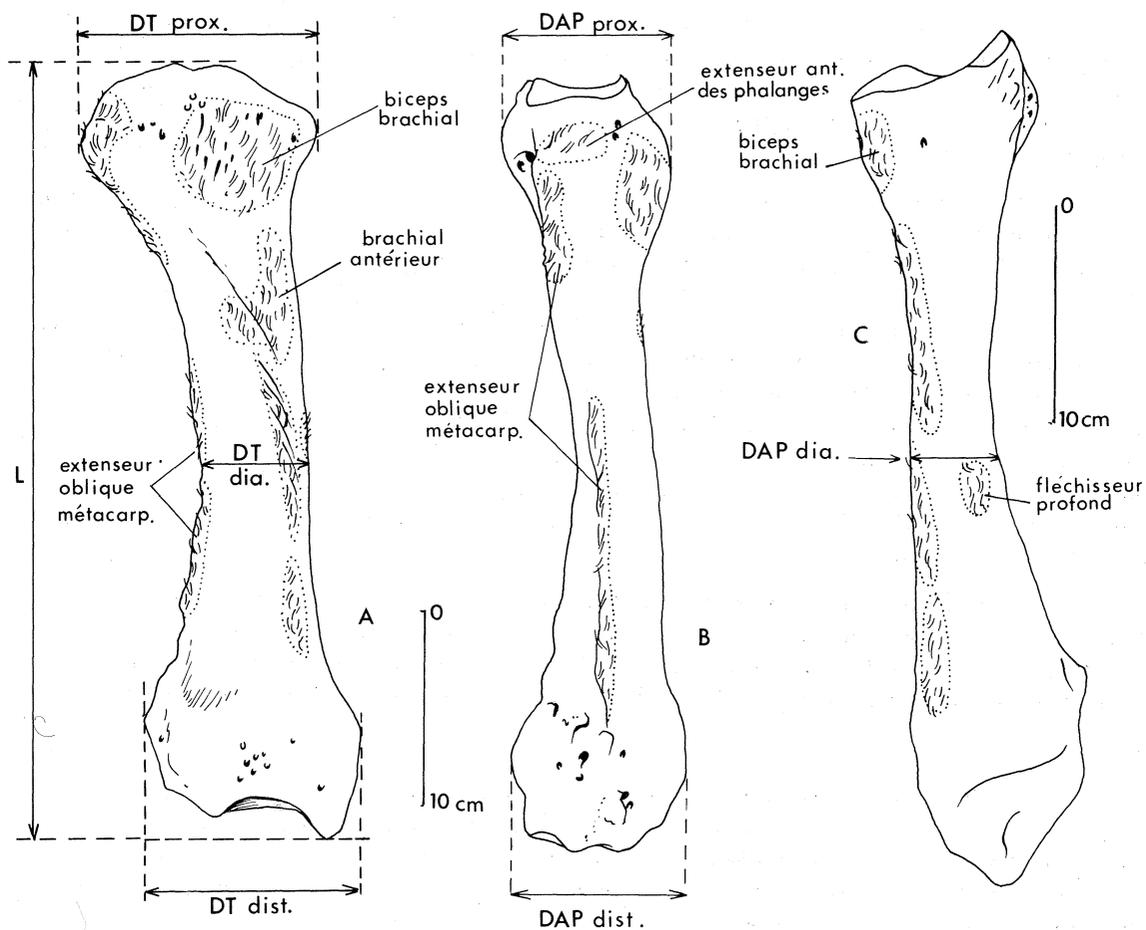


Fig. 11 – Le radius. Exemple droit du squelette de *D. bicornis* n° EY 37 du Musée de Lyon.

A : vue antérieure

B : vue latérale

C : vue médiale

Nomenclature et définitions des variables mesurées :

- L : longueur, maximale et prise parallèlement à l'axe de la diaphyse,
- DT prox. : diamètre transversal proximal, dimension maximale, sus-articulaire,
- DAP prox. : diamètre antéro-postérieur proximal, dimension maximale, sus-articulaire,
- DT dia. : diamètre transversal de la diaphyse en son milieu,
- DAP dia. : diamètre antéro-postérieur de la diaphyse en son milieu,
- DT dist. : diamètre transversal maximal de l'épiphyse distale (dimension sus-articulaire),
- DAP dist. : diamètre antéro-postérieur maximal de l'épiphyse distale (dimension sus-articulaire)
- DT artic. dist. : diamètre transversal de l'articulation distale (non figuré)
- DAP artic. dist. : diamètre antéro-postérieur de l'articulation distale (non figuré)

dus et qui la traverse obliquement vers l'arrière et le bas. Sa face postérieure est marquée sur toute sa longueur par l'espace inter-osseux, c'est-à-dire par la surface d'accolement radius-cubitus ; c'est proximale une énorme empreinte triangulaire dont la pointe distale est orientée vers le bas et l'extérieur. A ce niveau l'espace inter-osseux s'interrompt, et dans la solution de continuité ainsi créée vers le tiers supérieur de la diaphyse s'ouvre le trou nourricier principal du radius, près du bord externe de l'os. L'espace inter-osseux reprend ensuite pour constituer une empreinte étroite située sur la marge externe de la face palmaire et qui s'étend en s'élargissant progressivement jusque sur le côté externe de l'épiphyse distale.

La diaphyse montre peu de caractères différentiels ; le seul qui me soit apparu réside dans le relief oblique de la face antérieure qui est fort chez D. bicornis (surtout chez les individus de grande taille), plus faible chez Rhinoceros et à peine visible chez D. sumatrensis.

L'épiphyse distale est sensiblement aussi large que l'épiphyse proximale. Elle porte la surface articulaire répondant au carpe, constituée de deux facettes concaves répondant au scaphoïde antérieur et au semi-lunaire ; les deux facettes sont séparées par une faible crête et débordent sensiblement, surtout l'interne, sur la face postérieure de l'épiphyse. La face interne de l'épiphyse distale porte une petite facette articulaire pour le cubitus et cette facette passe très vite à l'espace inter-osseux. La face externe montre une apophyse styloïde bien marquée. Sur la face postérieure de l'épiphyse existe une gouttière transversale qui borde la surface articulaire distale et qui est surplombée proximale par une très forte crête transverse.

Je n'ai trouvé que peu de caractères différentiels au niveau de cette épiphyse : la gouttière bordant vers l'arrière l'articulation distale est réduite chez D. sumatrensis. Cette même articulation distale est précédée sur la face antérieure par un replat très net chez Rhinoceros alors que chez D. bicornis le bord antérieur de la surface articulaire est directement au contact des reliefs de la face antérieure de l'épiphyse.

Pour le radius la variabilité individuelle se marque surtout au niveau de l'épiphyse proximale par la plus ou moins grande extension vers l'arrière du bord postérieur de la facette humérale externe, par la présence ou l'absence d'une très petite échancrure sur le bord articulaire postérieur entre les deux facettes et par le développement de la tubérosité latérale interne. Sur la face postérieure de la diaphyse, la forme et surtout la surface de l'espace inter-osseux sont variables.

Les insertions musculaires sont en général bien marquées (fig. 11) :

- en face antérieure l'insertion du biceps brachial (biceps brachii) sur la face antérieure de l'épiphyse proximale est énorme. Vers le bord interne de cette épiphyse s'insère de façon très nette l'extenseur antérieur des phalanges (extenseur commun des doigts, extensor digitorum communis). Dans la partie médiane de la diaphyse le brachial antérieur (brachialis) est évident alors que l'extenseur oblique du métacarpe (abductor pollicis longus) est plus diffus. Plus distalement on peut reconnaître encore l'extenseur antérieur du métacarpe (extensor carpi radialis).
- en face externe la présence des surfaces d'accolement au cubitus ne permet guère d'observer que l'extenseur commun des doigts et l'extenseur oblique du métacarpe.
- en face postérieure les surfaces d'accolement au cubitus occupent également une bonne partie de l'os, et la seule insertion musculaire nette est celle du chef radial du fléchisseur profond (flexor digitorum profundus).
- en face interne on distingue un peu de l'insertion du biceps brachial et beaucoup de celle du brachial antérieur. S. d'Assignies a trouvé vers le tiers inférieur de la diaphyse l'insertion du long supinateur (brachio-radialis, supinator longus) mais les limites en sont floues.

Les dimensions du radius sont prises comme indiqué fig. 11 A et données dans le tableau 9. Leur nomenclature et leur définition sont précisées en légende de la fig. 11. Seul le diamètre antéro-postérieur de la diaphyse fait preuve d'un coefficient de variation élevé. Le tableau 9 montre que les dimensions et les proportions permettent parfaitement de déterminer un radius isolé ; déjà G. Cuvier (1834) et H. M. D. de Blainville (1839-1864) avaient noté, mais sans les préciser, de sensibles différences de proportions entre les espèces actuelles. En plus de celles-ci, nous retiendrons l'allure des surfaces articulaires et tout particulièrement de la facette humérale externe.

D. Le cubitus (fig. 12)

Le cubitus est un os arqué vers l'avant, aussi puissant mais beaucoup plus long que le radius contre lequel il est plaqué et qu'il borde vers l'arrière et l'extérieur. L'épiphyse se produit un peu plus tôt proximale que distalement. Notons que l'olécrâne est aussi une des parties du squelette attaquée préférentiellement par les hyènes.

L'épiphyse proximale comporte un olécrâne très puissant, subrectangulaire, à face externe faiblement convexe et face interne nettement concave ; son bord postérieur est mince, son sommet est épais et élargi transversalement pour donner une apophyse de forme complexe, son bord antérieur est rectiligne et se termine en avant par un bec saillant. Sous le bec de l'olécrâne se présente une large articulation triangulaire dont la plus grande partie, en position proximale, répond à l'humérus et dont la partie la plus distale répond au radius. La partie radiale de la surface articulaire est échancrée en son centre par une dépression très irrégulière correspondant à l'espace inter-osseux. G. Cuvier puis H. M. D. de Blainville ont relevé des différences spécifiques dans la forme et la puissance de l'olécrâne : par rapport à Rh. unicornis il serait relativement plus allongé chez D. sumatrensis ; son sommet serait plus régulier et dans l'ensemble plus allongé et moins recourbé en dedans chez Rh. sondaicus, plus court chez D. bicornis, plus comprimé et plus recourbé en dedans chez C. simum. La forte tubérosité latérale externe du sommet de l'olécrâne est surtout nette chez Rh. unicornis.

La diaphyse a une section triangulaire : sa face antérieure est, pour sa partie proximale, plaquée contre le radius. Les trois bords sont tranchants sauf le bord interne dans sa moitié distale qui devient un bord inter-osseux répondant au radius. Ni G. Cuvier, ni H. M. D. de Blainville n'ont noté de différence spécifique au niveau de la diaphyse.

L'épiphyse distale allongée d'avant en arrière est de forme irrégulière. Sa face antéro-interne constitue la suite du bord inter-osseux de la diaphyse et est fortement déprimée. La surface articulaire distale répond au carpe : elle comprend essentiellement une facette concave répondant au pyramidal et au pisiforme pour sa partie postérieure, précédée chez D. bicornis et D. sumatrensis d'une petite facette répondant au semi-lunaire (fig. 12 C) qui est absente chez Rhinoceros (fig. 12 B). Remarquons que D. A. Hooijer (1946, p. 69) note l'existence d'un contact avec le semi-lunaire sur la facette pour le pyramidal. Que la petite facette semi-lunarienne existe ou non, l'articulation distale se prolonge brièvement sur la face externe de l'épiphyse par une petite facette répondant au radius. La présence ou l'absence de la facette répondant au semi-lunaire constitue la seule différence importante que j'aie pu relever au niveau de l'épiphyse distale.

La variabilité individuelle est importante au niveau des tubérosités situées en face interne du sommet de l'olécrâne ; elle concerne également la largeur relative de la diaphyse en son milieu ; elle est particulièrement évidente au niveau de l'épiphyse distale, pour l'allure de sa face antéro-interne et le développement transversal et antéro-postérieur.

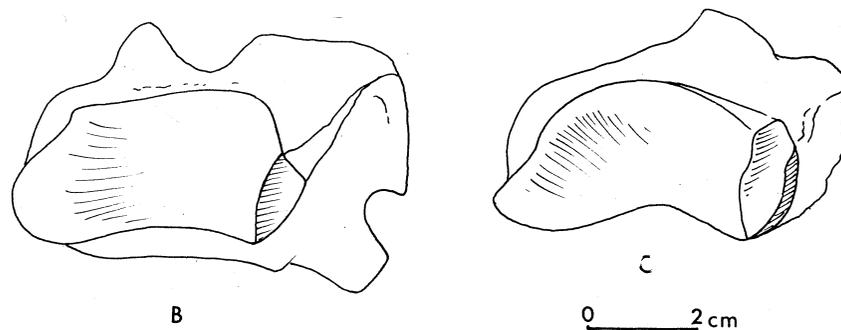
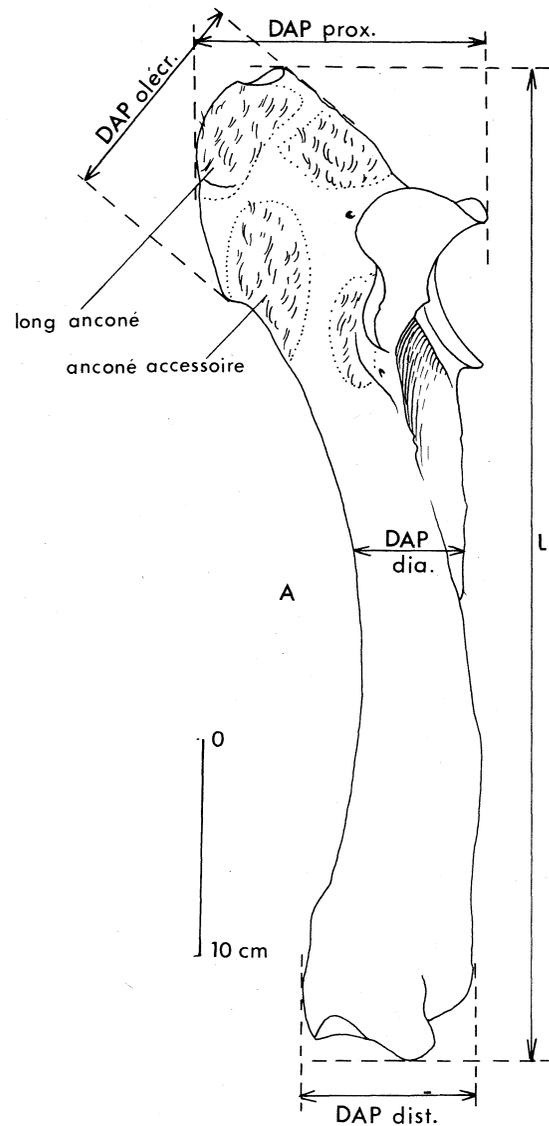


Fig. 12 — Le cubitus.

A : vue latérale de l'exemplaire droit du squelette de *Rh. sondaicus* n° 367 du Musée de Lyon

B : articulation distale du même

C : articulation distale du cubitus droit du *D. bicornis* n° EY 37 du Musée de Lyon.

Nomenclature et définition des variables mesurées :

- L : longueur, maximale et prise parallèlement à l'axe de l'os
- DT olécr. : diamètre transversal maximal de l'olécrâne (non figuré)
- DAP olécr. : diamètre antéro-postérieur de l'olécrâne, pris parallèlement à son axe
- DT artic. prox. : diamètre transversal articulaire proximal (non figuré)
- DAP prox. : diamètre antéro-postérieur maximal de l'ensemble de l'épiphyse proximale, pris parallèlement à l'axe de l'os
- DT dia. : diamètre transversal de la diaphyse en son milieu (non figuré)
- DAP dia. : diamètre antéro-postérieur de la diaphyse en son milieu
- DT dist. : diamètre transversal distal, maximal, sus-articulaire (non figuré)
- DAP dist. : diamètre antéro-postérieur distal, maximal, sus-articulaire, perpendiculaire au précédent.

	<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>						<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	
L	29	464,34	428 – 514	23,5989	5,0822		10	485,90	454 – 509	18,3754	3,7817		16	389,81	372 – 424	14,4693	3,7118	
DT olécr.	28	78,25	66 – 98,5	7,6668	9,9256		10	89,20	78 – 94	4,6200	5,1793		16	62,16	54 – 67	4,2884	6,8994	
DAP olécr.	26	94,19	80 – 103,5	6,2065	6,5892		10	105,40	92 – 127,5	9,2249	8,7523		11	88,09	74 – 94	5,8601	6,6523	
DT artic. prox.	30	92,25	79 – 110	7,2024	7,8075		10	108,40	101 – 116	4,5080	4,1586		16	67,00	56 – 79,5	5,9357	8,8593	
DAP prox.	29	136,12	108 – 155	10,5556	7,7546		10	153,25	140 – 171,5	9,2743	6,0517		16	122,66	110 – 131,5	5,9685	4,8661	
DT dia.	23	40,93	33 – 47	4,2940	10,4899		8	55,69	43,5 – 64	6,8135	12,2352		11	31,43	25 – 35	3,0497	9,7028	
DAP dia.	23	43,76	36 – 52	4,5474	10,3914		8	57,13	48 – 62,5	5,4165	9,4819		11	31,02	27 – 36	3,4395	11,0872	
DT dist.	21	52,74	41,5 – 66	6,6607	12,6298		6	67,50	50 – 82	11,4149	16,9109		10	35,95	31 – 40	3,0591	8,5094	
DAP dist.	21	79,86	61 – 95	8,2342	10,3112		6	89,50	85,5 – 100	5,6035	6,2609		10	56,25	44 – 61	5,2823	9,3907	

	<i>Rhinoceros unicornis</i>						<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	
Conservation du matériel étudié :	L						12					
<i>D. bicornis</i> : BMNH : 5 ; MNHN : 2 ; ML : 4 ; Cambridge : 1 ; Toulouse : 1 ; Amsterdam : 1 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 2 ; Nantes : 1 ; Rennes : 1 ; Nairobi : 3.	13	504,88	442 – 545	31,5529	6,2495		12	443,50	428 – 467	12,5878	2,8383	
<i>C. simum</i> : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Nairobi : 2 ; Powell Cotton Museum : 5 ; Tervueren : 1.	13	82,85	72 – 97	6,7527	8,1509		12	69,92	63,5 – 78	3,9475	5,6461	
<i>D. sumatrensis</i> : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Leiden : 2 ; Cambridge : 2 ; Oxford : 1 ; Bruxelles : 1.	11	122,95	110 – 135,5	7,6467	6,2191		11	99,05	89 – 107	5,1742	5,2241	
<i>Rh. unicornis</i> : BMNH : 5 ; MNHN : 4 ; Marseille : 1 ; Bruxelles : 1 ; Cambridge : 2.	13	97,35	88 – 108	5,3244	5,4695		12	86,67	82 – 90,5	2,6486	3,0560	
	13	172,46	155 – 188	9,2160	5,3438		11	151,05	137,5 – 161	7,1918	4,7613	
	8	45,88	38 – 53	4,9982	10,8952		6	39,75	37,5 – 41,5	1,3693	3,4447	
	8	54,13	46 – 69	8,6503	15,8631		6	43,50	40 – 48	3,0166	6,9347	
	8	72,00	62 – 110	15,6661	21,7585		5	51,70	44,5 – 57	5,3805	10,4071	
	8	99,56	91,5 – 112	5,8275	5,8531		5	76,30	67 – 82	5,5632	7,2913	
<i>Rh. sondaicus</i> : BMNH : 2 ; MNHN : 2 ; ML : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3.												

Tabl. 10 – Dimensions comparées des cubitus.

Les insertions musculaires sont nombreuses sur le cubitus :

- en face antérieure la seule insertion bien visible est celle du petit anconé (anconeus) mais ses limites sont peu discernables ;
- en face externe il y a beaucoup d'insertions ; sur la face latérale de l'olécrâne on peut observer l'anconé externe (caput laterale tricipitis brachii) ; sous l'angle crânial de l'olécrâne se place le long anconé (caput longum tricipitis brachii) le long du sommet, puis l'anconé accessoire (tensor fasciae antebrachii) sous le précédent et près du bord caudal. L'insertion de ces trois muscles est très marquée mais leurs limites respectives ne sont pas évidentes. Dans la région de la grande échancrure sigmoïde se trouvent le fléchisseur externe des métacarpiens (cubital externe ou ulnaire latéral, extensor carpi ulnaris) et plus distalement et près du bord antérieur l'extenseur antérieur du métacarpe (extensor carpi radialis), l'extenseur oblique du métacarpe (abductor pollicis longus) et l'extenseur latéral des phalanges (extensor digitorum lateralis). Ici encore les insertions sont nettes mais leurs limites sont floues.
- en face postérieure le long anconé est très net sur le sommet de l'olécrâne. Sur la face externe l'insertion de l'extenseur latéral des phalanges (extensor digitorum lateralis) est peu marquée, tandis que du côté interne l'insertion du chef cubital du fléchisseur profond (flexor digitorum profundus) est évidente.
- en face interne, outre le muscle précédent, on note sur la face médiale de l'olécrâne tout un ensemble d'insertions fortes mais impossibles à individualiser : petit anconé vers l'avant, chef postérieur du cubital interne (ulnaire médial, flexor carpi ulnaris ou ulnaris medialis) en arrière, chef olécrânien du fléchisseur profond des phalanges au milieu, petit palmaire (palmaris longus) plus distalement.

Les dimensions du cubitus sont mesurées comme indiqué fig. 12 A et sont données dans le tableau 10. Leur nomenclature et leur définition sont précisées en légende de la fig. 12.

Notons qu'à l'inverse des précédentes les quatre dernières dimensions sont peu significatives, ce que traduisent les valeurs élevées de leurs coefficients de variation.

Nous retiendrons comme caractères distinctifs pour le cubitus :

- les dimensions et proportions générales
- la forme de l'olécrâne
- la constitution de l'articulation distale.

E. Le carpe (fig. 13 et 14)

Le carpe est composé de 8 os disposés en deux rangées superposées ; le rudiment de 5^e métacarpien s'ajoute à cet ensemble.

La rangée supérieure comprend de l'intérieur vers l'extérieur :

- le scaphoïde
- le semi-lunaire
- le pyramidal
- le pisiforme

La rangée inférieure est formée, toujours de l'intérieur vers l'extérieur, par :

- le trapèze
- le trapézoïde
- le magnum
- l'oncifforme

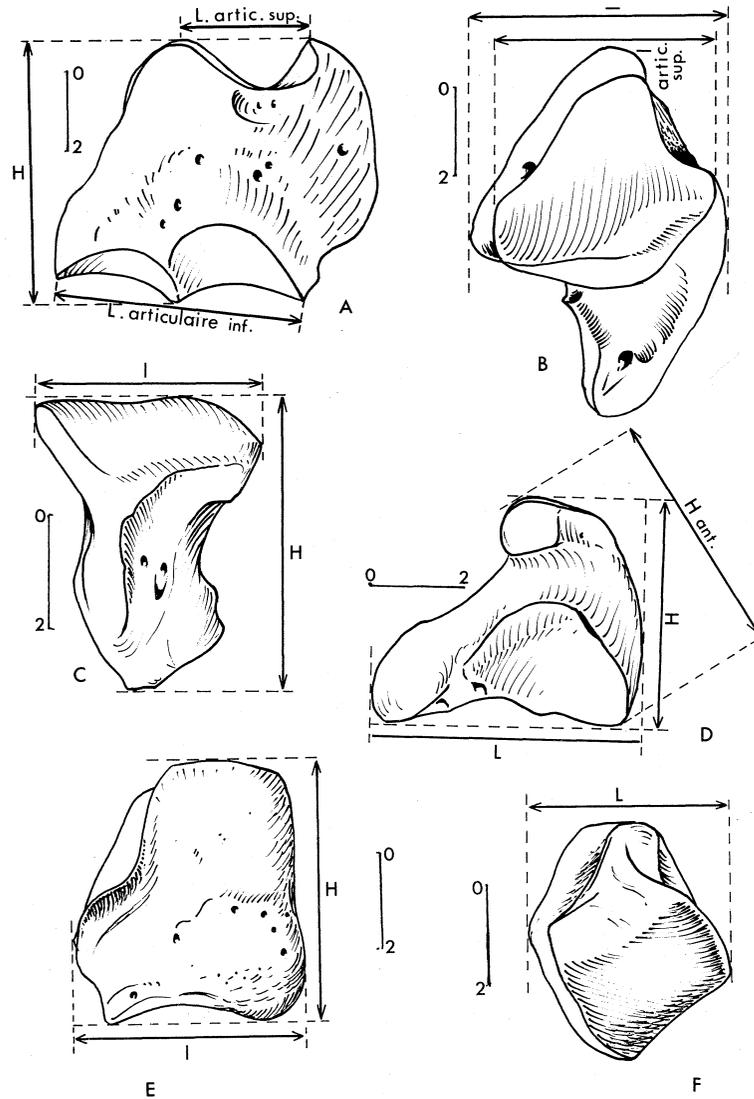


Fig. 13 — Le carpe : scaphoïde, semi-lunaire et pyramidal droits du squelette de *Rh. sondaicus* n° 367 du Musée de Lyon.

A : scaphoïde, face antérieure B : scaphoïde, face proximale
 C : semi-lunaire, face antérieure D : semi-lunaire, face latérale
 E : pyramidal, face antérieure F : pyramidal, face proximale

Nomenclature et définition des variables mesurées :

Scaphoïde — L : longueur, distance maximale du bord latéral au bord médial, prise parallèlement à une tangente à la face supérieure

— l : largeur, plus grande distance de la face antérieure à la face postérieure, prise tangentielle au milieu de la facette radiale et perpendiculairement à la longueur

— H : hauteur, distance entre la tangente aux deux points les plus proximaux de la face supérieure et le point le plus distal de la face inférieure

— L artic. sup. et l artic. sup., soient respectivement le diamètre transversal et le diamètre antéro-postérieur de la face supérieure ; ce sont des dimensions maximales prises parallèlement à la longueur et à la largeur de l'os ; les deux dimensions sont articulaires

— L. artic. inf. et l artic. inf. : diamètre transversal et diamètre antéro-postérieur de la face distale ; ces deux dimensions sont articulaires (l artic. inf. non figuré)

Semi-lunaire — L : longueur, prise parallèlement à la tangente à la face distale

— l : largeur, prise au niveau de la face antérieure et parallèlement à l'articulation proximale

— H : hauteur, mesurée dans le plan sagittal de l'os, perpendiculairement à la longueur

— H ant. : hauteur maximale de la face antérieure, prise perpendiculairement à la largeur

Pyramidal — L = DAP : longueur prise au milieu du bord antéro-externe, soit sensiblement au niveau de l'angle antéro-externe de la face proximale, parallèlement à une tangente à cette face

— l = DT : largeur, parallèlement à une tangente à la face distale, perpendiculairement à la longueur

— H : hauteur, distance entre le bord proximal de la face antéro-externe et la tangente à la face distale.

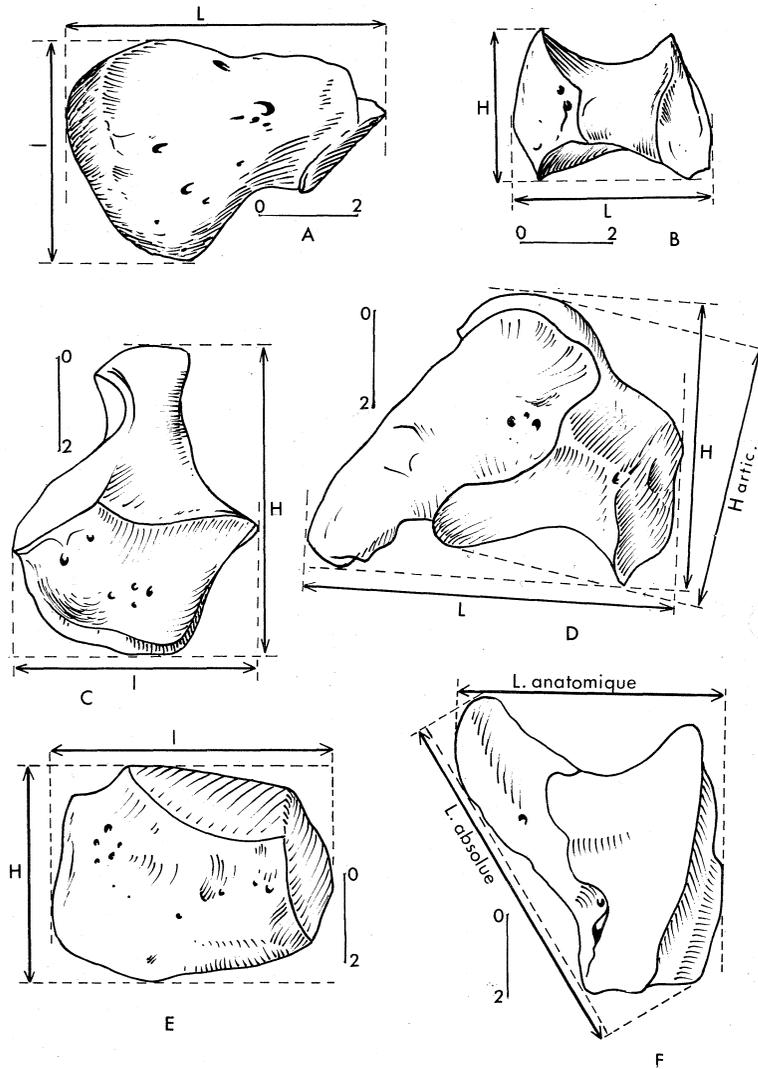


Fig. 14 — Le carpe (suite) : pisiforme, trapézoïde, magnum et onciforme droits du squelette de *Rh. sondaicus* n° 367 du Musée de Lyon.

A : pisiforme, face latérale B : trapézoïde, face médiale
 C : magnum, face antérieure D : magnum, face latérale
 E : onciforme, face antérieure F : onciforme, face distale

Nomenclature et définition des variables mesurées :

Pisiforme — L : longueur, prise tangentiellement au bord supérieur

— l : largeur, prise tangentiellement au bord latéral

— H : hauteur, prise perpendiculairement à la tangente au bord supérieur (non figurée)

Trapézoïde — L : longueur, prise parallèlement à une tangente à la face inférieure

— l : largeur, maximale et perpendiculaire à la longueur (non figurée)

— H : hauteur, maximale, correspondant à la distance entre deux plans parallèles tangents l'un à la face inférieure, l'autre à la face supérieure.

Magnum — L : longueur, prise parallèlement à une tangente à la face inférieure

— l : largeur, prise au niveau de la face antérieure et parallèlement à l'axe vertical de l'os

— H : hauteur absolue, prise perpendiculairement à la tangente à la face inférieure

— H artic. : hauteur articulaire, prise perpendiculairement à la tangente à l'articulation distale.

Onciforme — L abs. : longueur absolue, c'est la plus grande dimensions de l'os

mesurée entre le point le plus antérieur de la facette pour le semi-lunaire et le point le plus caudal de l'apophyse postérieure.

— L anat. : longueur anatomique, c'est la distance d'un plan tangent à la face antérieure au point le plus caudal de l'apophyse postérieure

— l : largeur, prise tangentiellement au bord distal de la face antérieure

— H : hauteur, prise perpendiculairement à la largeur.

a. Le scaphoïde (fig. 13 A et B)

Synonymes : scaphoïde antérieur, naviculaire antérieur, radial

Disposition générale :

Avec son contour trapézoïdal massif c'est le plus volumineux des carpiens. H. M. D. de Blainville l'a décrit comme festonné sur ses bords. Il s'articule proximale-ment avec le radius, caudale-ment avec le semi-lunaire, distalement avec le magnum, le trapézoïde et le trapèze. J'ai déjà eu l'oc-casion d'expliquer (Guérin, 1973, p. 74) que l'orientation anatomique oblique du scaphoïde posait des problèmes de nomenclature ; je lui attribue une face antérieure, une face postérieure (caudale), un bord latéral (externe par rapport au plan sagittal de l'animal mais interne par rapport à l'axe du membre con-sidéré) et un bord médial ; les faces supérieure et inférieure ne posent pas de problème particulier.

Description détaillée :

- la face antérieure est à contour trapézoïdal ; son bord supérieur est ensellé, son bord inférieur est formé de deux segments concaves séparés et limités par des crêtes tranchantes ; le bord la-téral est oblique, sensiblement rectiligne ; le bord médial est globuleux. La surface est irréguliè-re. Le contour de cette face constitue un bon critère de distinction : il y a une grande différence entre la hauteur latérale et la hauteur médiale chez Rh. unicornis, D. bicornis et surtout C. simum (la hauteur latérale de la face antérieure étant beaucoup plus forte) alors que cette différence n'apparaît pas chez Rh. sondaicus ni D. sumatrensis ; de même l'ensel-lure du bord proximal est-elle beaucoup plus symétrique dans ces deux dernières espèces,
- la face postérieure est munie d'une forte tubérosité dans sa partie proximale. Elle porte deux facettes articulaires répondant au semi-lunaire, séparées par une dépression longitudinale : la facette proximale constitue une longue bande allongée obliquement, d'un seul tenant, que K. Heissig (1972) considère comme typique des Rhinocerotini ; la facette distale localisée à la base du bord latéral est beaucoup plus réduite,
- le bord latéral est tranchant, oblique, à peu près rectiligne, parfois légèrement concave ou légèrement convexe ;
- le bord médial est globuleux, épais. Son profil peut être soit une ligne brisée formant un an-gle saillant, soit une courbe à convexité régulière : il est plus arrondi et plus globuleux dans les deux espèces africaines ;
- la face supérieure est presque entièrement occupée par une facette répondant au radius. Cette facette est triangulaire chez Rh. sondaicus et D. sumatrensis avec une extension antéro-posté-rieure maximale plus proche du côté latéral ; elle est trapézoïdale chez D. bicornis avec une extension antéro-postérieure maximale située bien plus médialement ;
- la face inférieure (distale) porte une surface articulaire allongée et étroite composée par l'a-lignement de trois facettes concaves successives : la plus latérale répond au magnum ; la sui-vante sensiblement aussi vaste correspond au trapézoïde ; la plus médiale répond au trapèze, elle est beaucoup plus réduite que les deux précédentes et de forme très variable selon les in-dividus.

G. Cuvier (1834) a relevé que pour D. bicornis le scaphoïde est plus haut par rapport à la largeur que celui de Rh. unicornis ; chez ce dernier la face proximale est presque carrée. D. A. Hooijer (1966, p. 162) signale une différence relative entre les largeurs proximale et distale et entre les hau-teurs antérieure et postérieure qui permet de distinguer les Dicerorhinus des genres fossiles Aceratherium et Brachypotherium. K. Heissig (1972, p. 35) note des différences dans le bombement et le contour de la facette radiale, dans l'écartement des facettes pour le semi-lunaire et dans la forme et la grandeur relative de la plus distale de ces facettes.

Dimensions :

Elles sont prises comme indiqué fig. 13 A et B et données dans le tableau 11. Leur définition est précisée en légende de la figure 13.

Nous retiendrons comme critères de distinction des scaphoïdes :

- les dimensions et proportions générales,
- l'allure, les proportions et le contour de la face antérieure,
- la forme de la facette radiale.

b. Le semi-lunaire (fig. 13 C et D)

Synonymes : lunaire, intermédiaire, intermedium.

Disposition générale :

Qualifié par H. M. D. de Blainville "d'os en forme de coin ou de gros clou" le semi-lunaire est constitué d'une partie antérieure en T vertical suivie caudalement d'une apophyse postérieure aplatie. Il s'articule proximale avec le radius (et aussi un peu avec le cubitus chez D. bicornis et D. sumatrensis mais pas chez Rh. sondaicus), distalement avec l'onciforme et le magnum, médialement avec le scaphoïde, latéralement avec le pyramidal.

Description détaillée :

- la face antérieure est fortement dilatée transversalement vers son bord proximal et plus faiblement dilatée dans sa partie distale, laquelle est arrondie chez D. bicornis et C. simum, plus anguleuse pour D. sumatrensis et en V aigu chez Rh. sondaicus et Rh. unicornis;
- la face latérale porte deux facettes répondant au pyramidal. La facette proximale qui passe vers le haut à l'articulation radiale (ou radio-cubitale) est plus courte chez Rhinoceros que pour D. sumatrensis et D. bicornis. La facette distale est plus allongée, surtout chez D. bicornis et D. sumatrensis où elle s'élargit nettement en arrière ; cette facette passe vers le bas, sur la face distale de l'os, à la facette répondant à l'onciforme. Les deux facettes sont séparées par une gouttière antéro-postérieure dont la largeur et la profondeur sont très variables selon les individus;
- la face médiale répond au scaphoïde par un ensemble de deux ou trois facettes, soit deux facettes supérieures pouvant être fusionnées en une seule (c'est d'ailleurs le cas normal chez Rhinoceros) et une facette inférieure courte, semi-circulaire ; une zone déprimée sépare cette facette de la (ou des) facette précédente;
- la face supérieure est très oblique vers l'arrière et le bas, seule sa partie antérieure est articulaire ; elle forme un gond très étiré transversalement chez Rh. sondaicus, Rh. unicornis et C. simum. Chez D. bicornis, C. simum et D. sumatrensis la partie la plus latérale du gond possède un pan coupé répondant au cubitus. Du côté médial la surface articulaire passe progressivement à la facette répondant au scaphoïde;
- la face inférieure est asymétrique. Elle comporte deux facettes articulaires principales, déprimées, allongées d'avant en arrière et séparées par une crête médiane. Ces deux facettes sont situées côte à côte mais sont décalées, la plus latérale qui répond à l'onciforme se trouvant être la plus antérieure, tandis que la plus médiale répond au magnum. La crête longitudinale médiane séparant les deux facettes articulaires se subdivise vers l'avant pour délimiter une toute petite facette qui répond aussi au magnum : cette petite facette fait avec la facette distale pour l'onciforme un dièdre aigu, marqué par une crête tranchante chez Rh. sondaicus,

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	25	69,86	60 – 77	4,0427	5,7869	11	76,05	71 – 84	3,3200	4,3658
I	25	47,58	40,5 – 56	3,7212	7,8209	11	56,45	53 – 63	2,7879	4,9384
H	22	47,07	42 – 54	3,3391	7,0942	10	55,95	51 – 65,5	4,2390	7,5764
H ant.	22	49,43	43 – 56,5	3,5766	7,2356	10	60,00	55 – 65	2,6034	4,3390

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	8	53,81	51,5 – 58	2,3745	4,4125	7	77,07	73 – 81	2,6049	3,3799
I	8	38,31	35 – 40	1,6461	4,2966	7	59,79	55 – 63,5	3,3273	5,5655
H	6	44,08	42 – 45,5	1,3570	3,0784	6	57,67	55 – 59,5	1,5383	2,6677
H ant.	3	44,33	43 – 45	1,1547	2,6045	6	63,25	62 – 66	1,4404	2,2774

	<i>Rhinoceros sondaicus</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	7	64,79	62 – 67,5	1,9334	2,9843
I	7	51,57	47 – 54,5	2,6049	5,0511
H	5	52,00	49,5 – 54	1,7677	3,3995
H ant.	5	53,90	52 – 55	1,1401	2,1153

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 2 ; Nairobi : 11 ; ML : 2 ; Poitiers : 1 ; Leiden : 2 ; Amsterdam : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; Nairobi : 1 ; Powell Cotton Museum : 7 ; Bruxelles : 1 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; MNHN : 1 ; ML : 1 ; Leiden : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 3 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 2 ; MNHN : 1 ; ML : 1 ; Amsterdam : 1 ; Leiden : 1 ; Bruxelles : 1.

Tabl. 12 – Dimensions comparées des semi-lunaires.

Rh. unicornis et D. sumatrensis. Pour D. bicornis et C. simum cette petite facette est réduite et ne fait qu'un dièdre obtus avec la facette distale pour l'onciforme : c'est cette différence de disposition qui explique la différence d'allure de la partie distale de la face antérieure.

Ni G. Cuvier, ni H. M. D. de Blainville ne précisent vraiment de caractères qualitatifs de distinction des semi-lunaires. D. A. Hooijer (1971, p. 368) relève chez Paradiceros du Miocène supérieur d'Afrique orientale l'absence d'une facette proximo-latérale répondant au cubitus. K. Heissig (1972) donne une série de caractères qu'il considère comme typiques des Rhinocerotini, en commençant par la présence d'une nette facette articulaire pour l'ulna ; nous venons de voir que cette facette n'existe pas chez Rhinoceros.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 13 C et D et données dans le tableau 12. Leur définition est précisée en légende de la fig. 13.

Nous retiendrons comme caractères différentiels pour les semi-lunaires :

- les dimensions et proportions générales,
- la forme de la partie distale de la face antérieure,
- l'importance de l'élargissement transversal de l'articulation proximale,
- la présence ou l'absence d'une facette répondant au cubitus,
- la disposition relative des facettes articulaires latérales et dans une moindre mesure médiale.

c. Le pyramidal (fig. 13 E et F)

Synonymes : ulnaire, cunéiforme, triquetrum

Disposition générale :

C'est un os court, assez haut, en forme de parallépipède tronqué vers le haut et l'extérieur. Il s'articule proximale avec le cubitus, distalement avec l'onciforme, médialement avec le semi-lunaire, latéralement avec le pisiforme.

Description détaillée :

- la face antéro-externe est à peu près droite verticalement, et régulièrement convexe d'un bord à l'autre. Son contour est trapézoïdal avec un bord médial vertical, un bord proximal convexe, un bord distal concave et un bord latéral pointu. Cette face est plus large que haute chez D. bicornis et surtout chez C. simum, à peu près aussi haute que large chez D. sumatrensis et Rh. sondaicus, nettement plus haute que large chez Rh. unicornis;
- la face postéro-interne est fortement convexe transversalement. Sa surface est complexe avec deux facettes articulaires répondant au semi-lunaire et séparées par une zone déprimée verticalement. La facette proximale est allongée et sub-rectangulaire chez Rhinoceros, courte et triangulaire pour Dicerorhinus, longue et trapézoïdale chez Diceros et Ceratotherium où elle est plus haute latéralement que médialement. La facette distale est peu développée verticalement chez Rh. sondaicus ; elle est plus haute latéralement que médialement chez Rh. unicornis ; pour D. sumatrensis, D. bicornis et C. simum sa partie latérale est beaucoup plus haute et la facette s'étend bien plus latéralement, ce qui lui donne une forme en L couché;
- le bord latéral saillant porte dans sa moitié proximale une facette articulaire pointue répondant au pisiforme et passant sans transition à l'articulation proximale;
- le bord médial est tranchant, sans caractères particuliers;

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
DAP	24	41,98	37,5 – 49	2,8646	6,8239	11	47,36	42 – 54	3,8864	8,2055
DT	24	55,56	46,5 – 61	3,6335	6,5395	11	64,59	58,5 – 71,5	3,4700	5,3722
H	24	51,08	41 – 60	4,4322	8,6765	11	55,41	51,5 – 61	2,8356	5,1176

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-max.	écart-type	v
DAP	7	33,71	31 – 35	1,4099	4,1821	7	49,50	46,5 – 53	2,7988	5,6541
DT	7	46,71	43 – 49	2,3779	5,0904	7	63,71	58 – 68	3,6498	5,7284
H	7	44,14	40 – 47	2,5284	7,7277	7	64,50	62 – 70	3,2015	4,9636

	<i>Rhinoceros sondaicus</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
DAP	9	40,17	35 – 45	3,1324	7,7987
DT	10	54,90	51,5 – 57,5	1,9832	3,6125
H	9	52,56	47,5 – 55	2,3775	4,5238

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 2 ; ML : 2 ; Nairobi : 10 ; Poitiers : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1 ; Powell Cotton Museum : 7 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; ML : 1 ; Leiden : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 3 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 2 ; MNHN : 8 ; ML : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 1 ; Bruxelles : 3.

Tabl. 13 – Dimensions comparées des pyramidaux.

- la face supérieure est ensellée d'avant en arrière et convexe transversalement. Elle est entièrement occupée par une facette articulaire répondant au cubitus qui passe latéralement à la facette pour le pisiforme et médialement, par un dièdre en angle droit, à la facette proximale pour le semi-lunaire. Le contour de cette face est presque carré chez D. sumatrensis, Rh. sondaicus et Rh. unicornis, et rectangulaire parce que plus allongé antéropostérieurement chez D. bicornis et C. simum,
- la face inférieure est entièrement occupée par une facette répondant à l'onciforme. Cette facette est triangulaire chez Dicerorhinus et Rhinoceros, plus elliptique chez Diceros et Ceratotherium.

On ne trouve pratiquement rien dans la littérature sur la distinction des pyramidaux. D. A. Hooijer (1971, p. 368-369) a noté l'absence de contact chez Dicerorhinus (et aussi chez Aceratherium) entre radius et pyramidal. K. Heissig (1972) considère comme typique du pyramidal des Rhinocerotini l'absence de facette répondant au radius, le développement latéral de la facette pour le cubitus, la longueur de la facette distale pour le semi-lunaire ; nous avons vu que le dernier de ces caractères n'est pas valable.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 13 E et F et données dans le tableau 13. Leur définition est précisée en légende de la fig. 13.

Nous retiendrons comme critères de distinction des pyramidaux :

- les dimensions et proportions générales,
- les proportions de la face antérieure et de la face proximale,
- le dessin de l'articulation distale,
- les tailles, formes et position relative des facettes répondant au semi-lunaire.

d. Le pisiforme (fig. 14 A)

Synonyme : accessorium

Disposition générale :

Os aplati transversalement, étiré d'avant en arrière et verticalement ce qui lui donne une forme de raquette. Il s'articule en avant et vers le bas avec le pyramidal, en avant et vers le haut avec le cubitus.

Description détaillée :

- la face antérieure est formée de deux facettes articulaires en triangle formant entre elles un dièdre aigu : la plus proximale répond au cubitus, la plus distale répond au pyramidal ;
- le bord postérieur est très étendu verticalement chez Rh. sondaicus et Rh. unicornis, beaucoup moins dans les trois autres espèces ; le pisiforme est donc globuleux pour Diceros, Ceratotherium et Dicerorhinus ;
- la face latérale est convexe d'avant en arrière ;
- la face médiale et le bord supérieur sont concaves ;
- le bord inférieur est convexe.

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	12	56,25	49,5 – 63,5	4,6734	8,3083	6	62,83	59 – 69	3,4448	5,4824
I	12	33,67	29 – 40	3,5183	10,4505	6	38,75	35 – 42,5	2,7156	7,0082
H	12	27,38	25 – 31,5	1,8844	6,8838	6	34,50	31,5 – 40	2,9664	8,5984

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	3	50,33	49 – 53	2,3094	4,5882	3	76,17	70 – 82,5	6,2516	8,2078
I	3	33,33	32 – 35	1,5275	4,5825	3	50,00	48 – 52,5	2,2912	4,5825
H	3	22,83	22 – 24	1,0408	4,5583	3	34,17	31 – 36,5	2,8431	8,3213

	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	3	68,17	64,5 – 73,5	4,7258	6,9327
I	3	47,00	43,5 – 49,5	3,1224	6,6436
H	3	28,00	26 – 30	2,00	7,1428

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : Nairobi : 6 ; ML : 2 ; Poitiers : 1 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 1.

C. simum : Nairobi : 1 ; Tervueren : 1 ; Powell Cotton Museum : 4.

D. sumatrensis : BMNH : 2 ; ML : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 1 ; Bruxelles : 1 ; Nairobi : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 1 ; ML : 1 ; Amsterdam : 1.

Tabl. 14 – Dimensions comparées des pisiformes.

H. M. D. de Blainville (1839-1864) écrit que le pisiforme de D. bicornis est beaucoup plus petit, avec "des extrémités plus égales" que celui de Rh. unicornis. K. Heissig (1972) note simplement que leur forme est très différente.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 14 A et données dans le tableau 14. Leur définition est précisée en légende de la fig. 14.

Nous retiendrons comme principal caractère distinctif, outre les dimensions et proportions, la forme générale et le dessin des contours de l'os.

e. Le trapèze

Synonyme : carpal 1.

Disposition générale :

C'est un petit os en forme de pyramide retournée, plus large dans sa partie postérieure que dans sa partie antérieure. Il s'articule latéralement avec le trapézoïde et proximale-ment avec le sca-phoïde.

Description détaillée :

Le bord antérieur est mince, de même que le bord postérieur. La face latérale triangulaire porte dans sa moitié proximale une facette semi-circulaire répondant au trapézoïde. La face médiale est irrégulière et convexe d'avant en arrière. La face proximale est presque entièrement articulaire et répond au scaphoïde.

K. Heissig (1972) donne quelques critères de distinction entre Rh. unicornis, D. bicornis et D. sumatrensis. Je ne les discuterai pas ici car les trapèzes sont rares dans les collections et me paraissent soumis à une très grande variabilité individuelle.

A titre d'exemple les dimensions du trapèze de D. bicornis sont données dans le tableau 15.

f. Le trapézoïde (fig. 14 B)

Synonyme : carpal 2

Disposition générale :

Petit os parallélépipédique aux faces supérieure et inférieure concaves d'avant en arrière. Il s'articule proximale-ment avec le scaphoïde, latéralement avec le magnum, médialement avec le trapèze et distalement avec le Mc II.

Description détaillée :

- la face antérieure est globuleuse, fortement convexe, munie vers le milieu de son bord latéral d'une petite tubérosité saillante;
- la face postérieure porte chez Rh. sondaicus une dépression verticale ; chez D. sumatrensis et D. bicornis une côte verticale accompagnée médialement cette dépression;
- la face latérale est presque entièrement occupée par une facette losangique répondant au magnum. Cette facette s'étend sur toute la hauteur de la face ; son relief est plus irrégulier chez D. bicornis et D. sumatrensis que chez Rhinoceros;

<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	20	42,15	36,5 – 48	3,1875	7,5624	9	44,33	35 – 49	4,0155	9,0577
I	20	27,75	24 – 33	2,5777	9,2891	9	34,44	30 – 37,5	2,3109	6,7090
H	20	33,40	25 – 38,5	3,3934	10,1601	9	34,00	29,5 – 37,5	2,3979	7,0526

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	4	38,88	35 – 45	4,3277	11,1324	5	52,50	52 – 54	0,8660	1,6495
I	4	26,13	24,5 – 28	1,6520	6,3235	5	34,30	33 – 37,5	1,8574	5,4152
H	4	31,63	30 – 33,5	1,4930	4,7210	5	41,30	40 – 42,5	0,9082	2,1992

<i>Rhinoceros sondaicus</i>						Trapèzes de <i>Diceros bicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	5	45,30	42 – 48	2,6362	5,8196	12	31,50	27 – 34	2,2663	7,1947
I	5	32,20	29 – 35,5	3,2132	9,9790	12	19,79	15 – 26	2,7006	13,6454
H	5	34,90	32,5 – 36	1,4747	4,2257	12	31,38	27 – 36	2,7971	8,9151

Conservation du matériel étudié :

a : trapézoïdes

D. bicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 1 ; Nairobi : 11 ; Amsterdam : 1 ; Poitiers : 1 ; ML : 2 ; Leiden : 2.

C. simum : BMNH : 1 ; Nairobi : 1 ; Tervueren : 1 ; Powell Cotton Museum : 6.

D. sumatrensis : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; ML : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 1 ; MNHN : 2 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 2 ; ML : 1 ; Amsterdam : 1 ; Bruxelles : 1.

b : trapèzes

D. bicornis : Nairobi : 6 ; ML : 2 ; Poitiers : 1 ; Amsterdam : 1 ; Leiden : 1 ; Tervueren : 1.

Tabl. 15 — Dimensions comparées des trapézoïdes et dimensions des trapèzes de *D. bicornis*.

- la face médiale porte une facette répondant au trapèze : chez D. bicornis cette facette se situe plus postérieurement que pour D. sumatrensis et Rhinoceros et n'atteint pas comme chez ces derniers le bord distal de la face;
- la face supérieure est en forme de selle. Elle est entièrement articulaire et répond au scaphoïde. Médialement elle passe sans transition à la facette pour le trapèze. Sa forme est rectangulaire chez Rhinoceros, plus trapézoïdale pour Diceros et Dicerorhinus ; sa largeur relative, surtout en arrière, est plus importante chez Rhinoceros et Ceratotherium;
- la face inférieure est entièrement articulaire et répond au Mc II. Son contour est plus elliptique chez Diceros et plus polygonal chez Dicerorhinus et Rhinoceros. L'articulation est relativement plus large chez Rhinoceros et Ceratotherium.

La variabilité individuelle des trapézoïdes est importante, et D. A. Hooijer (1971, p. 369-370) le souligne. K. Heissig note entre D. sumatrensis et Rh. unicornis une différence au niveau du passage de la facette trapézienne à la facette scaphoïdienne, mais je ne l'ai pas retrouvée.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 14 B et données dans le tableau 15. Leur définition est précisée en légende de la fig. 14.

Nous retiendrons comme caractères de distinction des trapézoïdes :

- les dimensions et proportions générales,
- le développement de la facette pour le trapèze,
- le contour et les largeurs relatives des faces supérieure et inférieure.

g. Le magnum (fig. 14 C et D)

Synonymes : grand os, carpal 3, capitatum

Disposition générale :

C'est un os allongé constitué d'une partie antérieure polygonale massive prolongée vers le haut par une apophyse articulaire en demi-cercle et suivie d'une partie postérieure longue, mince et dépourvue d'articulations. Cette partie postérieure montre chez les individus jeunes un cartilage d'épiphysation qui disparaît très tôt. Le magnum s'articule proximale avec le scaphoïde et le semi-lunaire, médialement avec le trapézoïde et le métacarpien II, distalement avec le métacarpien III, latéralement avec l'onciforme.

Description détaillée :

- la face antérieure est pentagonale avec un bord distal convexe, un bord latéral oblique, un bord supérieur concave et un bord médial légèrement déprimé. L'extension transversale de la face antérieure est faible chez D. sumatrensis, moyenne chez D. bicornis, forte chez C. simum et pour les deux Rhinoceros;
- la face postérieure est constituée par l'apophyse postérieure de l'os qui tend à se recourber légèrement vers l'intérieur et le bas et dont la forme peut varier sensiblement d'un individu à l'autre;
- la face latérale comprend en avant une facette articulaire sub-rectangulaire répondant à l'onciforme et séparée de l'articulation distale par une forte crête en dièdre aigu. La limite proximale de cette facette est marquée par une petite crête qui la sépare de la facette proximale scaphoïdienne ; cette crête disparaît avant l'angle le plus supérieur de la facette onciformienne qui passe alors progressivement à l'apophyse articulaire supérieure de l'os. Caudalement à la facette onciformienne la face latérale du magnum est déprimée et dépourvue d'articulations;

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	23	83,37	74 – 93	4,3958	5,2726	10	88,40	77,5 – 108	8,7774	9,9292
I	22	47,73	43 – 63,5	4,3608	9,1370	10	57,35	53 – 62,5	2,3810	4,1518
H	20	59,65	52 – 68	3,3915	5,6857	10	62,40	57,5 – 69	3,1340	5,0225
H artic.	13	55,96	51 – 62	2,9471	5,2664	10	59,50	56 – 65	2,8577	4,8029

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	8	74,00	69 – 77,5	2,9760	4,0217	7	101,43	95 – 108	5,0201	4,9494
I	8	39,38	34 – 44,5	3,3139	8,4163	7	62,43	56,5 – 81	8,4922	13,6032
H	7	52,50	50,5 – 54,5	1,3228	2,5197	7	70,07	66 – 75	3,0879	4,4069
H artic.	7	52,36	50 – 54,5	1,4638	2,7958	6	69,92	66 – 74	2,7643	3,9537

	<i>Rhinoceros sondaicus</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	9	92,67	85,5 – 100	5,3385	5,7610
I	8	50,31	48 – 53,5	1,7307	3,4400
H	7	62,00	60 – 65	1,8484	2,9813
H artic.	7	61,29	56 – 65	2,8846	4,7069

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 1 ; ML : 2 ; Nairobi : 10 ; Poitiers : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; Nairobi : 1 ; Tervueren : 1 ; Powell Cotton Museum : 7 .

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; MNHN : 1 ; ML : 1 ; Leiden : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 3 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 2 ; MNHN : 1 ; ML : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 1.

Tabl. 16 – Dimensions comparées des magnums.

- la face médiale comporte deux facettes trapézoïdales dont la supérieure répond au trapézoïde et l'inférieure au métacarpien II. Ces deux facettes passent de l'une à l'autre sans solution de continuité, et la supérieure passe également sans transition bien marquée à l'articulation proximale scaphoïdienne;
- la face supérieure porte une vaste facette triangulaire répondant au scaphoïde qui passe progressivement vers l'arrière et vers le haut à l'apophyse articulaire supérieure de l'os, laquelle correspond au semi-lunaire;
- la face inférieure est occupée par une vaste facette répondant au métacarpien III dont le contour et les longueurs et largeurs relatives varient selon les espèces : elle est plus allongée chez D. bicornis, plus petite et plus irrégulière chez D. sumatrensis, plus large en avant chez Rh. sondaicus, large et massive chez Rh. unicornis et C. simum.

La distinction des magnums des différentes espèces de rhinocéros a été elle aussi fort peu étudiée. D. A. Hooijer (1971, p. 370) a insisté sur le rapport de la hauteur à la largeur de l'os. K. Heissig (1972) note que la facette trapézoïdienne est étroite chez D. sumatrensis et haute chez Rh. unicornis, et que la facette scaphoïdienne est plus ou moins bombée. Il considère comme typique de ses Rhinocerotini-tribu dans laquelle il regroupe, rappelons-le, tous les rhinocéros actuels- l'échancrure antérieure des facettes pour le trapézoïde et le Mc II, le bombement et l'élargissement dorsal de la facette pour le semi-lunaire et l'extension dorsale de la facette scaphoïdienne.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 14 C et D et sont données dans le tableau 16. Leur définition est précisée en légende de la fig. 14.

Nous retiendrons comme caractères distinctifs principaux :

- les dimensions et proportions générales,
- la forme de la face antérieure et l'importance de son extension transversale,
- le dessin et l'importance de la facette onciformienne,
- l'allure et les proportions relatives de la facette articulaire distale.

h. L'onciforme (fig. 14 E et F)

Synonymes : unciforme, carpal 4, os crochu.

Disposition générale :

L'os a été décrit en 1885 par F. Sacco comme ayant la forme d'un gros clou à tige courte et recourbée. Il comprend une partie antérieure massive prolongée vers l'arrière et l'extérieur par une apophyse postérieure assez mince, non articulaire et munie d'un cartilage d'épiphyse s'ossifiant très vite. L'onciforme s'articule proximale avec le pyramidal, médialement avec le semi-lunaire, distalement avec le magnum, le Mc III et le Mc IV, latéralement avec le Mc V.

Description détaillée :

- la face antérieure est à contour pentagonal ; deux facettes articulaires développées dans d'autres plans, débordent sur elle, l'une proximale et l'autre médialement. Chez D. bicornis et plus encore chez D. sumatrensis et C. simum la face antérieure est beaucoup plus haute du côté latéral que du côté médial ; la différence de hauteur est bien plus faible chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus. Le bord distal de la face antérieure est très bombé chez D. sumatrensis, moins bombé chez D. bicornis et Rh. sondaicus ; au milieu de ce bord existe chez Rh. unicornis une dépression marquée ; la dépression est faible pour D. bicornis et absente chez Rh. sondaicus et D. sumatrensis;

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L abs.	25	86,70	76 – 106	6,4662	7,4581	11	95,73	90 – 107	4,9008	5,1195
L anat.	25	65,22	51 – 75	5,5716	8,5428	11	72,91	66,5 – 76	2,9139	3,9966
I	25	66,28	60 – 77,5	4,0209	6,0666	11	71,73	66 – 81	4,0948	5,7089
H	23	52,07	46 – 59	3,0049	5,7714	11	52,00	48 – 56	2,4186	4,6513

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L abs.	8	70,63	65,5 – 78	4,0598	5,7484	7	105,21	97,5 – 112	5,2508	4,9906
L anat.	8	52,00	48 – 63	4,7584	9,1508	7	79,50	75,5 – 86,5	3,7416	4,7064
I	8	57,38	52 – 61,5	2,9610	5,1608	7	78,36	74,5 – 82,5	2,5118	3,2056
H	8	46,94	41 – 50,5	2,9330	6,2488	7	56,07	51,5 – 59	2,5401	4,5302

	<i>Rhinoceros sondaicus</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L abs.	11	87,55	83 – 92	2,9618	3,3832
L. anat.	11	68,86	65 – 74,5	2,9672	4,3088
I	11	68,95	60 – 74	4,5467	6,5938
H	10	51,95	47,5 – 55	2,9387	5,6568

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 2 ; Nairobi : 11 ; ML : 2 ; Poitiers : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 1 ; Tervueren : 2.

C. simum : BMNH : 1 ; Nairobi : 1 ; Powell Cotton Museum : 7 ; Bruxelles : 1 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; MNHN : 1 ; ML : 1 ; Leiden : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 3 ; Bruxelles : 1 ; Nairobi : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 2 ; MNHN : 1 ; ML : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3.

Tabl. 17 – Dimensions comparées des oncifomes.

- la face postérieure est occupée par une apophyse postérieure dont le développement et la forme varient selon les individus;
- la face latérale est entièrement occupée par une extension de l'articulation distale de l'os, sur laquelle vient s'articuler le 5° métacarpien;
- la face médiale est totalement articulaire et répond au semi-lunaire. Cette face est triangulaire chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus, quadrangulaire chez D. bicornis et D. sumatrensis, quadrangulaire arrondie chez C. simum;
- la face supérieure porte une grande facette en croissant tronqué qui répond au pyramidal. Latéralement la facette vient au contact de l'articulation latérale pour le Mc V chez Rh. unicornis et aussi chez Rh. sondaicus où le contact est plus bref et reporté plus en arrière. Il n'y a pas de contact chez D. sumatrensis, D. bicornis ni C. simum. Notons que K. Heissig (1972) a signalé le contact des facettes pour le pyramidal et pour le Mc V chez Rh. unicornis par opposition aux autres espèces;
- la face inférieure est entièrement occupée par une vaste facette répondant au magnum, au Mc III et au Mc IV. Cette facette qui passe sans transition à la facette latérale montre une extension transversale et un contour qui varient selon les espèces.

G. Cuvier (1832) avait observé que l'onciforme de Rh. sondaicus et celui de D. bicornis sont proportionnellement plus hauts que celui de Rh. unicornis, tandis que celui de D. sumatrensis est relativement plus étroit que dans les autres espèces. D. A. Hooijer (1971, p. 370) note que le rapport de la hauteur antérieure à la largeur antérieure constitue un bon critère de distinction.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 14 E et F et données dans le tableau 17. Leur définition est précisée en légende de la fig. 14.

Nous retiendrons donc comme caractères de distinction des onciformes :

- les dimensions et proportions générales,
- la forme et le contour de la face antérieure,
- la forme de l'articulation médiale,
- la présence ou l'absence d'un contact entre les facettes pour le pyramidal et le Mc V.

F. Le métacarpe

Le métacarpe est composé des trois métacarpiens principaux, c'est-à-dire, de l'intérieur vers l'extérieur, les Mc II, Mc III et Mc IV, et du métacarpien V résiduel qui est réduit chez les rhinocéros actuels à un très petit os dépourvu d'articulation distale. Notons cependant dès à présent que chez certains genres fossiles et en particulier Aceratherium le Mc V est un os parfaitement développé fonctionnel et portant des phalanges. Le plus long et le plus puissant des métacarpiens est le Mc III, situé selon l'axe du membre et qui supporte l'essentiel du poids du corps. Le Mc II est toujours plus long que le Mc IV. Les métacarpiens ont une épiphysation proximale très précoce ; leur épiphysation distale se produit un peu plus tard mais précède celle de tous les os longs.

a. Le métacarpien interne ou Mc II (fig. 15 et 16)

C'est un métapode allongé dont la diaphyse est comme tordue à 90° entre ses deux extrémités. Il s'articule proximale avec le trapézoïde, latéralement avec le magnum et le Mc III, médialement avec le trapèze mais pour certaines espèces seulement, distalement avec la première phalange du deuxième doigt.

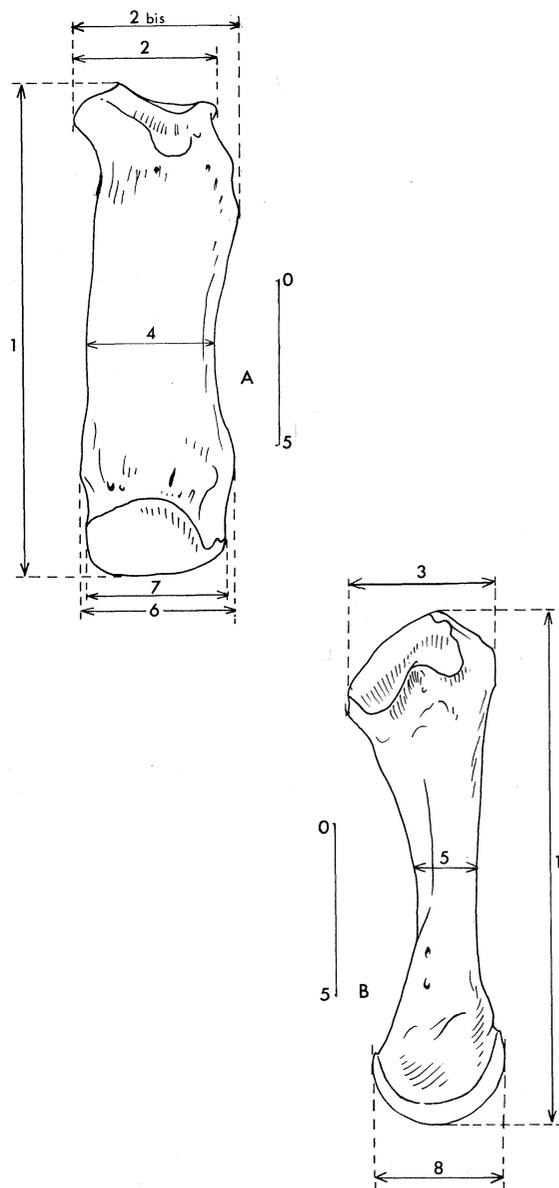


Fig. 15 — Le métacarpe : Mc II droit de *Rh. sondaicus* (squelette n° 367, Musée de Lyon).

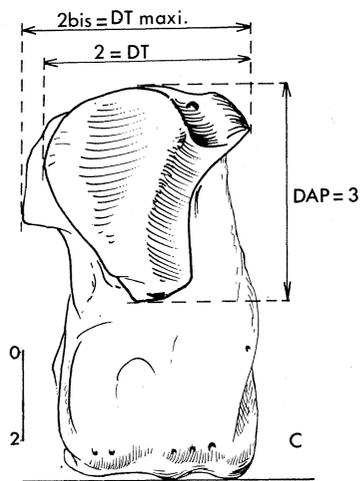
A : vue de face
 B : vue latérale
 C : vue de trois quart postéro-supérieure montrant le détail des mensurations de l'épiphyse proximale.

Nomenclature et définition des variables mesurées :

- 1 = L : longueur, maximale et prise parallèlement à l'axe de la diaphyse
- 2 = DT artic. prox : diamètre transversal proximal artulaire
- 2 bis = DT prox. maxi. : diamètre transversal proximal maximal : cette dimension est sus-articulaire, elle inclut donc la tubérosité médiale de l'épiphyse proximale.
- 3 = DAP prox. : diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse proximale ; cette dimension est sus-articulaire les tubérosités antérieure et postérieure de l'épiphyse.
- 4 = DT dia. : diamètre transversal de la diaphyse en son milieu
- 5 = DAP dia. : diamètre antéro-postérieur de la diaphyse en son milieu
- 6 = DT maxi. dist. : diamètre transversal maximal, sus-articulaire, de l'épiphyse distale
- 7 = DT artic. dist. : diamètre transversal artulaire de l'épiphyse distale
- 8 = DAP dist. : diamètre antéro-postérieur, artulaire, de l'épiphyse distale.

remarque 1 : les 5 diamètres transversaux sont pris parallèlement à la face postérieure de l'extrémité distale de la diaphyse. Les diamètres antéro-postérieurs sont perpendiculaires aux diamètres transversaux.

remarque 2 : les dimensions du Mt II sont prises de manière analogue, sauf 2, 2 bis et 3.



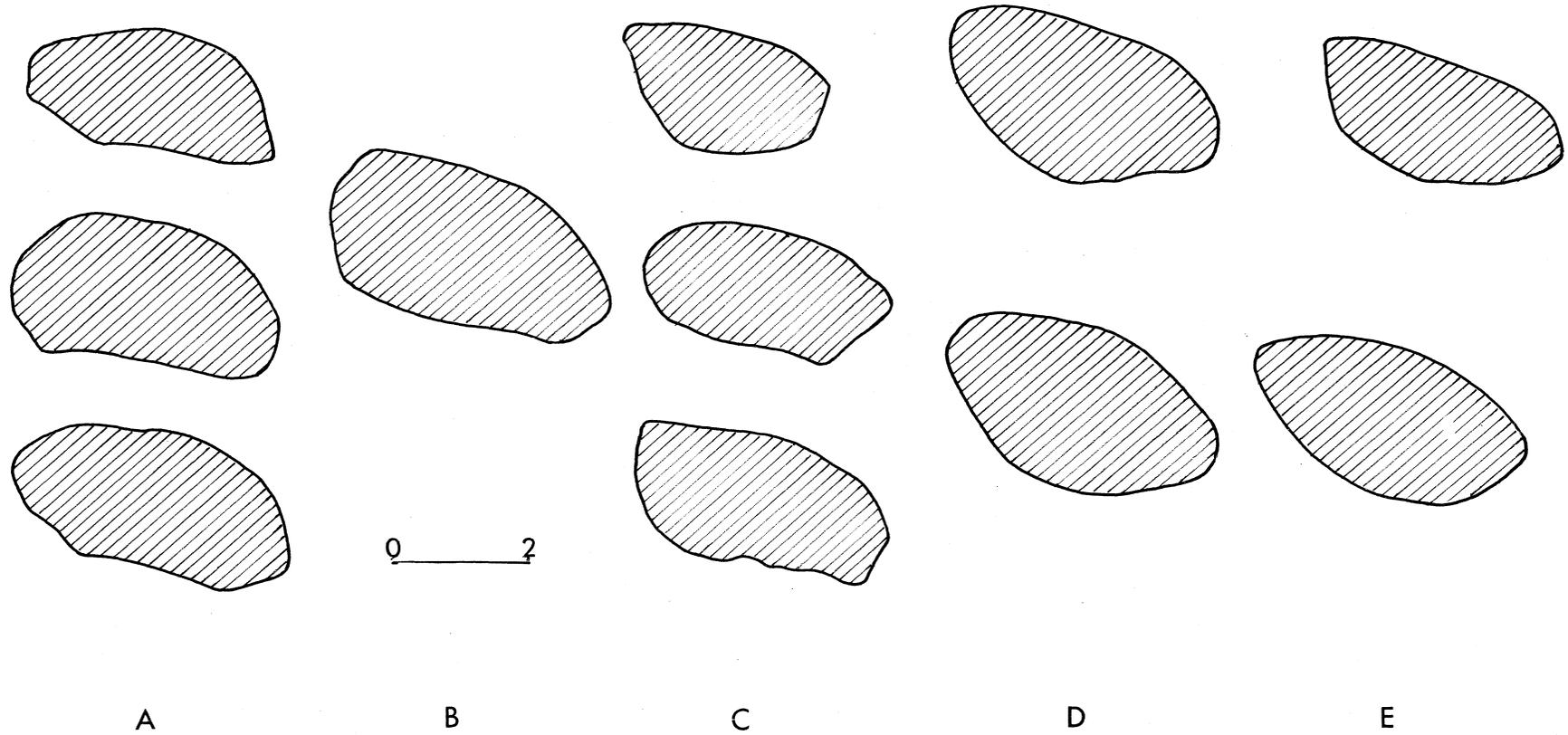


Fig. 16 – Le métacarpe (suite) : sections médianes comparées des diaphyses des Mc II chez les rhinocéros actuels.

A : *D. bicornis* (3 exemples)
 C : *D. sumatrensis* (3 exemples)
 E : *Rh. sondaicus* (2 exemples)

B : *C. simum*
 D : *Rh. unicornis* (2 exemples)

<i>Diceros bicornis</i>							<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v		n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	33	149,36	138 - 167	7,7904	5,2157		12	161,92	150,5 - 175	7,5342	4,6531
DT } prox. } maxi.	31	34,97	30 - 42	3,3910	9,6975		12	44,96	40 - 50	3,1367	6,9769
	32	37,56	31 - 46,5	3,6228	9,6448		12	46,71	40 - 52	3,5513	7,6031
DAP prox.	31	41,53	35 - 47,5	3,1462	7,5754		12	47,00	42,5 - 51	2,3548	5,0103
DT dia.	33	35,59	29 - 44	3,3829	9,5052		12	37,50	34 - 41,5	2,2258	5,9356
DAP dia.	32	20,89	17,5 - 24,5	1,9416	9,2942		12	25,71	21 - 34	3,0846	14,7992
DT maxi. dist.	33	42,24	36 - 49	2,7531	6,5175		12	48,58	45 - 53,5	2,8351	5,8355
DT artic. dist.	33	36,64	30 - 45	3,4238	9,3456		12	41,96	40 - 46	2,0052	4,7790
DAP dist.	30	39,00	35 - 42,5	2,1535	5,5220		12	44,17	39 - 48	3,2356	7,3260

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v		n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	18	139,11	128,5 - 151	6,5810	4,7307		14	178,93	159,5 - 187	7,6406	4,2702
DT } prox. } maxi.	18	36,11	32 - 40	2,4287	6,7256		14	47,64	42 - 53	3,6025	7,5614
	18	37,89	32,5 - 42,5	2,8104	7,4176		14	51,00	42,5 - 59,5	4,8911	9,5904
DAP prox.	17	38,03	33 - 44	2,7977	7,3567		13	51,15	46,5 - 58	2,9466	5,7603
DT dia.	18	33,36	29 - 38	2,4302	7,2846		14	41,29	36,5 - 45,5	2,4472	5,9275
DAP dia.	17	18,91	15,5 - 23,5	1,8134	9,5890		13	25,69	22 - 30	2,6103	10,1601
DT maxi. dist.	18	43,58	40 - 47	2,0739	4,7586		14	52,75	47 - 62	3,8816	7,3586
DT artic. dist.	18	35,50	31 - 40,5	2,2994	6,4633		14	46,79	42 - 52	3,1968	6,8329
DAP dist.	17	37,47	32 - 41,5	2,5091	6,6963		12	45,67	41 - 51,5	3,1358	6,8667

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	13	160,27	150 - 167	3,8870	2,4253
DT } prox. } maxi.	13	46,04	39,5 - 53	3,4608	7,5173
	13	51,62	45 - 57	4,1289	7,9994
DAP prox.	13	46,54	43 - 51,5	2,3845	5,1237
DT dia.	13	42,12	39 - 45,5	1,7577	4,1736
DAP dia.	13	21,73	18,5 - 24	1,4232	6,5494
DT maxi. dist.	13	52,85	45 - 56,5	3,5022	6,6273
DT artic. dist.	13	45,35	39,5 - 48	2,3486	5,1793
DAP dist.	13	40,50	36 - 44,5	2,4152	5,9635

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : Cambridge : 1 ; BMNH : 5 ; MNHN : 3 ; Nairobi : 11 ; ML : 2 ; Toulouse : 1 ; Poitiers : 1 ; Nantes : 1 ; Rennes : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Nairobi : 1 ; Powell Cotton Museum : 7 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Bruxelles : 1 ; Oxford : 1 ; ML : 1 ; Cambridge : 2 ; Leiden : 3.

Rh. unicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 5 ; Marseille : 1 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1 ; Cambridge : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 3 ; MNHN : 2 ; Bruxelles : 3 ; Leiden : 2 ; Amsterdam : 2 ; ML : 1.

Tabl. 18 — Dimensions comparées des Mc II.

L'épiphyse proximale porte une surface articulaire supérieure disposée en croissant longitudinal et limitée latéralement par une crête qui la sépare de la facette pour le magnum. Trois tubérosités dépourvues de surfaces articulaires prolongent respectivement l'épiphyse vers l'avant, l'intérieur et l'arrière : la tubérosité interne est toujours forte, l'antérieure varie selon les individus, la postérieure est bien plus développée chez Diceros et Dicerorhinus que pour Ceratotherium et surtout Rhinoceros. Les proportions de l'articulation proximale varient beaucoup selon les espèces : elle est allongée et relativement étroite chez D. sumatrensis, moins allongée chez Rh. sondaicus, peu allongée et moyennement large chez D. bicornis, large chez Rh. unicornis et très large chez C. simum. Son rétrécissement vers l'arrière est par contre soumis à une grande variabilité individuelle.

Latéralement l'épiphyse proximale porte deux facettes articulaires superposées, la plus proximale répondant au magnum et la plus distale au Mc III. Les deux facettes sont bien délimitées et font entre elles un angle bien marqué, sauf pour D. bicornis et Rh. unicornis où le passage de l'une à l'autre est plus flou, tandis que la facette pour le Mc III est bien plus basse, ce qui entraîne un manque de cohérence de l'articulation Mc II - Mc III dans ces deux espèces. L'avant des deux facettes peut être selon les individus plus ou moins proche du bord antérieur de l'os. Il existe chez Rhinoceros et Dicerorhinus mais pas chez Diceros ni Ceratotherium une échancrure médiane sur le bord distal de la facette pour le Mc III ; cette échancrure est plus ou moins prononcée et peut aller jusqu'à couper en deux la facette. Sur la face médiale de l'épiphyse proximale, il existe chez Rh. unicornis, Rh. sondaicus et occasionnellement chez D. sumatrensis (par exemple sur le squelette n° H 6396 de Cambridge) une petite facette répondant au trapèze. Il n'y a pas trace d'une telle facette chez D. bicornis ni chez C. simum où le trapèze n'a pas normalement de contact avec le Mc II.

La diaphyse présente une section médiane assez différente selon les espèces comme le montre la fig. 16 : elle est elliptique chez Rh. sondaicus, plus convexe en arrière chez Rh. unicornis, en ellipse à faible aplatissement chez D. bicornis et plutôt quadrangulaire chez C. simum et D. sumatrensis.

L'épiphyse distale ne me paraît présenter aucun caractère particulier.

La distinction des Mc II des différentes espèces a peu inspiré les divers auteurs : H. M. D. de Blainville (1839-1864) écrit que l'os est chez D. bicornis plus droit (ce qui est discutable) et plus grêle (ce qui est exact) que dans les espèces asiatiques, et qu'il a "une face dorsale plus versante en dedans" ce qui est une autre façon de décrire la différence de section des diaphyses. K. Heissig (1972) donne comme caractéristique de ses Rhinocerotini l'unicité de la facette pour le magnum et la forte courbure régulière de la facette pour le trapézoïde. Je n'ai pas retrouvé la différence d'orientation de la facette pour le magnum qu'il signale entre D. sumatrensis et Rh. unicornis.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 15 et données dans le tableau 18. Leurs définitions sont précisées en légende de la fig. 15. En règle générale c'est la longueur qui a le coefficient de variation le plus bas et le DAP de la diaphyse qui a le coefficient le plus élevé.

Nous retiendrons donc comme caractères permettant la distinction spécifique des Mc II :

- les dimensions et proportions générales,
- le développement relatif de la tubérosité postérieure de l'épiphyse proximale,
- les longueurs et largeurs relatives de l'articulation proximale,
- la disposition relative des deux facettes proximo-latérales,
- la présence ou l'absence d'une facette pour le trapézoïde,
- l'allure de la section de la diaphyse.

b. Le métacarpien médian ou Mc III (fig. 17 A et B et fig. 18)

C'est le plus long des métapodes, et aussi le plus puissant avec sa diaphyse droite, large et aplatie. Il s'articule proximale avec le magnum et l'onciforme, latéralement avec le Mc IV, distalement avec la première phalange du doigt médian.

L'épiphyse proximale est pour l'essentiel occupée par une vaste facette trapézoïdale répondant au magnum ; latéralement et en avant une petite facette également trapézoïdale répond à l'onciforme. Les deux facettes forment entre elles un dièdre aigu marqué par une forte crête qui constitue la partie la plus proximale de l'os. L'ensemble articulaire proximal est plus élargi transversalement chez Rh. sondaicus et surtout Rh. unicornis et C. simum que chez D. bicornis et D. sumatrensis. Le bord antérieur de l'articulation est concave chez Rh. unicornis et C. simum, son bord latéral est plus ou moins échancré en son milieu suivant les individus.

Latéralement existent deux facettes répondant au Mc IV et séparées par une zone déprimée qui varie selon les individus. La plus antérieure de ces facettes constitue un seul ensemble avec la facette proximale pour l'onciforme, avec laquelle elle fait un dièdre à peu près droit. Cet ensemble antérieur est beaucoup plus important par rapport à la facette postérieure chez Rhinoceros que pour Diceros et Dicerorhinus ; chez ces deux derniers la facette postérieure est triangulaire ou le plus souvent semi-circulaire, alors qu'elle dessine chez Rhinoceros une ellipse haute et étroite située relativement plus bas.

Sur la face médiale de l'épiphyse proximale existe une petite facette trapézoïdale basse et allongée répondant au Mc II. Elle peut être dédoublée chez D. sumatrensis et chez Rhinoceros, mais cette articulation médiale est assez variable individuellement.

La face antérieure de l'épiphyse proximale porte une vaste surface irrégulière correspondant à l'insertion de l'extensor metacarpi radialis.

La section de la diaphyse est très différente selon l'espèce (fig. 18). Pour D. bicornis c'est un trapèze à bord postérieur concave et à bord médial plus haut et plus arrondi ; pour C. simum c'est aussi un trapèze, mais arrondi et plus haut ; pour D. sumatrensis c'est une ellipse assez plate aux extrémités arrondies. Chez les deux Rhinoceros la section est elliptique, plus épaisse chez Rh. unicornis, aplatie et tranchante pour Rh. sondaicus.

La face postérieure de la diaphyse peut être plane ou déprimée ; elle forme une dépression bien marquée chez Diceros et Dicerorhinus, dans sa partie inférieure juste au-dessus de l'articulation distale. C'est sur cette face que se situe le trou nourricier principal, dont la position paraît stable en hauteur (vers le tiers proximal chez Diceros, plus haut pour Rhinoceros et Dicerorhinus) mais variable en largeur.

L'épiphyse distale est fortement élargie, avec des faces latérale et médiale déprimées ; comme pour les autres métapodes je n'ai pas pu trouver de caractères distinctifs au niveau de cette épiphyse.

H. M. D. de Blainville (1839-1864, p. 34) écrit que chez D. bicornis l'os est relativement plus large dans toutes ses parties que pour les espèces asiatiques. C'est exact pour D. sumatrensis mais faux pour les deux Rhinoceros. K. Heissig (1972, p. 41) a remarqué que la facette postérieure pour le Mc IV vient chez D. bicornis au contact de l'articulation proximale, ce qui n'est pas le cas chez Rh. unicornis et D. sumatrensis. C'est souvent vrai pour Rh. unicornis et Rh. sondaicus, moins souvent pour D. sumatrensis, car la variabilité individuelle joue en ce domaine.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 17 A et B et données dans le tableau 19. Leur définition est précisée en légende de la fig. 17. Les coefficients de variation sont les plus bas pour la longueur dans toutes les espèces ; c'est en général pour le DAP de la diaphyse qu'ils sont les plus élevés.

Nous retiendrons comme critères de distinction spécifique pour les Mc III :

- les dimensions et les proportions générales,
- l'élargissement de l'articulation proximale et l'allure de son bord antérieur,
- la disposition relative des facettes articulaires proximo-latérales,
- la section de la diaphyse.

c. Le métacarpien externe ou Mc IV (fig. 17 C, D, E et fig. 19)

Ce métapode à diaphyse arquée s'articule proximale avec l'onciforme et le Mc V résiduel, distalement avec la première phalange du 4^e doigt, médialement avec le Mc III.

L'épiphysse proximale porte une surface articulaire supérieure triangulaire orientée pointe en avant et vers l'intérieur, répondant à l'onciforme et aussi au Mc V pour une petite partie de son bord latéral. Cette articulation pour le Mc V forme chez *D. sumatrensis* mais pas chez les autres espèces une petite facette distincte de la facette onciformienne. La surface articulaire supérieure est moins

Fig. 17 – Le métacarpe (suite) : Mc III et Mc IV droits de *Rh. sondaicus* (squelette n° 367, Musée de Lyon).

→

A : Mc III, vue de face

B : Mc III, vue de trois quart postéro-supérieure montrant le détail des mensurations de l'épiphysse proximale

C : Mc IV, vue médiale

D : Mc IV, vue de face

E : Mc IV, vue de trois quart postéro-supérieure montrant le détail des mensurations de l'épiphysse proximale

Nomenclature et définition des variables utilisées :

Mc III : 1 = L : longueur maximale, prise parallèlement à l'axe de la diaphyse

2 = DT prox. : diamètre transversal de l'épiphysse proximale ; comme tous les diamètres transversaux du Mc III cette dimension est prise parallèlement à l'axe transversal de l'articulation proximale.

3 = DAP prox. : diamètre antéro-postérieur de l'épiphysse proximale, pris perpendiculairement à la dimension précédente

4 = DT dia. : diamètre transversal de la diaphyse en son milieu

5 = DAP dia. : diamètre antéro-postérieur de la diaphyse en son milieu, pris perpendiculairement au précédent (non figuré)

6 = DT maxi. dist. : diamètre transversal maximal, sus-articulaire, de l'extrémité distale

7 = DT artic. dist. : diamètre transversal articulaire de l'articulation distale

8 = DAP dist. : diamètre antéro-postérieur, articulaire, de l'épiphysse distale (nf)

remarque : les dimensions du Mt III sont les mêmes et sont mesurées de la même façon.

Mc IV : 1 = L : longueur, maximale, parallèlement à l'axe de l'os

2 = DT prox. : diamètre transversal de l'épiphysse proximale ; comme les autres diamètres transversaux du Mc IV cette dimension est prise parallèlement à une tangente à la face postérieure de l'articulation distale

3 = DAP prox. : diamètre antéro-postérieur de l'épiphysse proximale, pris perpendiculairement au diamètre précédent

4 = DT dia. : diamètre transversal de la diaphyse en son milieu

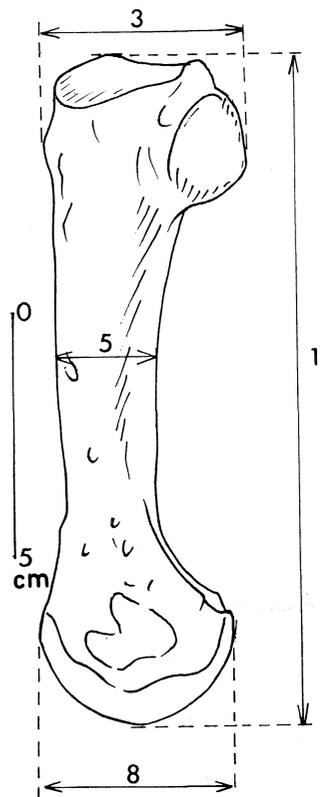
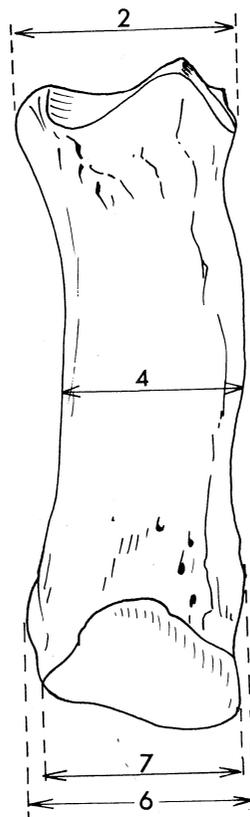
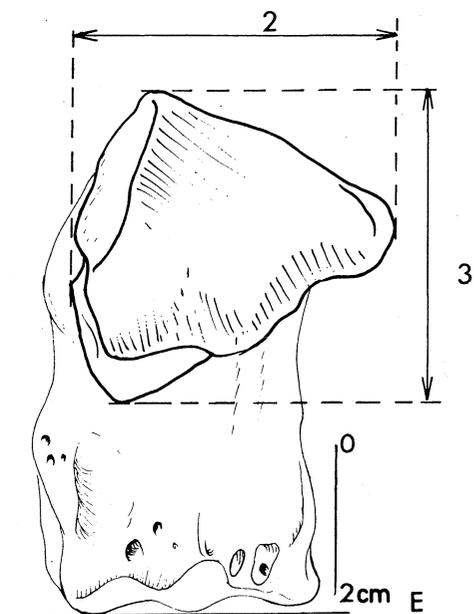
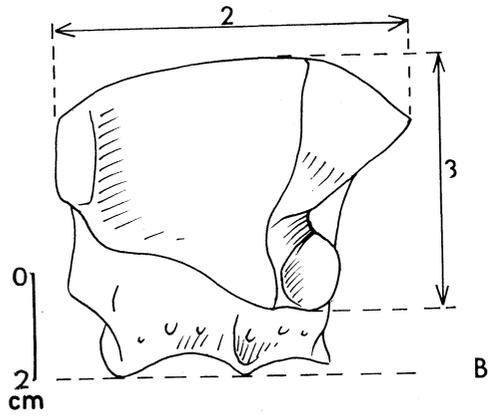
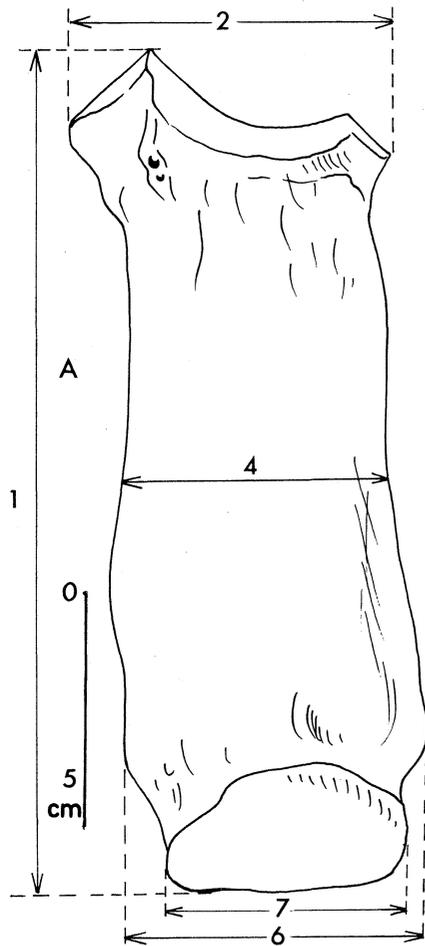
5 = DAP dia. : diamètre antéro-postérieur de la diaphyse en son milieu

6 = DT maxi. dist. : diamètre transversal maximal, sus-articulaire, de l'épiphysse distale

7 = DT artic. dist. : diamètre transversal, articulaire, de l'épiphysse distale

8 = DAP dist. : diamètre antéro-postérieur, articulaire, de l'épiphysse distale

remarque : les dimensions du Mt IV, sauf 2 et 3, sont les mêmes et sont mesurées de la même façon.



<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	33	176,86	163,5 – 205	9,6568	5,4600	12	184,67	174 – 197,5	7,2121	3,9054
DT prox.	33	61,07	54,5 – 70,5	4,0693	6,6636	12	68,54	64 – 76	3,5894	5,2369
DAP prox.	31	50,47	40 – 61,5	4,2169	8,3556	12	52,75	49,5 – 59,5	2,8163	5,3390
DT dia.	33	49,65	41,5 – 57	3,6518	7,3548	12	55,42	49,5 – 60	2,8985	5,2304
DAP dia.	30	22,24	19 – 27,5	1,8528	8,3306	11	26,32	22 – 29	1,8340	6,9686
DT maxi. dist.	33	63,36	56 – 77	4,2477	6,7045	12	70,60	66 – 80	3,9506	5,5954
DT artic. dist.	33	51,92	40 – 63	4,6278	8,9139	12	57,92	55 – 65	2,7620	4,7689
DAP dist.	32	43,73	38,5 – 57	3,4663	7,9260	11	48,09	44 – 52,5	2,6722	5,5566

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	18	164,92	154 – 180	6,8561	4,1573	14	209,11	189 – 219	8,5308	4,0796
DT prox.	18	53,33	49 – 58	2,5495	4,7803	14	71,16	68 – 74	1,9650	2,7614
DAP prox.	16	44,41	39,5 – 48	2,1386	4,8161	12	57,04	53 – 65	3,5513	6,2258
DT dia.	18	44,58	38 – 50,5	3,1773	7,1267	14	58,98	54 – 66	3,4702	5,8836
DAP dia.	15	16,77	14,5 – 19	1,2516	7,4652	12	28,29	24,5 – 34	3,0185	10,6694
DT maxi. dist.	18	55,03	51 – 62	2,8823	5,2380	14	76,23	71 – 82	3,3230	4,3591
DT artic. dist.	18	44,50	40,5 – 48,5	2,6401	5,9330	14	64,64	60 – 69	2,7345	4,2303
DAP dist.	13	39,08	30 – 44	4,0612	10,3929	9	51,56	50 – 54	1,3333	2,5862

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	14	181,46	175 – 189	3,8303	2,1108
DT prox.	14	67,14	63 – 71	2,2568	3,3612
DAP prox.	13	50,04	46 – 53,5	2,2954	4,5874
DT dia.	14	61,04	55 – 66	3,0788	5,0443
DAP dia.	13	20,31	19 – 24	1,4935	7,3547
DT maxi. dist.	14	69,18	63,5 – 74,5	2,9910	4,3236
DT artic. dist.	14	55,64	51 – 60	2,2138	3,9786
DAP dist.	12	43,33	41,5 – 46	1,3540	3,1246

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : Cambridge : 1 ; BMNH : 5 ; MNHN : 3 ; Nairobi : 11 ; ML : 2 ; Toulouse : 1 ; Poitiers : 1 ; Nantes : 1 ; Rennes : 1 ; Leiden : 2 ; Amsterdam : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Nairobi : 1 ; Powell Cotton Museum : 7 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 1.

D. sumatrensis : Cambridge : 2 ; BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Oxford : 1 ; Bruxelles : 1 ; ML : 1 ; Leiden : 3.

Rh. unicornis : Cambridge : 1 ; BMNH : 5 ; MNHN : 5 ; Marseille : 1 ; Bruxelles : 1 ; Nairobi : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 3 ; MNHN : 2 ; Bruxelles : 3 ; Leiden : 2 ; Amsterdam : 2 ; Utrecht : 1 ; ML : 1.

Tabl. 19 — Dimensions comparées des Mc III.

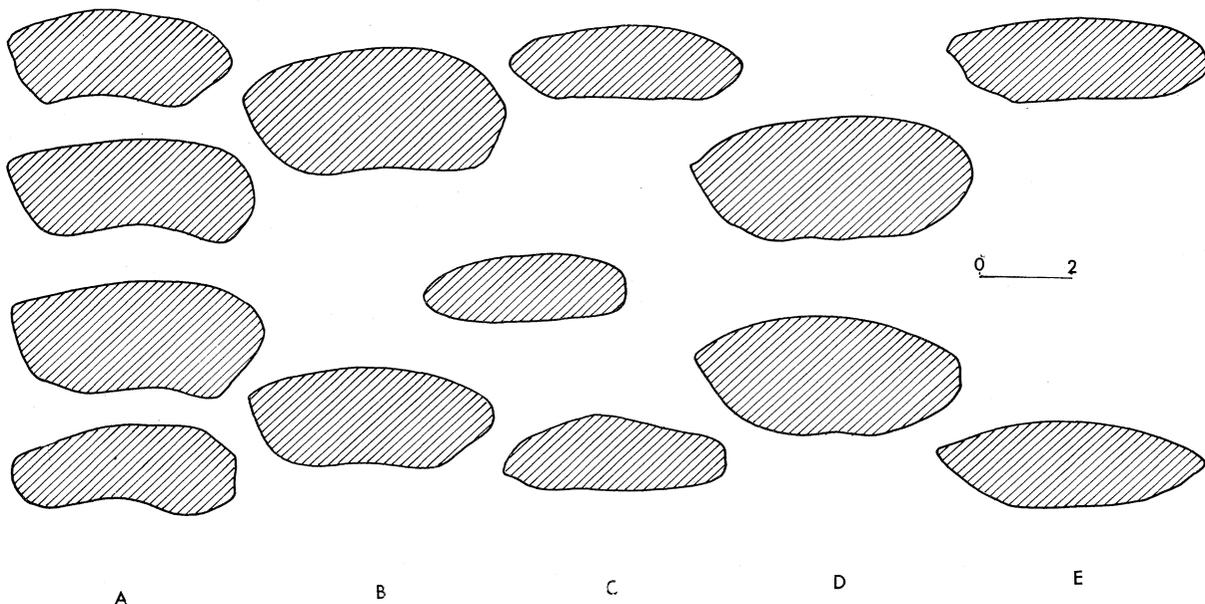


Fig. 18 — Le métacarpe (suite) : sections médianes comparées des diaphyses des Mc III chez les rhinocéros actuels.

A : *D. bicornis* (4 exemples)

B : *C. simum* (2 exemples)

C : *D. sumatrensis* (3 exemples)

D : *Rh. unicornis* (2 exemples)

E : *Rh. sondaicus* (2 exemples)

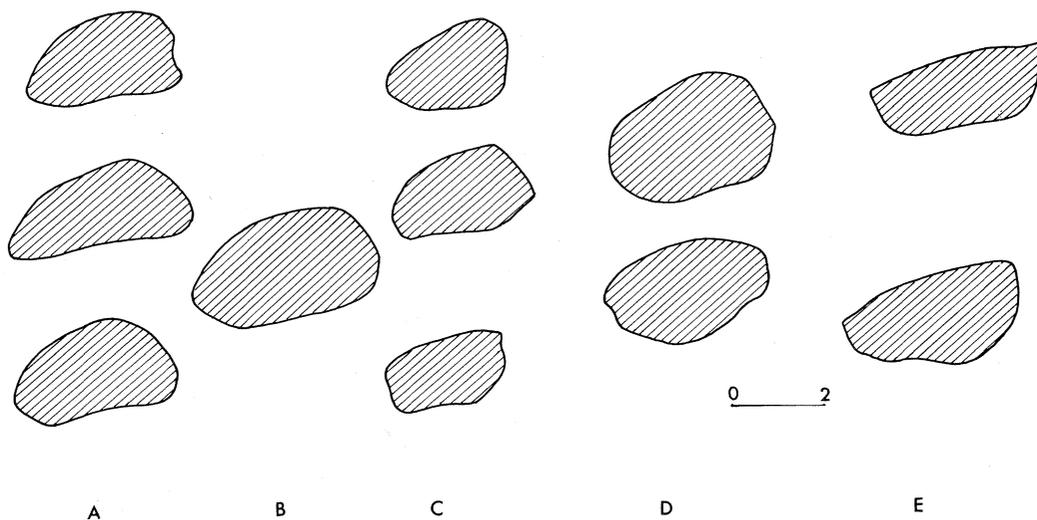


Fig. 19 - Le métacarpe (suite et fin) : sections médianes comparées des diaphyses des Mc IV chez les rhinocéros actuels.

A : *D. bicornis* (3 exemples)

B : *C. simum*

C : *D. sumatrensis* (3 exemples)

D : *Rh. unicornis* (2 exemples)

E : *Rh. sondaicus* (2 exemples)

<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	33	140,48	126,5 – 162,5	7,1834	5,1132	12	150,25	140 – 163	6,4296	4,2793
DT prox.	33	44,65	32 – 55,5	4,5731	10,2419	12	54,38	48,5 – 65	4,3281	7,9598
DAP prox.	32	43,03	36,5 – 52	3,8246	8,8880	12	43,17	37 – 48	3,1066	7,1969
DT dia.	33	34,20	27,5 – 39,5	2,9366	8,5875	12	39,13	34 – 43	2,9086	7,4342
DAP dia.	33	20,58	15 – 28	3,0314	14,7328	12	23,67	21,5 – 28	1,6966	7,1691
DT maxi dist.	33	43,08	36 – 51	3,4576	8,0267	12	52,08	45 – 61,5	4,7330	9,0874
DT artic. dist.	30	38,80	32 – 45	3,1475	8,1121	12	45,67	41,5 – 55,5	4,0075	8,7756
DAP dist.	29	36,79	32 – 42	2,8893	7,8530	12	42,38	38 – 47,5	2,7561	6,5042

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	18	131,08	118 – 146	7,0736	5,3963	14	167,29	151,5 – 178,5	7,3503	4,3938
DT prox.	17	39,88	34,5 – 44,5	2,2948	5,7541	13	55,48	49 – 62,5	4,3450	7,8317
DAP prox.	18	39,11	34,5 – 43	2,1043	5,3803	14	48,71	44 – 54	2,8603	5,8715
DT dia.	18	28,56	23,5 – 31	1,9088	6,6847	14	37,73	34 – 43	2,9652	7,8587
DAP dia.	18	18,39	14 – 26	2,7735	15,0829	14	24,79	21,5 – 29	2,2592	9,1152
DT maxi dist.	18	42,17	38 – 46,5	2,6401	6,2613	13	55,88	48 – 61	4,3019	7,6978
DT artic. dist.	14	38,07	36 – 42	1,7851	4,6889	11	49,86	45 – 53,5	2,7394	5,4938
DAP dist.	18	36,64	33 – 43	2,6612	6,8876	10	42,95	38 – 45	1,9642	4,5733

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	14	143,61	136 – 153	5,2739	3,6724
DT prox.	14	50,71	45 – 56	3,0990	6,1108
DAP prox.	14	45,07	41 – 48	2,2942	5,0903
DT dia.	14	42,04	38 – 45	2,5829	6,1446
DAP dia.	14	21,82	20 – 23	0,8902	4,0798
DT maxi dist.	14	51,25	46 – 55	2,5999	5,0730
DT artic. dist.	13	46,35	42 – 51	2,5607	5,5253
DAP dist.	12	40,54	37,5 – 51	3,5576	8,7754

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : Cambridge : 1 ; BMNH : 5 ; MNHN : 3 ; Nairobi : 11 ; ML : 2 ; Toulouse : 1 ; Poitiers : 1 ; Nantes : 1 ; Rennes : 1 ; Leiden : 2 ; Amsterdam : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Nairobi : 1 ; Powell Cotton Museum : 7 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Oxford : 1 ; Bruxelles : 1 ; ML : 1 ; Cambridge : 2 ; Leiden : 3.

Rh. unicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 5 ; Marseille : 1 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1 ; Cambridge : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 3 ; MNHN : 2 ; Bruxelles : 3 ; Leiden : 2 ; Utrecht : 1 ; Amsterdam : 2 ; ML : 1.

Tabl. 20 – Dimensions comparées des Mc IV.

développée d'avant en arrière et plus développée transversalement chez Rh. sondaicus que chez D. sumatrensis et D. bicornis ; chez Rh. unicornis elle est très large et très courte ; chez C. simum elle est assez courte et très large. Le bord postéro-externe de cette surface est plus sinueux chez Rhinoceros que chez Diceros, Ceratotherium et Dicerorhinus.

La face médiale de l'épiphyse proximale porte deux facettes articulaires répondant au Mc III. La facette antérieure est triangulaire et surplombe partiellement la facette postérieure sub-circulaire. L'écartement de ces deux facettes varie selon les individus mais est toujours faible chez D. sumatrensis, où elles sont peu distinctes et presque dans le même plan. Leur disposition relative n'est pas la même dans les différentes espèces : chez Rh. sondaicus et Rh. unicornis la facette antérieure est plus haute et la facette postérieure est plus basse et moins développée vers l'arrière ; chez Rh. unicornis le bord supérieur de la facette antérieure est plus oblique. Chez D. sumatrensis et C. simum la facette antérieure n'est pas sensiblement plus longue que la facette postérieure, à la différence des trois autres espèces.

La section de la diaphyse est bien différente selon les espèces (fig. 19) ; c'est une ellipse aplatie et dissymétrique, plus épaisse du côté interne chez D. bicornis ; pour C. simum c'est une ellipse épaisse et plus régulière ; chez Rh. unicornis la section plus irrégulière est moins large et plus longue ; chez Rh. sondaicus la section est trapézoïdale avec un bord externe tranchant ; enfin chez D. sumatrensis la section beaucoup plus petite est un trapèze ou un rectangle.

La distinction des Mc IV des différentes espèces n'a pas fait l'objet de beaucoup de recherches. H. M. D. de Blainville (1839-1864) écrit que pour D. bicornis l'os est plus grêle et un peu moins courbé que dans les espèces asiatiques. K. Heissig (1972, p. 41-42 et p. 101) indique comme caractéristique de ses Rhinocerotini le développement et la position haute de la facette pour le Mc IV (ce qui me paraît discutable), l'obliquité de l'axe de la facette onciforienne et la tendance à l'élargissement de l'articulation proximale. Il note l'étroitesse et la profondeur de la facette articulaire proximale chez D. sumatrensis et D. bicornis, ce qui corrobore mes observations, mais lui attribue chez Rh. unicornis un contour général losangique que je n'ai jamais rencontré.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 17 C, D et E et sont données dans le tableau 20. Leurs définitions sont précisées en légende de la fig. 17. Ici encore, comme pour les autres métacarpiens, c'est la longueur qui présente les coefficients de variation les plus faibles, tandis que pour le DAP de la diaphyse v est élevé.

Nous retiendrons comme caractères distinctifs pour les Mc IV :

- les dimensions et proportions générales,
- les proportions de l'articulation proximale et l'allure de son bord postérieur,
- la taille et la disposition relative des facettes proximo-médiales pour le Mc III,
- la forme de la section de la diaphyse.

d. Le métacarpien résiduel ou Mc V

Ce métapode très court, et sans rôle fonctionnel, s'articule uniquement par son extrémité proximale avec l'onciforme et le Mc IV. La facette onciforienne est de beaucoup la plus importante. L'os est de forme plus globuleuse chez Rhinoceros et Dicerorhinus, plus pyramidale chez Diceros et Ceratotherium. La variabilité individuelle paraît forte.

Cet os est rarement conservé en collection ; il est de ce fait peu intéressant pour notre propos.

G. Le fémur (fig. 20)

Remarquable d'emblée par sa diaphyse aplatie, le fémur est le plus grand des os du squelette post-crânien. Son épiphysation est tardive, surtout dans sa partie proximale. C'est l'un des os atteints préférentiellement par les hyènes, en particulier au niveau du grand trochanter, du troisième trochanter et de la lèvre médiale de la trochlée distale.

L'épiphyse proximale se compose de la tête, du grand trochanter et du trochantin. La tête hémisphérique est volumineuse, portée par un col court et large ; le grand trochanter piriforme est oblique vers le bas, l'avant et l'extérieur ; sa partie la plus élevée se situe normalement en dessous du sommet de la tête, mais j'ai relevé un cas chez D. bicornis où le grand trochanter constitue le point le plus haut de l'os (squelette n° 31727 du Musée de Tervueren) ; le trochantin est placé distalement par rapport à la tête et forme une tubérosité étroite, allongée verticalement et peu distincte de la diaphyse. Chez Rh. unicornis le trochantin est très fort et nettement incliné vers l'arrière. G. Cuvier (1834) note qu'il est situé plus haut chez D. bicornis. La tête ne comporte pas de fossette ligamenteuse chez D. bicornis alors qu'on en trouve une chez Rhinoceros sous forme d'une grosse encoche médio-caudale. Le col est relativement plus long et plus étroit pour D. bicornis que pour Dicerorhinus. La convexité du trochanter passe progressivement au sommet (il n'y a pas d'incisure) et ne peut donc pas être distinguée de celui-ci. En vue caudale (fig. 20 B) on observe, en partant du grand trochanter, une crête trochantérienne qui en constitue le bord postéro-externe, et une crête inter-trochantérienne qui se dirige vers l'intérieur et le bas, bordant une profonde fosse trochantérienne dépourvue de limite nette du côté distal. La forme du grand trochanter varie selon les espèces, et G. Cuvier (1834) puis H. M. D. de Blainville (1839-1864) y voyaient la seule différence notable entre les fémurs des rhinocéros actuels : il est plus large proximale et plus pointu à ses extrémités chez Diceros que chez Rhinoceros.

La diaphyse est aplatie dorso-ventralement. Sa face crâniale est convexe d'un bord à l'autre et porte vers le haut une forte crête verticale joignant la base de la tête (du côté externe) à la lèvre médiale de la trochlée distale. D. A. Hooijer (1946, p. 75) a vu dans cette crête, qui serait plus développée chez les femelles, un critère de différenciation sexuelle.

La face caudale de la diaphyse est sensiblement plane, avec un gros trou nourricier dans son tiers supérieur.

Le bord latéral porte un troisième trochanter très puissant, recourbé vers l'avant dans sa partie la plus externe ; chez les vieux individus de Rh. unicornis sa pointe proximale est reliée par un pont osseux à la pointe distale du grand trochanter. Indépendamment de cette liaison le troisième trochanter de Rh. unicornis est beaucoup plus développé longitudinalement et vers le haut, à l'inverse de ce qu'écrit G. Cuvier ; ce dernier a par contre raison de noter qu'il est situé plus haut que chez D. bicornis.

L'épiphyse distale porte en face crâniale une trochlée plus haute que large constituée d'une large gorge limitée par deux lèvres dont la médiale est à la fois beaucoup plus saillante et beaucoup plus haute. Vers le haut la trochlée passe à une fossette sus-trochléenne. En face caudale (fig. 20 B) l'épiphyse distale porte deux gros condyles dont le médial est plus volumineux, séparés par une profonde fosse intercondylienne. Caudalement et vers le haut la fosse intercondylienne passe à une fosse sus-condylienne dont le développement est très variable et qui peut être creusée chez certains individus.

Sur la face médiale de l'épiphyse distale se situe caudalement une très forte tubérosité. Sur la face latérale il y a aussi une tubérosité, mais nettement plus faible.

C'est chez Rh. unicornis que la prédominance de la lèvre médiale de la trochlée est la plus forte ; chez D. bicornis la surface articulaire distale est différente car la lèvre externe de la trochlée se prolonge plus distalement et plus caudalement que pour Rhinoceros et Dicerorhinus.

<i>Diceros bicornis</i>							<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v		n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	32	456,20	413 – 512	24,3369	5,3346		11	508,00	464 – 550	26,8812	5,2915
DT tête	32	91,95	81 – 118	7,9589	8,6554		11	107,68	101 – 118	4,7815	4,4404
DAP tête	32	87,69	76,5 – 109	7,4571	8,5042		11	101,32	88 – 116	7,6690	7,5692
DT prox.	31	195,47	167 – 222	13,1820	6,7438		11	217,00	200 – 240	10,8696	5,0090
DT 3e t.	31	134,97	106,5 – 158,5	11,1392	8,2532		10	153,85	140 – 171	9,8659	6,4126
DT mini dia.	32	67,89	54,5 – 81,5	6,4442	9,4920		11	77,91	70 – 88	4,8053	6,1678
DAP dia.	32	58,64	38,5 – 67	7,0906	12,0917		11	65,55	60 – 80	5,6676	8,6469
DT dist.	32	131,50	116 – 147	8,0971	6,1575		11	144,77	132,5 – 161,5	7,2916	5,0366
DAP dist.	32	163,50	131 – 185	12,2263	7,4778		11	185,68	176 – 200	7,5936	4,0896
H. 3e t.	27	86,48	63,5 – 109	10,3816	12,0044		10	84,45	72,5 – 109	10,9225	12,9337

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v		n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	15	421,03	384 – 466	21,0717	5,0047		12	554,08	500 – 602	30,6726	5,5357
DT tête	15	76,83	70 – 85	3,7448	4,8739		11	108,32	104 – 112	3,2114	2,9648
DAP tête	15	72,55	66,5 – 78	2,9643	4,0859		11	104,50	101 – 107	1,7320	1,6574
DT prox.	14	153,54	140 – 171	7,5306	4,9047		12	228,17	210 – 248	9,6420	4,2258
DT 3e t.	15	113,63	103,5 – 125	7,4700	6,5738		12	167,88	154 – 181	8,5416	5,0881
DT mini dia.	10	57,10	49 – 65	5,0210	8,7934		10	81,00	71 – 86,5	4,4659	5,5134
DAP dia.	10	49,10	43 – 57	4,0124	8,1720		10	67,35	64 – 70	2,0956	3,1115
DT dist.	15	122,20	117 – 129,5	3,1724	2,5960		12	164,79	151 – 169,5	5,6426	3,4240
DAP dist.	15	139,07	128 – 155	7,8168	5,6209		12	193,50	182 – 206,5	7,5828	3,9187
H 3e t.	14	60,71	44 – 70	6,8013	11,2022		6	121,00	91 – 143	19,4113	16,0424

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	13	463,77	410 – 496	25,4170	5,4805
DT tête	13	91,88	85 – 97,5	4,4448	4,8373
DAP tête	13	86,54	81 – 92	3,7774	4,3650
DT prox.	13	198,92	182 – 208	7,1438	3,5912
DT 3e t.	13	148,15	134,5 – 164	10,4490	7,0528
DT mini dia.	13	69,81	62 – 74	3,3821	4,8449
DAP dia.	13	62,92	58 – 70	3,4751	5,5229
DT dist.	13	147,54	135 – 157	5,6290	3,8152
DAP dist.	13	167,62	154 – 172,5	5,2999	3,1619
H 3e t.	13	92,04	73 – 102	7,4650	8,1108

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 3 ; Cambridge : 1 ; Toulouse : 1 ; Nantes : 1 ; Nairobi : 9 ; ML : 4 ; Rennes : 1 ; Leiden : 2 ; Amsterdam : 2 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 2.

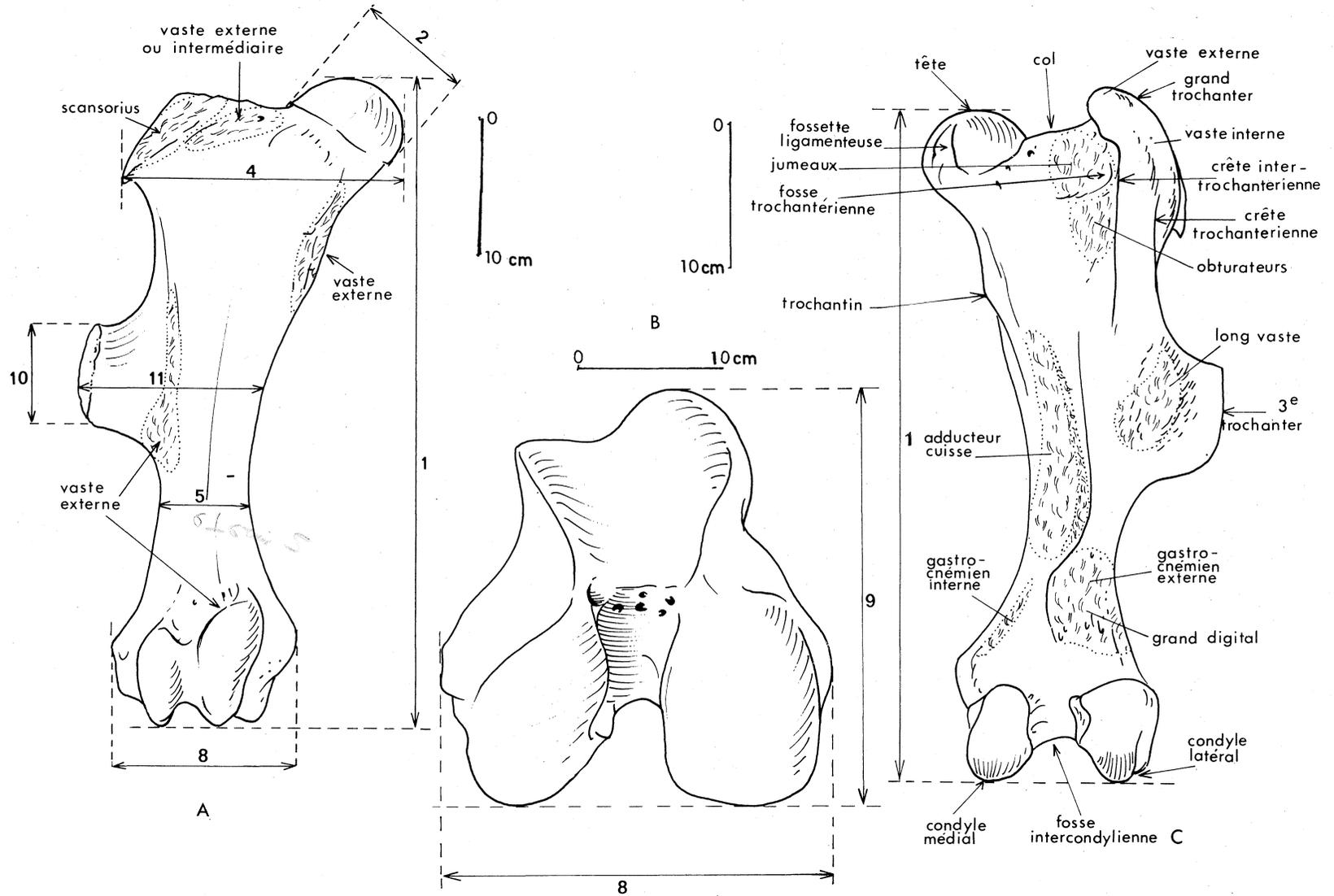
C. simum : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Nairobi : 2 ; Powell Cotton Museum : 6 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Oxford : 1 ; Cambridge : 1 ; Bruxelles : 1 ; Leiden : 2.

Rh. unicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 4 ; Marseille : 1 ; Bruxelles : 1 ; Cambridge : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 2 ; MNHN : 3 ; ML : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3.

Tabl. 21 – Dimensions comparées des fémurs.



(pectineus) sensiblement à mi-hauteur de la diaphyse. Enfin, au milieu de l'épiphyse distale et à la fois sur et sous la tubérosité médiale existe un complexe difficile à subdiviser correspondant au droit médial de la cuisse (gracilis) et à la branche longue du grand adducteur de la cuisse (adductor magnus).

- en face caudale (fig. 20 C) : le vaste externe et plus distalement le vaste interne s'insèrent sur le grand trochanter, tandis que la fosse trochantérienne sert d'ancrage aux jumeaux du bassin (gemelli), à l'obturateur interne (oburatorius internus) et à l'obturateur externe (oburatorius externus). Plus distalement se place le long vaste (paramérobiceps) et plus médialement, en deux longues bandes juxtaposées occupant la moitié médiale de la diaphyse, s'insèrent le petit et le grand adducteur de la cuisse (adductor brevis et adductor magnus), le dernier en position plus latérale. Au niveau de l'épiphyse distale se placent les gastrocnémiens interne et externe (jumeau latéral de la jambe, gastrocnemius), et plus médialement sur le bord de la fosse sus-condylienne s'insère le grand digital (fléchisseur superficiel des phalanges, flexor digitorum superficialis).
- en face latérale on peut observer le vaste latéral et les fessiers (gluteus superficialis, gluteus medius et gluteus profundus) sur le grand trochanter et plus distalement le vaste interne puis le vaste externe. Au niveau du troisième trochanter s'insère le fessier superficiel. Enfin sur l'épiphyse distale, en position postéro-médiane, vient un ensemble correspondant à l'extenseur commun des orteils (extensor digitorum longus) et au poplité (popliteus).

Les dimensions du fémur sont prises comme indiqué fig. 20 et sont données dans le tableau 21. Leur nomenclature et leur définition sont précisées en légende de la fig. 20. Les coefficients de variation sont tout à fait normaux, sauf pour la hauteur du troisième trochanter où il est supérieur à 11 dans 4 espèces ; celui du DAP de la diaphyse n'est élevé que pour D. bicornis.

Nous retiendrons donc comme caractères de distinction spécifique des fémurs :

- les dimensions et proportions générales,
- la présence ou l'absence d'une fossette ligamenteuse sur la tête articulaire,
- la position et la puissance du trochantin,
- les proportions du col, mais seulement dans une certaine mesure,
- la forme du grand trochanter,
- le développement et l'allure du troisième trochanter,
- l'importance de la dissymétrie de l'articulation distale.

H. La rotule

La rotule est un os court, quadrangulaire, plus ou moins pyramidal et s'articulant caudalement avec le fémur. Elle est rarement rencontrée à l'état fossile et n'est d'ailleurs pas très fréquente dans les collections de matériel actuel.

La face crâniale fortement convexe d'un bord à l'autre est à la fois rugueuse et très irrégulière. Son bord médial est très étiré vers l'intérieur pour former un angle médial très saillant. Son bord latéral porte un angle latéral obtus.

La face caudale est articulaire et répond au fémur. Elle est très étirée transversalement et comporte deux facettes concaves séparées par un tenon vertical à section mousse, fortement décalé du côté externe.

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	18	99,81	85,5 – 112	7,4639	7,4784	3	99,67	96 – 102	3,2145	3,2253
DT	18	88,61	79 – 106,5	7,5216	8,4883	3	91,50	89 – 95	3,1224	3,4125
DAP	18	47,53	37 – 60	4,9392	10,3923	3	55,83	51 – 60	4,5368	8,1257

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>		
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi
L	9	84,61	81 – 91	3,2861	3,8837	2	112,50	106 – 119
DT	9	76,67	70 – 83	4,8669	6,3482	2	99,00	90 – 108
DAP	7	40,79	38 – 46	2,8556	7,0016	2	51,00	46,5 – 55,5

	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	5	104,40	97,5 – 110	5,1889	4,9702
DT	5	93,10	88 – 97,5	3,6810	3,9538
DAP	3	50,83	48,5 – 53,5	2,5166	4,9507

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : Nairobi : 9 ; MNHN : 1 ; Poitiers : 1 ; ML : 1 ; Leiden : 1 ; Amsterdam : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1 .

C. simum : Nairobi : 1 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 1 .

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; MNHN : 1 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 1 ; Oxford : 1 .

Rh. unicornis : MNHN : 1 ; Bruxelles : 1 .

Rh. sondaicus : Amsterdam : 1 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 2 .

Tabl. 22 – Dimensions comparées des rotules.

La forme générale de la rotule est assez variable selon les individus. Je ne considérerai donc que les dimensions de cet os. Elles sont données dans le tableau 22. Ce sont:

- L : la longueur, qui correspond au diamètre dorso-ventral, mesurée parallèlement à l'axe de l'os,
- DT : le diamètre transversal, maximal et perpendiculairement à la longueur,
- DAP : le diamètre antéropostérieur, maximal et perpendiculaire aux deux dimensions précédentes.

I. Le tibia (fig. 21)

C'est un os puissant et relativement court, muni d'une diaphyse à section triangulaire comme tordue vers l'extérieur et le haut. Le tibia est le premier des os longs à s'épiphysier, l'épiphysation commençant normalement par le bas (mais j'ai observé un cas d'épiphysation commençant par le haut chez D. bicornis : squelette n° OM 2188 du Musée de Nairobi). Notons que le péroné réduit à une simple baguette est parfaitement indépendant du tibia, mais qu'il y a dans certains cas soudure proximale des deux os.

L'épiphysie proximale comporte une double surface articulaire répondant au fémur, encadrée par trois tubérosités : crâniale, latérale et médiale (fig. 21 B).

La tubérosité crâniale (ou antérieure, ou tubérosité tibiale) est volumineuse et comme déjetée vers l'extérieur ; elle est limitée latéralement par une coulisse tibiale peu marquée, et médialement par une fosse digitale beaucoup plus nette.

La tubérosité latérale, plus petite, est limitée en arrière par l'échancrure poplitée. Elle porte vers l'extérieur et le bas une petite surface articulaire répondant au péroné, et proximale une partie de la surface articulaire répondant au fémur.

La tubérosité médiale est beaucoup plus développée antéro-postérieurement que la précédente et porte la deuxième partie de la surface articulaire.

La surface articulaire proximale, qui constitue le plateau tibial, est donc formée de deux parties concaves transversalement et dont le bord axial fortement relevé vers le haut forme chacune des deux lèvres de l'épine tibiale. Ces deux lèvres, ou tubercules intercondyliens, sont séparées par une profonde échancrure étirée d'avant en arrière.

En avant du plateau tibial se situe l'aire intercondylienne crâniale, irrégulièrement déprimée, qui passe sans transition à la coulisse tibiale et à la fosse digitale. En arrière le plateau tibial est fortement échancré : c'est l'échancrure poplitée, surmontée du côté médial par une petite aire intercondylienne caudale.

L'importance de la tubérosité tibiale constitue un bon caractère de distinction spécifique : elle est relativement plus massive et plus inclinée vers l'extérieur chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus que pour D. sumatrensis ; chez D. bicornis elle est plus massive et moins saillante vers l'avant que pour Rhinoceros et Dicerorhinus ; enfin chez D. bicornis et C. simum, lorsque l'os repose sur sa face caudale, la tubérosité tibiale dépasse vers l'extérieur la tubérosité latérale, ce qui n'est pas le cas pour les trois autres espèces. G. Cuvier (1834) avait relevé que chez Diceros bicornis la lèvre interne de l'épine tibiale est plus basse que la lèvre externe, alors que c'est l'inverse chez Rh. unicornis. J'ai pu vérifier le fait, et aussi qu'il en est pour Rh. sondaicus comme pour Rh. unicornis.

La diaphyse est à section triangulaire. Son bord crânial est oblique vers l'extérieur et le haut et devient indistinct dans sa partie distale ; le bord latéral est tranchant, le bord médial est épais et rectiligne. La face latérale est faiblement convexe et la face médiale sensiblement plate ; la face caudale rugueuse dans sa partie supérieure porte le trou nourricier principal situé vers le tiers supérieur

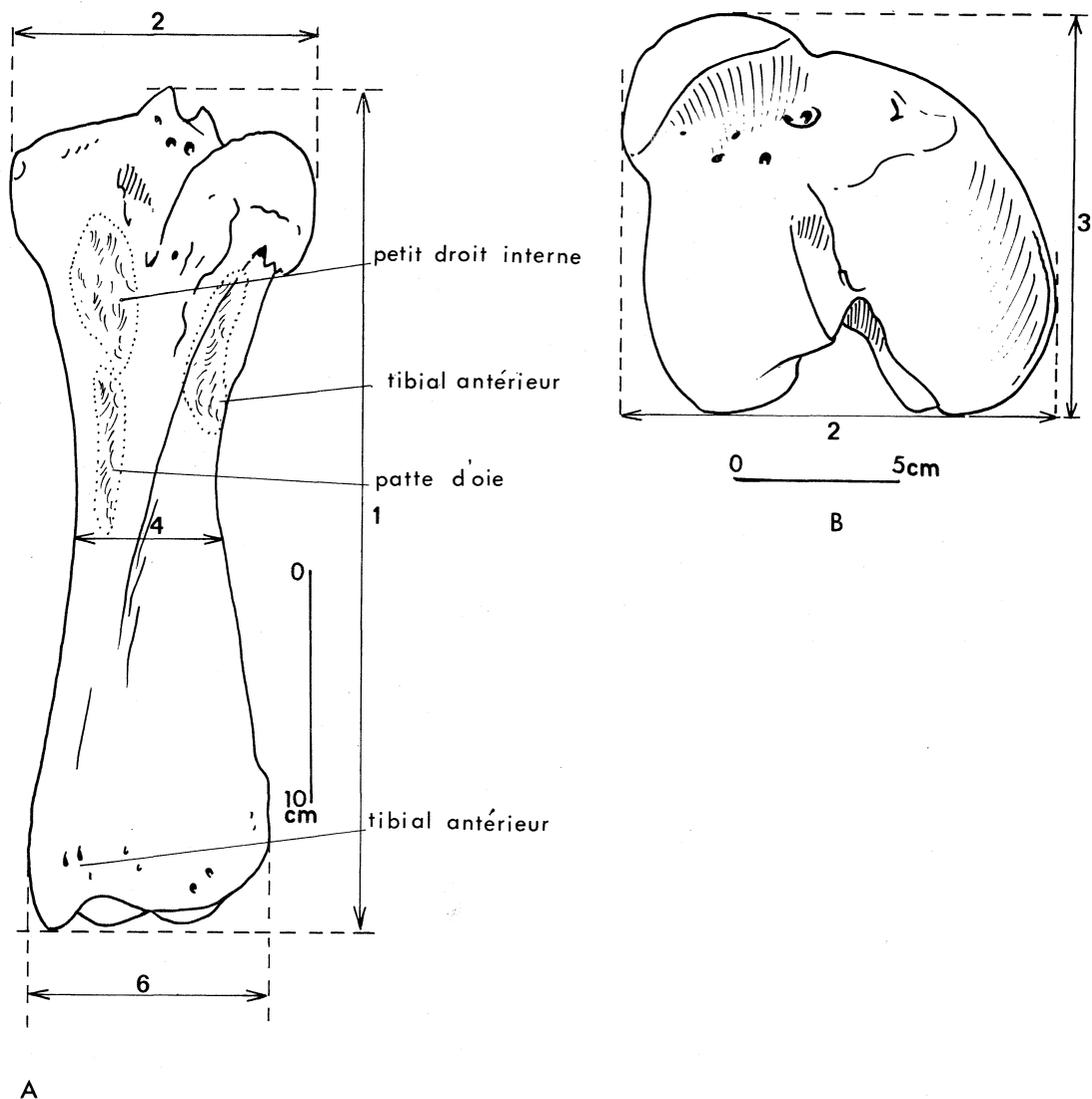


Fig. 21 – Le tibia. Exemple gauche du squelette de *D. bicornis* n° EY 37 du Musée de Lyon.

A : vue antérieure

B : vue proximale

Nomenclature et définition des variables utilisées :

1 = L : longueur, maximale et prise parallèlement à l'axe de l'os

2 = DT prox. : diamètre transversal de l'épiphyse proximale, pris perpendiculairement à la longueur, l'os reposant sur sa face caudale

3 = DAP prox. : diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse proximale

4 = DT dia. : diamètre transversal de la diaphyse en son milieu

5 = DAP dia. : diamètre antéro-postérieur de la diaphyse en son milieu, pris perpendiculairement au diamètre précédent (non figuré)

6 = DT dist. : diamètre transversal de l'épiphyse distale ; dimension maximale, sus-articulaire

7 = DAP dist. : diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse distale, pris perpendiculairement au précédent ; dimension maximale, sus-articulaire (non figuré)

8 = DT artic. dist. : diamètre transversal articulaire distal (non figuré)

9 = DAP artic. dist. : diamètre antéro-postérieur articulaire distal (non figuré).

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	33	344,09	308 – 392	20,1860	5,8664	12	374,13	345 – 395	16,3930	4,3817
DT prox.	32	121,84	106,5 – 138,5	7,7931	6,6390	12	134,08	124,5 – 146	7,1185	5,3090
DAP prox.	33	118,18	103,5 – 135,5	9,0344	7,6445	12	138,92	125,5 – 149	6,5429	4,7100
DT dia.	33	56,53	47 – 67,5	4,7745	8,4459	11	64,36	60 – 71	3,5361	5,4940
DAP dia.	33	55,24	42 – 66	5,2739	9,5468	11	64,27	57 – 70	4,1615	6,4747
DT dist.	33	99,62	89 – 115,5	6,7996	6,8254	12	102,58	92 – 114	6,9766	6,8010
DAP dist.	33	73,53	64 – 85	5,2513	7,1418	12	79,54	73,5 – 90	4,9929	6,2771
DT artic. dist.	7	76,14	71 – 85	4,8795	6,4083	2	80,50	79 – 82		
DAP artic. dist.	7	59,79	55 – 68	4,5721	7,6476	2	60,50	60 – 61		

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	16	310,66	289 – 347	14,7226	4,7392	12	407,17	376 – 439	23,0092	5,6510
DT prox.	16	110,63	94,5 – 117,5	5,2741	4,7675	12	142,92	132 – 151	5,6279	3,9379
DAP prox.	16	104,73	84 – 117	7,6797	7,3326	12	150,50	143 – 155,5	3,7223	2,4740
DT dia.	16	48,63	41 – 53,5	3,0248	6,2208	12	71,90	65 – 77	3,3768	4,6968
DAP dia.	16	41,81	35 – 48	3,6371	8,6988	12	60,88	52 – 65	4,1567	6,8283
DT dist.	16	86,11	77 – 93	4,4431	5,1598	12	120,38	112 – 125,5	4,4165	3,6689
DAP dist.	16	57,61	51 – 66,5	3,2976	5,7242	12	82,56	77 – 87	3,3099	4,0090
DT artic. dist.	1	63				1	96			
DAP artic. dist.	1	51,5				1	73			

	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	14	337,36	317 – 357	11,6527	3,4541
DT prox.	14	126,14	120 – 133,5	3,6290	2,8769
DAP prox.	14	128,21	121 – 139	5,2503	4,0949
DT dia.	14	57,07	54 – 61	2,2858	4,0053
DAP dia.	14	54,43	50,5 – 60	2,6592	4,8856
DT dist.	14	102,29	95 – 111	4,1681	4,0750
DAP dist.	14	73,29	68 – 80	2,7506	3,7532
DT artic. dist.	4	79,75	75,5 – 84,5	4,2130	
DAP artic. dist.	4	62,88	59 – 66	3,2242	

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 3 ; Cambridge : 1 ; Toulouse : 1 ; Nairobi : 11 ; ML : 3 ; Nantes : 1 ; Rennes : 1 ; Leiden : 2 ; Amsterdam : 2 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 2.

C. simum : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Powell Cotton Museum : 6 ; Nairobi : 2 ; Bruxelles : 1 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Oxford : 1 ; Bruxelles : 1 ; Cambridge : 2 ; Leiden : 2.

Rh. unicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 4 ; Marseille : 1 ; Bruxelles : 1 ; Cambridge : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 3 ; MNHN : 3 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3 ; ML : 1.

Tabl. 23 – Dimensions comparées des tibias.

de la diaphyse. Elle porte aussi la ligne poplitée, nette chez Rhinoceros et indistincte chez Diceros. Notons aussi que pour D. bicornis l'échancrure poplitée est plus creusée et plus concave que pour Rhinoceros et surtout que pour D. sumatrensis.

L'épiphyse distale porte une surface articulaire trapézoïdale composée de deux gorges obliques séparées par un tenon massif et peu saillant ; la gorge latérale est beaucoup plus profonde que la gorge médiale. Sur la face interne de l'épiphyse la malléole médiale est peu distincte. La face crâniale est à peu près plate. La face externe est creusée d'une large incisure fibulaire où vient se placer l'épiphyse distale du péroné : une petite facette articulaire passant progressivement à la gorge latérale répond à cet os. Il existe sur la face caudale de l'épiphyse un fort relief médial situé dans l'axe du tenon. L'épiphyse distale montre quelques caractères distinctifs d'ordre spécifique : chez Rh. unicornis l'incisure fibulaire est sensiblement plane ; chez D. bicornis la malléole interne est moins saillante que pour Rhinoceros et Dicerorhinus. G. Cuvier (1834) signale en outre une différence dans les proportions de la surface articulaire distale, plus étirée latéralement chez Rh. unicornis que pour D. bicornis.

La variabilité individuelle est sensible au niveau de la largeur relative de la fosse digitale et de la largeur de la tubérosité tibiale à sa base. Elle porte également sur le dessin du bord postérieur de l'articulation distale qui est plus ou moins rentrant au niveau du tenon intermédiaire.

Les insertions musculaires sont peu nombreuses sur le tibia :

- en vue crâniale (fig. 21 A) il y a peu d'insertions bien marquées : celle du tibial antérieur (tibialis cranialis), dans la partie proximale de la face externe de la diaphyse, est très peu rugueuse et dépourvue de limites nettes. Sur la face interne de la diaphyse on trouve près de l'épiphyse proximale le petit droit interne (droit médial de la cuisse, gracilis) puis plus distalement la "patte d'oie" constituée par l'insertion commune du demi-tendineux (semi tendinosus) et du demi-membraneux (semi membranosus). Enfin, sur la face antérieure de l'épiphyse distale on peut reconnaître l'insertion distale du tibia antérieur.
- en vue médiale trois insertions seulement sont visibles : celle du couturier (scansorius) est la plus proximale ; plus distalement se placent le petit droit interne puis la patte d'oie vers le milieu de la diaphyse.
- en vue caudale l'insertion du poplité (popliteus) commence immédiatement sous l'épiphyse proximale et occupe tout le tiers supérieur de la diaphyse. Le long du bord externe on voit aussi celle du tibial postérieur (tibialis caudalis).
- en vue latérale la seule insertion visible est celle du tibia antérieur.

Les dimensions du tibia sont mesurées comme indiqué fig. 21 et données dans le tableau 23. Leur définition et leur nomenclature sont précisées en légende de la fig. 21. Pour toutes les dimensions les valeurs des coefficients de variation sont absolument normales.

Nous retiendrons donc comme caractères distinctifs pour le tibia :

- les dimensions et proportions générales,
- la forme, l'importance et l'extension de la tubérosité tibiale,
- la hauteur relative des deux lèvres de l'épine tibiale,
- l'allure de l'échancrure poplitée,
- pour l'épiphyse distale, l'allure de l'incisure fibulaire, la puissance de la malléole interne et l'extension transversale de l'articulation distale.

J. Le tarse

Il est composé de 7 os disposés en deux rangées superposées, soit, de l'intérieur vers l'extérieur :

rangée supérieure : astragale et calcanéum

rangée inférieure : premier cunéiforme, ensemble naviculaire surmontant grand et petit cunéiforme, cuboïde.

a. L'astragale (fig. 22 A, B et C)

C'est un os court et trapu, très caractéristique avec sa poulie articulaire oblique. Sa compacité est telle que l'astragale est de loin l'os le plus rencontré à l'état fossile. Il s'articule proximale-ment avec le tibia, latéralement avec le péroné, postérieurement avec le calcanéum, distalement avec le naviculaire et le cuboïde.

Description détaillée :

L'essentiel de la face antérieure et toute la face supérieure (fig. 22 A) sont occupés par la poulie articulaire répondant au tibia. Il s'agit d'une trochlée asymétrique à bord médial plus court et plus oblique que le bord latéral. La gorge de la poulie est large, surtout chez Rh. sondaicus, Rh. unicornis et C. simum ; elle est moins profonde relativement chez D. sumatrensis que pour les autres espèces. En vue supérieure la lèvre interne est plus étroite et plus prolongée en arrière que la lèvre externe. Dans la partie distale de la face antérieure une dépression transversale limite vers le bas l'ensemble de la trochlée. Cette dépression est plus ou moins creusée selon les individus mais est en général à peine marquée chez C. simum ; chez Rh. sondaicus elle porte fréquemment un gros trou. La dépression marque le col de l'astragale et son extension verticale est plus forte chez D. bicornis et D. sumatrensis. Le bord distal de la face antérieure dessine un V bien marqué qui constitue la limite antérieure de l'articulation avec le naviculaire et le cuboïde.

La face postérieure porte trois facettes articulaires répondant au calcanéum : l'une est proximo-latérale, l'autre médio-distale, la troisième latéro-distale. La facette proximo-latérale est la plus vaste ; sa forme générale est plutôt triangulaire chez Rhinoceros et trapézoïdale dans les deux autres genres, mais varie beaucoup dans le détail selon les individus. La facette médio-distale est elliptique ou croissantiforme ; sa largeur est relativement constante mais son développement vertical est très variable ; elle peut exceptionnellement fusionner avec la facette précédente. La facette latéro-distale est basse et allongée transversalement, avec une forme lancéolée ; elle arrive en général au contact de la facette précédente mais peut en être complètement séparée.

La face latérale porte une facette répondant au péroné, qui prolonge vers l'extérieur la poulie articulaire. Cette facette est plus brève pour D. bicornis que pour D. sumatrensis ou Rhinoceros ; une dépression circulaire fait suite à la facette.

La face médiale (fig. 22 C) porte un gros tubercule dans sa partie inférieure. Ce tubercule est plus saillant et plus proche du bord distal chez Rhinoceros que pour Diceros et Dicerorhinus. Dans sa partie supérieure la face médiale porte la suite de l'articulation tibiale.

La face inférieure (fig. 22 B) est entièrement articulaire et porte deux facettes dont la plus interne (qui est aussi la plus vaste) répond au naviculaire, et la plus externe au cuboïde ; les deux facettes sont séparées par une crête en dièdre obtus et l'ensemble de l'articulation est plus large chez Ceratotherium et Rhinoceros que dans les deux autres genres. Le bord antérieur de la face inférieure est à peu près rectiligne, et largement étendu chez C. simum, également rectiligne mais plus oblique chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus, plus court chez D. bicornis, court et déprimé chez D. sumatrensis.

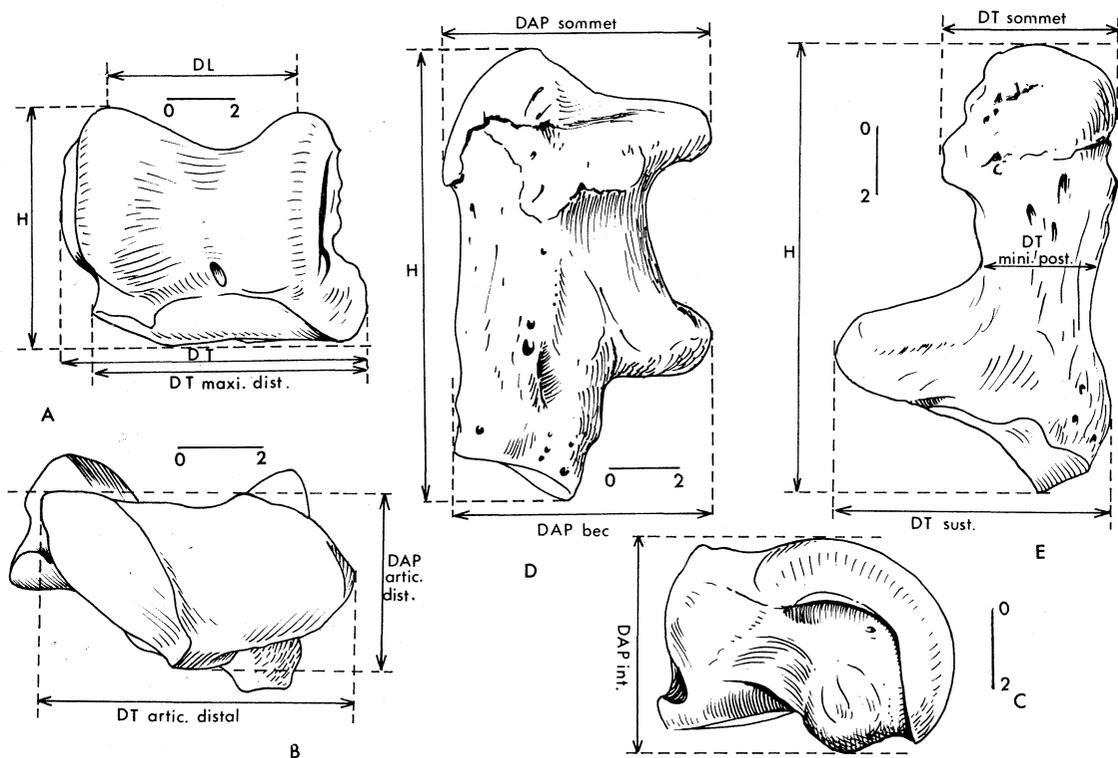


Fig. 22 – Le tarse. Astragale et calcanéum droits du squelette de *Rh. sondaicus* n° 367 du Musée de Lyon.

A : astragale, vue antérieure

B : astragale, vue distale

C : astragale, vue médiale

D : calcanéum, vue latérale

E : calcanéum, vue caudale

Nomenclature et définition des variables utilisées :

Astragale : DT : diamètre transversal maximal, pris perpendiculairement à l'axe vertical de l'os

H : hauteur, maximale et perpendiculaire au diamètre précédent ; comme la dimension précédente, elle est mesurée en face antérieure

DAP int. : diamètre antéro-postérieur de la lèvre médiale de la trochlée, pris perpendiculairement à l'axe vertical de l'os et au DT

DT artic. dist. : diamètre transversal de l'articulation distale, pris tangentiellement au bord antérieur de cette articulation

DAP artic. dist. : diamètre antéro-postérieur de la même articulation, mesuré perpendiculairement au précédent

DL : distance des deux lèvres de la trochlée, mesurée en vue de face au niveau de l'extrémité proximale de l'os

DT maxi dist. : diamètre transversal de la partie distale de l'os, pris en vue de face, au dessous du col

Calcaneum : H : hauteur ou longueur, prise parallèlement à l'axe vertical de l'os

DAP sommet : diamètre antéro-postérieur de la tubérosité

DAP bec : diamètre antéro-postérieur au niveau du bec

DT sust. : diamètre transversal au sustentaculum tali

DT sommet : diamètre transversal de la tubérosité

DT mini post. : diamètre transversal minimal du bord postérieur

<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	
DT	24	83,98	78 – 90	3,4561	4,1155	12	95,08	88 – 111	6,3347	6,6622
H	21	77,24	73 – 88	4,1310	5,3484	12	84,46	80 – 92	3,8756	4,5888
DAP int.	24	55,81	50,5 – 61	2,6408	4,7316	12	58,50	53,5 – 65	3,5611	6,0874
DT artic. dist.	20	67,78	60 – 73	3,3461	4,9371	11	79,95	74 – 86	4,5959	5,7481
DAP artic. dist.	20	43,65	40 – 49,5	2,5858	5,9241	11	48,00	44 – 52	2,6645	5,5512
DL	22	62,04	55,5 – 70	3,7381	6,0249	11	64,86	60 – 71	3,2178	4,9609
DT maxi. dist.	23	74,65	68,5 – 85,5	3,8418	5,1463	12	86,54	81 – 93	3,8284	4,4238

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
DT	13	78,73	67,5 – 87	4,3618	5,5401	8	108,19	103,5 – 112	3,0229	2,7942
H	11	70,73	64,5 – 77	3,4304	4,8502	8	94,25	89 – 101	3,9641	4,2059
DAP int.	13	52,31	42,5 – 58	4,1509	7,9357	8	67,69	64 – 70,5	2,1536	3,1818
DT artic. dist.	9	62,06	53 – 67	4,4822	7,2229	7	88,93	85 – 93	3,1941	3,5917
DAP artic. dist.	9	39,89	34 – 46,5	3,6467	9,1422	7	54,50	51 – 57	2,1408	3,9282
DL	11	55,32	50 – 58	2,6198	4,7359	8	75,22	70 – 79	3,0161	4,0098
DT maxi dist.	12	65,54	57 – 73	4,6537	7,1004	8	95,25	90,5 – 102,5	4,0178	4,2181

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
DT	6	94,63	87,5 – 100	4,5159	4,7724
H	6	78,50	75 – 86,5	4,3588	5,5527
DAP int.	6	59,88	55 – 63	2,6160	4,3691
DT artic. dist.	6	78,92	69 – 84,5	5,9280	7,5117
DAP artic. dist.	6	46,79	42,5 – 49	2,4000	5,1293
DL	5	61,20	53 – 70	6,5057	
DT maxi. dist.	6	84,13	76 – 89	4,9592	5,8950

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : Nairobi : 10 ; BMNH : 4 ; MNHN : 2 ; ML : 2 ; Poitiers : 1 ; Leiden : 1 ; Amsterdam : 1 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : Nairobi : 1 ; BMNH : 2 ; Powell Cotton Mus : 7 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Cambridge : 2 ; Bruxelles : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 4 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 2 ; MNHN : 2 ; ML : 1 ; Amsterdam : 1.

Tabl. 24 – Dimensions comparées des astragales.

La facette navicularienne est trapézoïdale. La facette cuboïdienne en rectangle allongé est un peu plus étendue d'avant en arrière mais beaucoup plus étroite. Chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus le bord antérieur de la facette pour le cuboïde peut être selon les individus plus ou moins décalé en avant par rapport au bord antérieur de la facette pour le naviculaire ; le décalage est plus constant pour les trois autres espèces ; chez D. bicornis une échancrure peut ou non marquer le contact antérieur des deux facettes.

La distinction spécifique des astragales est possible malgré une variabilité individuelle importante. G. Cuvier a relevé (1834, p. 65 et p. 71) que par rapport à celui de Rh. unicornis l'astragale de D. bicornis a une poulie moins oblique et moins large transversalement, et que celui de Rh. sondaicus est muni d'une poulie différente au bord interne plus court et plus oblique vers l'avant, bordée vers le bas d'une profonde fosse ovale. H. M. D. de Blainville (1839-1864) a remarqué que la dépression transversale qui limite distalement la poulie articulaire en face antérieure est plus creusée chez les deux Rhinoceros, et que la facette cuboïdienne est plus large chez les deux espèces africaines. K. Heissig (1972, p. 42-43) insiste sur la disposition relative et l'écartement des facettes calcanéennes sans tenir compte de leur variabilité individuelle, bien que D. A. Hooijer (1966, p. 174) ait signalé qu'elle est forte à ce niveau.

Les dimensions de l'astragale sont prises comme indiqué fig. 22 A, B et C et sont données dans le tableau 24. Leur nomenclature et leur définition sont précisées en légende de la fig. 22.

Nous retiendrons comme caractères différenciants pour les astragales :

- les dimensions et proportions générales,
- l'allure de la poulie articulaire (largeur, profondeur, obliquité) et de la dépression qui la limite distalement,
- la position du tubercule distal de la face médiale,
- l'articulation distale, avec sa forme, ses proportions, et la disposition relative de ses deux facettes.

b. Le calcanéum (fig. 22 D et E)

Disposition générale :

Cet os épais est le plus long des tarsiens. Il s'articule vers l'avant avec l'astragale et aussi un peu avec le tibia, et distalement avec le cuboïde. Le calcanéum s'épiphysse relativement tôt dans sa partie proximale.

Description détaillée :

La face antérieure comprend une partie proximale formant un bord vertical assez mince qui relie l'avant de la tubérosité au bec du calcanéum, et une partie distale très élargie au niveau du sustentaculum tali, formant une face articulaire oblique vers l'intérieur et le bas et constituée par trois facettes répondant à l'astragale : une facette supéro-externe située en dessous du bec, une facette supéro-interne constituant la face inférieure du sustentaculum tali, et une facette inféro-interne.

La facette supéro-externe est la plus vaste ; son contour est pentagonal. Elle répond à l'astragale et a vers le haut du côté médial une petite extension à surface très variable qui répond au tibia. De l'autre côté du bec, donc latéralement, existe chez Dicerorhinus et Rhinoceros une autre petite extension qui répond au péroné ; je n'ai pas trouvé trace de cette extension chez Diceros.

La facette supéro-interne est arrondie et répond uniquement à l'astragale. Son extension transversale est plus faible chez Rhinoceros que dans les autres genres. Elle est séparée de la facette précédente par une gouttière dont la largeur et la profondeur sont très variables. Les deux facettes peuvent même parfois fusionner.

<i>D. bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
H.	29	116,93	108 – 131,5	6,1813	5,2863	13	126,69	120 – 142	6,0433	4,7701
DAP sommet	29	64,21	43 – 83	6,3870	9,9476	13	75,94	66 – 82,5	5,3464	7,0401
DAP bec	27	68,63	63 – 75	3,1882	4,6456	13	74,65	62 – 81	5,3672	7,1895
DT sust.	29	71,38	60,5 – 85	5,7657	8,0776	13	76,75	71 – 83,5	3,8514	5,0181
DT sommet	29	49,06	43 – 63	3,9673	8,0865	13	54,04	50,5 – 60,5	2,4787	4,5870
DT mini post.	18	33,47	27,5 – 40	3,6399	10,8745	2	46,50	44 – 49		

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
H.	16	103,38	95 – 117,5	5,5422	5,3613	10	145,75	136,5 – 160	7,5397	5,1730
DAP sommet	16	56,50	50 – 61	3,0767	5,4456	10	78,78	72,5 – 85	4,2824	5,4363
DAP bec	16	55,97	52 – 62	2,9691	5,3049	10	84,33	80,5 – 92	3,8370	4,5503
DT sust.	16	65,25	58 – 71	3,3813	5,1821	10	83,65	74 – 91	5,0938	6,0894
DT sommet	15	42,63	35 – 46	3,2097	7,5286	10	64,63	59 – 72,5	5,0651	7,8378
DT mini post.	8	27,44	22,5 – 31	3,6098	13,1567	2	40	39 – 41		

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
H.	13	128,44	119,5 – 138	5,0889	3,9620
DAP sommet	13	72,06	65,5 – 77,5	3,7696	5,2313
DAP bec	13	70,92	67,5 – 74,5	1,7777	2,5065
DT sust.	13	82,02	73 – 88,5	4,4969	5,4218
DT sommet	13	50,38	45,5 – 55	2,5832	5,1270
DT mini post.	7	31,57	28 – 35	2,7753	8,7905

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 4 ; MNHN : 3 ; ML : 2 ;
Nairobi : 9 ; Toulouse : 1 ; Poitiers : 1 ; Nantes : 1 ;
Rennes : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Tervueren :
2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : BMNH : 2 ; MNHN : 1 ; Nairobi : 1 ;
Powell Cotton Mus. : 7 ; Tervueren : 1 ; Bruxelles : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 6 ; MNHN : 3 ; Cambridge :
2 ; Oxford : 1 ; Leiden : 3 ; Bruxelles : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 3 ; MNHN : 4 ; Marseille : 1 ;
Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 3 ; MNHN : 2 ; ML : 1 ;
Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3.

Tabl. 25 – Dimensions comparées des calcanéums.

La facette inféro-interne répond également à l'astragale et constitue une bande allongée, prenant une forme lancéolée vers son bord externe. Elle peut être ou non fusionnée avec la facette précédente.

La face postérieure (fig. 22 E) ne présente aucune articulation. Elle est dilatée proximale-ment au niveau de la tubérosité dont le diamètre transversal est très variable, puis se rétrécit à mi-hauteur avant de s'élargir médialement au niveau du sustentaculum puis de se rétrécir à nouveau vers son bord proximal. L'angle que font entre eux l'axe du sustentaculum tali et l'axe du corps de l'os constitue l'un des meilleurs caractères de reconnaissance spécifique : c'est un angle droit chez C. simum, ou le sustentaculum est bien développé médialement ; c'est aussi un angle droit chez Rh. unicornis mais l'extension latérale est plus faible et le bord médial du sustentaculum est à pan coupé. L'angle est faiblement aigu chez Rh. sondaicus, et dans cette espèce l'extrémité du sustentaculum est parfois nettement retroussée vers le haut. Chez D. sumatrensis l'angle est légèrement obtus et le sustentaculum n'a qu'une extension médiale réduite. Enfin chez D. bicornis l'angle est franchement obtus, l'axe du sustentaculum étant incliné vers l'intérieur et le bas.

La face externe (fig. 22 D) présente un contour caractéristique :

- dans son bord proximal par la différence de hauteur entre son point le plus haut et la pointe antérieure de la tubérosité : cette différence est forte chez Rhinoceros, moyenne chez Dicerorhinus, faible chez Diceros et Ceratotherium.
- dans son bord antérieur par le développement relatif de la pointe antérieure de la tubérosité par rapport au bec : ce développement est important chez Rhinoceros, cependant que l'extension verticale du bec est plus faible chez D. sumatrensis.
- dans son bord postérieur, plus rectiligne chez les espèces asiatiques, à forme plus contournée chez Diceros et surtout Ceratotherium où il prend une allure en S.

Par contre l'obliquité du bord distal, comme l'infléchissement vers l'arrière de l'ensemble de la partie distale, sont variables suivant les individus. La surface de la face externe est déprimée dans sa partie centrale ; dans cette dépression on remarque une crête en S, plus haute et plus saillante chez D. sumatrensis.

La face interne montre le même profil général que la face externe et met en évidence le plus ou moins grand développement antéropostérieur de la partie distale de l'os : ce développement est moindre chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus.

La face supérieure est très élargie, à surface rugueuse.

La face inférieure porte une surface articulaire crescentiforme répondant au cuboïde, plus longue et plus étroite chez Rhinoceros que pour Diceros et Ceratotherium et surtout que pour Dicerorhinus.

Il existe peu de données sur la distinction des calcanéums dans la littérature zoologique : G. Cuvier (1834) signale que celui de D. bicornis est plus court et a une tubérosité plus mince que celui de Rh. unicornis, et que l'apophyse distale du calcanéum de Rh. sondaicus est plus mince. H. M. D. de Blainville note que les rhinocéros asiatiques ont une tubérosité plus courte, portée par un col plus épais. D. A. Hooijer (1971, p. 378) remarque que la fusion des facettes répondant à l'astragale ne saurait constituer un caractère distinctif. K. Heissig (1972, p. 44) relève des différences dans le développement des facettes pour le tibia et le péroné entre les Rhinocerotini et les Aceratherini.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 22 D et E et données dans le tableau 25. Leur définition est précisée en légende de la fig. 22.

Nous retiendrons donc comme éléments différenciants pour les calcanéums :

- les dimensions et proportions générales,
- le contour de la face externe,
- l'angle de l'axe du sustentaculum avec l'axe du corps de l'os et le développement médial du sustentaculum,
- les proportions de la facette cuboïdienne.

c. Le cuboïde (fig. 23 A et B)

Synonyme : tarsal 4

Disposition générale :

C'est un os trapu grossièrement parallélépipédique avec une apophyse postérieure volumineuse. Il s'articule proximale avec le calcanéum et l'astragale, médialement avec le naviculaire et le grand cunéiforme, distalement avec le Mt IV.

Description détaillée :

La face antérieure a un contour trapézoïdal (fig. 23 B). Elle est à peu près aussi large que haute chez D. bicornis et Rh. unicornis, un peu plus large que haute chez D. sumatrensis et C. simum, beaucoup plus large que haute chez Rh. sondaicus. Son bord externe est plus long que son bord interne et c'est chez les deux Rhinoceros que la différence est la plus marquée.

La face postérieure n'est pas articulaire ; elle porte dans sa partie distale une tubérosité prolongeant l'os vers l'arrière et le bas. La forme de la tubérosité est très variable selon les individus.

La face latérale (fig. 23 A) a une surface très irrégulière avec une dépression horizontale proche du bord proximal et un ou deux sillons verticaux. Le contour de cette face est plus long et moins haut chez Rh. unicornis et surtout Rh. sondaicus que pour les espèces bicornes.

La face médiale porte un ensemble articulaire que l'on peut décomposer en cinq facettes :

- une antéro-supérieure, très petite, difficile à distinguer de l'articulation proximale, et qui répond au naviculaire;
- une postéro-supérieure, répondant au naviculaire, qui peut suivre sans transition la précédente ; elle est réduite chez Diceros et fusionnée avec la suivante chez Rhinoceros et Dicerorhinus;
- une postéro-médiane supérieure répond aussi au naviculaire ; cette facette n'est distincte de la précédente que chez D. bicornis;
- une postéro-médiane inférieure, jouxtant la précédente avec laquelle elle forme un angle aigu;
- une antéro- inférieure semi-circulaire répond au grand cunéiforme.

D. A. Hooijer (1971, p. 379-380) signale chez D. bicornis et D. sumatrensis une facette médiale répondant au Mt III, mais je ne l'ai jamais observée.

La face supérieure est constituée de deux facettes articulaires juxtaposées, la plus externe répondant au calcanéum et la plus interne à l'astragale. La forme et le développement relatif des deux facettes sont caractéristiques : chez D. bicornis la facette externe est presque aussi large que l'interne, et son bord antérieur est un peu décalé en avant. Pour D. sumatrensis la largeur des deux facettes est

<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	
L	24	62,40	54,5 – 71,5	4,0162	6,4366	11	67,59	64 – 73	2,9565	4,3741	
I	24	40,85	36,5 – 52	3,6548	8,9461	11	44,95	42 – 50,5	2,6311	5,8528	
H	23	58,17	48 – 68	4,2921	7,3782	11	68,05	60 – 75,5	4,6661	6,8573	
DAP artic. prox.	20	42,95	38 – 48	2,9907	6,9633	11	49,05	43 – 54,5	3,0939	6,3083	
DT artic. prox.	19	42,16	37 – 50	3,5514	8,4240	11	45,50	42 – 50,5	3,3241	7,3058	
H. face ant.	24	40,17	36 – 47	2,9696	7,3933	11	40,50	37,5 – 45	2,3874	5,8949	

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	
L	10	57,35	53,5 – 61,5	2,6251	4,5775	6	83,96	79 – 89	4,0755	4,8542	
I	10	41,20	35,5 – 47,5	3,5055	8,5086	6	52,71	48 – 56	3,3556	6,3664	
H	8	51,56	47 – 60,5	4,1182	7,9868	6	71,33	64 – 77	4,7504	6,6594	
DAP artic. prox.	7	35,43	32,5 – 38	2,0295	5,7285	5	54,20	47 – 58,5	4,3674		
DT artic. prox.	7	39,36	35 – 42	2,8826	7,3242	5	54,10	50 – 64,5	5,9203		
H. face ant.	10	37,80	35,5 – 40,5	1,4375	3,8031	6	50,38	48 – 53	1,8422	3,6569	

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	9	73,89	69 – 77	2,6074	3,5288
I	9	49,28	42 – 53	3,1731	6,4394
H	9	54,50	48 – 60	4,0926	7,5094
DAP artic. prox.	5	50,80	47 – 54	3,0536	
DT artic. prox.	5	43,30	37 – 48,5	4,8810	
H. face ant.	9	37,44	33 – 40	2,4423	6,5227

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 3 ; MNHN : 2 ; Nairobi : 11 ; ML : 2 ; Poitiers : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1 ; Tervueren : 1 ; Powell Cotton Museum : 7.

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; MNHN : 1 ; ML : 1 ; Bruxelles : 1 ; Leiden : 3 .

Rh. unicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 2 ; Bruxelles : 1 ; Nairobi : 1 .

Rh. sondaicus : BMNH : 1 ; MNHN : 2 ; ML : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 1 ; Bruxelles : 2.

Tabl. 26 – Dimensions comparées des cuboïdes.

équivalente, et il n'y a pas de décalage. Chez C. simum le bord antérieur de l'ensemble est régulièrement convexe ; la facette externe a son bord postérieur décalé en arrière ; la largeur des deux facettes est identique. Chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus la facette externe est plus étroite que l'interne et le bord postérieur de celle-ci est très décalé en arrière.

La face inférieure grossièrement triangulaire répond au Mt IV. Elle est relativement plus large chez C. simum, Rh. sondaicus et Rh. unicornis.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 23 A et B et données dans le tableau 26. Leur nomenclature et leur définition sont précisées en légende de la fig. 23.

Nous retiendrons donc comme caractères de distinction des cuboïdes :

- les dimensions et proportions générales,
- le contour et les proportions de la face antérieure,
- la disposition des facettes articulaires de la face médiale,
- l'allure et les proportions de l'articulation proximale.

d. Le naviculaire (fig. 23 C)

Synonymes : scaphoïde postérieur, naviculaire postérieur, central.

Disposition générale :

Os très court en forme de quart de cercle, s'articulant proximale avec l'astragale, latéralement avec le cuboïde, distalement avec les trois cunéiformes.

Description détaillée :

Le bord antéro-interne est régulier, parcouru sur toute sa longueur par une dépression longitudinale.

Le bord postérieur est irrégulier et la variabilité individuelle à ce niveau est énorme.

Le bord latéral à peu près rectiligne est fortement échancré dans sa partie postérieure chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus. Il comporte une dépression longitudinale plus ou moins marquée et un ensemble articulaire répondant au cuboïde et composé de deux ou trois facettes :

- une petite facette antéro-supérieure dont l'importance est très variable selon les individus et qui n'est qu'une simple dépendance de l'articulation proximale.
- soit, chez Rhinoceros, une facette occupant toute la hauteur de l'os et située vers le tiers postérieur du bord latéral, soit, pour les trois autres espèces, deux facettes superposées séparées par une zone déprimée le tout se situant dans la même position.

Le contour du bord latéral se caractérise chez D. bicornis par une tubérosité inférieure bien marquée, située dans l'angle postéro-inférieur.

La face supérieure (fig. 23 C) répond à l'astragale. C'est un trapèze muni d'une pointe antéro-externe. Le trapèze est plus large que long chez D. sumatrensis, plus long que large chez D. bicornis, étroit et allongé chez C. simum, allongé et fortement échancré dans son angle postéro-externe chez Rh. sondaicus et Rh. unicornis. La pointe antéro-externe est plus ou moins aigüe et plus ou moins étirée latéralement selon les individus : cette variabilité individuelle est particulièrement évidente chez D. bicornis.

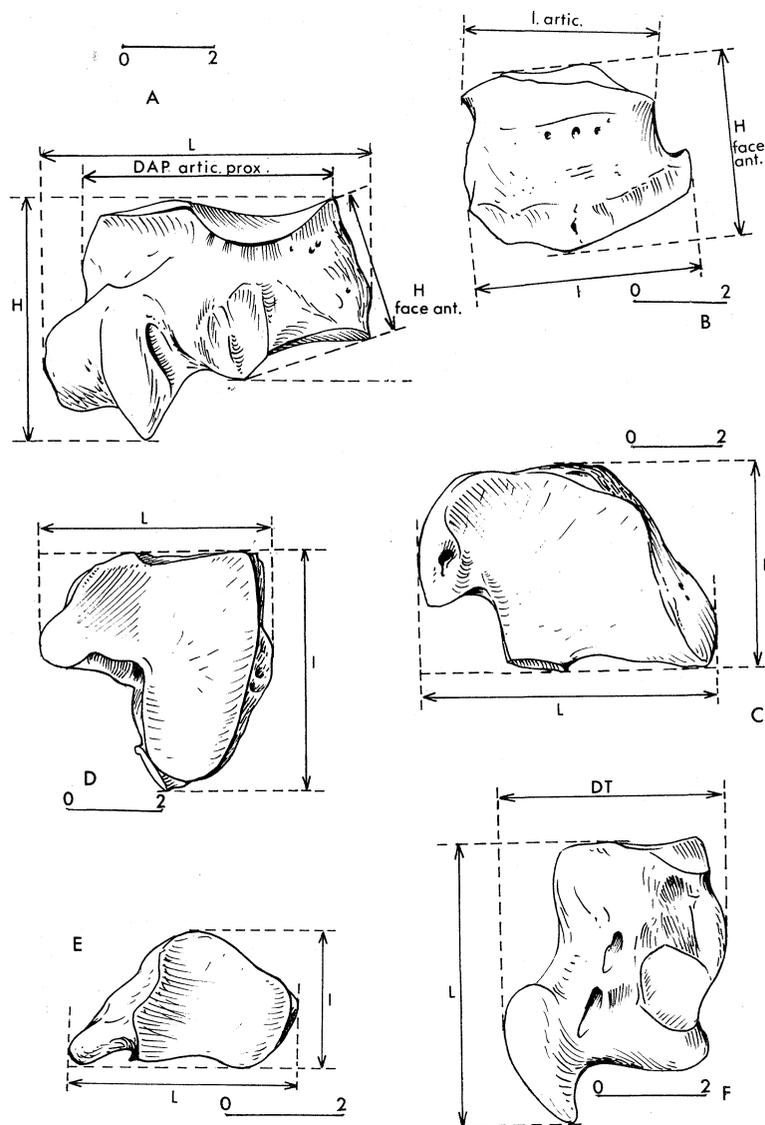


Fig. 23 — Le tarse (suite) : cuboïde, naviculaire et cunéiformes droits du squelette de *Rh. sondaicus* n° 367 du Musée de Lyon.

A : cuboïde, vue latérale
 B : cuboïde, vue de face
 C : naviculaire, vue proximale
 D : grand cunéiforme, vue proximale
 E : petit cunéiforme, vue proximale
 F : premier cunéiforme, vue médiale

Nomenclature et définition des variables utilisées :

Cuboïde : L : longueur, prise parallèlement à un plan tangent à l'articulation proximale

l : largeur, mesurée au niveau de la face antérieure, parallèlement à une tangente, au bord distal de cette face

H : hauteur, maximale et perpendiculaire aux deux dimensions précédentes

l. artic. = DT artic. prox. : diamètre transversal de l'articulation proximale

DAP artic. prox. : diamètre antéro-postérieur de l'articulation proximale

H face ant. : hauteur de la face antérieure, prise perpendiculairement à la largeur

Naviculaire : L : longueur, mesurée tangentiellement au bord latéral

l : largeur, maximale, prise perpendiculairement à la longueur

H : hauteur, maximale, correspondant à la distance entre les deux plans tangents respectivement à la face proximale et à la face distale (non figuré)

Grand cunéiforme : L : longueur, prise tangentiellement au bord latéral

l : largeur, prise perpendiculairement à la longueur

H : hauteur, distance entre les deux plans tangents respectivement à la face proximale et à la face distale (non figuré)

Petit cunéiforme : L : longueur, prise parallèlement à la face latérale

l : largeur, prise perpendiculairement à la longueur

H : hauteur, prise comme la distance entre les plans tangents à la face proximale et à la face distale (non figuré)

Premier cunéiforme : L : longueur, correspondant au plus grand diamètre vertical

DT : diamètre transversal

DAP : diamètre antéro-postérieur, pris perpendiculairement aux deux dimensions précédentes (non figuré)

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	22	59,43	53 – 66,5	3,8368	6,4558	11	66,86	58 – 72	4,1054	6,1400
I	22	47,07	41 – 55	3,6197	7,6903	11	53,56	50 – 61,5	3,3097	6,2022
H	22	27,70	23 – 36	2,9181	10,5331	9	33,56	31,5 – 36,5	1,8446	5,4973

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	7	51,86	48,5 – 54,5	2,1930	4,2290	7	74,86	69 – 80	3,9339	5,2553
I	7	44,29	42 – 46	1,5236	3,4404	7	59,36	56,5 – 62,5	2,1353	3,5973
H	6	26,25	24 – 29,5	1,9170	7,3029	7	41,21	37,5 – 45	2,9700	7,2064

	<i>Rhinoceros sondaicus</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	6	66,75	64 – 70	2,3184	3,4732
I	6	50,42	46 – 54	2,8708	5,6942
H	5	30,30	26 – 32	2,4899	8,2177

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 3 ; MNHN : 2 ; Nairobi : 11 ; ML : 2 ; Poitiers : 1 ; Leiden : 1 ; Amsterdam : 1 ; Tervueren : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1 ; Powell Cotton Museum : 7 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; MNHN : 1 ; ML : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 3 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 1 ; MNHN : 2 ; ML : 1 ; Amsterdam : 2.

Tabl. 27 – Dimensions comparées des naviculaires.

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	22	50,98	43 – 60	4,1071	8,0567	11	55,91	51,5 – 62	3,4700	6,2065
I	22	43,73	39 – 48,5	2,6935	6,1599	11	52,45	46,5 – 56	2,7969	5,3320
H	22	24,95	22 – 28,5	2,3396	9,3757	9	27,44	25,5 – 29,5	1,5500	5,6481

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	6	42,83	38,5 – 46	3,2041	7,4805	6	56,75	53,5 – 61	2,6028	4,5865
I	6	40,33	38 – 43,5	2,3593	5,8496	6	53,75	50,5 – 57	2,3398	4,3532
H	6	28,33	25 – 31,5	2,6012	9,1809	6	36,25	32,5 – 41	3,0124	8,3102

	<i>Rhinoceros sondaicus</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	5	53,80	48 – 60,5	4,4525	8,2760
I	5	49,75	46,5 – 53	2,9895	6,0091
H	5	28,75	26,5 – 30,5	1,9039	6,6224

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 3 ; MNHN : 2 ; ML : 2 ; Nairobi : 11 ; Poitiers : 1 ; Amsterdam : 1 ; Leiden : 1 ; Tervueren : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; Bruxelles : 1 ; Powell Cotton Museum : 7 ; Nairobi : 1 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; MNHN : 1 ; ML : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 2 ; MNHN : 2 ; Bruxelles : 1 ; Nairobi : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 1 ; MNHN : 2 ; ML : 1 ; Amsterdam : 1.

Tabl. 28 – Dimensions comparées des grands cunéiformes.

La face inférieure est en forme de demi croissant plus ou moins échancré dans son bord postérieur. Elle est presque entièrement articulaire et répond aux trois cunéiformes. Elle présente des différences de proportions dans les diverses espèces, particulièrement pour le dessin de son bord postérieur, ces différences étant homologues de celles relevées pour la face proximale.

Les dimensions du naviculaire sont prises comme indiqué fig. 23 C et données dans le tableau 27. Leur définition est précisée en légende de la fig. 23.

Nous retiendrons comme caractères distinctifs pour le naviculaire :

- les dimensions et proportions générales,
- la disposition relative des facettes articulaires de la face latérale,
- le contour et les proportions de la face proximale et de la face distale.

e. Le grand cunéiforme (fig. 23 D)

Synonymes : cunéiforme III, tarsal III, cunéiforme latéral, ectocunéiforme, et aussi mais à tort puisqu'interne par rapport à l'axe du membre mais externe par rapport au plan sagittal, cunéiforme interne.

Disposition générale :

Il s'agit d'un petit os triangulaire, très court, s'articulant proximale avec le naviculaire, latéralement avec le cuboïde, distalement avec le Mt III, médialement avec le petit cunéiforme et le Mt II.

Description détaillée :

La face antérieure, à surface rugueuse, est arrondie d'un côté à l'autre, et de hauteur constante. Son angle latéro-inférieur est plus aigu chez D. bicornis que pour les espèces asiatiques, c'est encore plus net pour l'angle médio-inférieur.

Le bord postérieur est mince, irrégulier, non articulaire. Chez D. bicornis, il est fréquemment prolongé vers l'arrière par une apophyse aigüe.

La face latérale déprimée en son centre porte deux facettes articulaires répondant au cuboïde. La première est antéro-inférieure et figure un demi cercle ; la seconde est postéro-supérieure et son développement varie selon les individus.

La face médiale est rectangulaire avec un angle postéro-supérieur pouvant être très étiré vers l'arrière chez certains individus de D. bicornis. Elle porte trois facettes articulaires, une supérieure allongée au milieu du bord supérieur et répondant au petit cunéiforme, et deux inférieures répondant au Mt II. La forme et l'importance relative des facettes inférieures, de même que leur disposition, sont très variables selon les individus.

La face supérieure (fig 23 D) répond au naviculaire ; son contour figure un triangle échancré sur son bord latéral.

La face inférieure est aussi triangulaire et répond au Mt III. Son angle antéro-interne est plus arrondi dans les espèces africaines.

Les dimensions du grand cunéiforme sont prises comme indiqué fig. 23 D et données dans le tableau 28. Leur définition est précisée en légende de la fig. 23.

Le grand cunéiforme présente peu de caractères de distinction ; nous retiendrons ses dimensions et proportions, le contour de sa face antérieure et l'angle antéro-interne de sa face articulaire distale.

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	16	37,34	32 – 46,5	3,9653	10,6184	3	41,67	40 – 44	2,0816	4,9959
I	16	21,97	18 – 27	2,4115	10,9772	3	23,83	22,5 – 25	1,2583	5,2796
H	16	17,28	14 – 21,5	2,2654	13,1093	3	17,17	16,5 – 18	0,7637	4,4491

	<i>Rhinoceros unicornis</i>					<i>Rhinoceros sondaicus</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	3	39,67	38 – 40,5	1,4433	3,6387	3	39,00	36,5 – 41,5	2,5000	6,4102
I	3	26,33	26 – 26,5	0,2886	1,0962	3	23,00	22 – 25	1,7320	7,5306
H	3	22,67	22 – 23	0,5773	2,5471	3	19,83	17 – 23	3,0138	15,1959

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 3 ; ML : 2 ; Nairobi : 8 ; Poitiers : 1 ; Leiden : 1 ; Tervueren : 1.

C. simum : Powell Cotton Museum : 1 ; Nairobi : 1 ; Tervueren : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 1 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 1 ; ML : 1 ; Tervueren : 1.

Tabl. 29 – Dimensions comparées des petits cunéiformes.

	<i>Diceros bicornis</i>					<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	12	54,29	43 – 60,5	4,6390	8,5446	3	60,83	57 – 63,5	3,4034	5,5949
DT	12	29,17	24 – 33	2,4339	8,3460	3	30,83	30,5 – 31,5	0,5773	1,8724
DAP	12	19,46	14 – 27	3,2365	16,6333	3	22,33	21,5 – 23	0,7637	3,4198

	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>					<i>Rhinoceros unicornis</i>		
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi
L	5	50,70	45 – 55	4,6043	9,0815	2	76,25	74,5 – 78
DT	5	28,80	26 – 32	2,4647	8,5581	2	45,25	42 – 48,5
DAP	5	19,20	17 – 23	2,4647	12,8372	2	31,25	30,5 – 32

	<i>Rhinoceros sondaicus</i>		
	n	moy.	mini-maxi
L	2	55,75	51,5 – 60
DT	2	37,75	34,5 – 41
DAP	2	19,00	17 – 21

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : Nairobi : 7 ; ML : 2 ; Poitiers : 1 ; Tervueren : 2.

C. simum : Tervueren : 1 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 4 ; ML : 1.

Rh. unicornis : Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 1 ; ML : 1.

Tabl. 30 – Dimensions comparées des premiers cunéiformes.

f. Le petit cunéiforme (fig. 23 E)

Synonymes : cunéiforme II, Tarsal II, mésocunéiforme.

Disposition générale :

C'est un petit os plat semi-elliptique s'articulant proximale-ment avec le naviculaire, latéralement avec le grand cunéiforme, médio-postérieurement avec le premier cunéiforme, distalement avec le Mt II.

Description détaillée :

Le bord antérieur est mince, de même que le bord postérieur ; ce dernier porte chez Rhinoceros une apophyse inférieure qui s'étend vers l'arrière.

La face latérale porte en arrière de son bord proximal une facette triangulaire répondant au grand cunéiforme. Le développement de cette facette est très variable selon les individus.

La face médiale est régulièrement arrondie d'avant en arrière, sauf dans sa partie postérieure où elle porte une ou deux facettes correspondant au premier cunéiforme. La disposition des facettes et leur fusion éventuelle varient selon les individus.

La face supérieure (fig. 23 E) est entièrement articulaire et répond au naviculaire. Bien que sa largeur relative soit variable, elle est quand même plus large pour Rhinoceros et pour Dicerorhinus que pour Diceros.

La face inférieure répond au Mt II. Elle est également plus large chez Rhinoceros et Dicerorhinus que pour Diceros.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 23 E et données dans le tableau 29. Leur définition est précisée en légende de la fig. 23.

Nous retiendrons comme caractéristique du petit cunéiforme :

- les dimensions et proportions générales,
- la largeur relative des faces articulaires proximale et distale.

g. Le premier cunéiforme (fig. 23 F)

Synonymes : cunéiforme I, tarsal I, entocunéiforme ; et aussi, à tort puisqu'en position interne par rapport au plan sagittal quoiqu'en position externe par rapport à l'axe du membre, cunéiforme externe.

Disposition générale et description :

C'est un os aplati et étiré vers le bas, muni d'une apophyse postéro-inférieure. Il s'articule proximale-ment avec le naviculaire et antérieurement avec le petit cunéiforme et le Mt II.

L'os est beaucoup plus étendu d'avant en arrière chez Rhinoceros que dans les autres genres mais la variabilité individuelle est très forte et s'exprime tant au niveau des dimensions que pour la disposition des facettes articulaires : la facette proximale fait avec la facette pour le petit cunéiforme un angle très variable et les deux facettes pour le petit cunéiforme et pour le Mt II peuvent être fusionnées ou non, contrairement à ce qu'en dit D. A. Hooijer (1973, p. 173) selon qui ces deux facettes seraient fusionnées chez D. bicornis.

Les dimensions sont prises comme indiqué fig. 23 F et données dans le tableau 30. Leur définition est précisée en légende de la fig. 23.

K. Le métatarse

Il comporte, de l'intérieur vers l'extérieur, les trois métatarsiens II, III et IV. Le Mt III est le plus long et le plus puissant des trois. Le Mt II est plus long que le Mt IV.

L'épiphysation des métatarsiens est très précoce, surtout pour l'épiphyse proximale. Elle est sensiblement synchrone de celle des métacarpiens.

a. Le métatarsien interne ou Mt II (fig. 24)

Ce métapode possède une diaphyse tordue à 90° entre ses deux épiphyses. Il s'articule proximale avec le petit cunéiforme, médialement avec le premier cunéiforme, latéralement avec le grand cunéiforme et le Mt III, distalement avec la première phalange du doigt interne.

La partie supérieure de l'épiphyse proximale est presque entièrement occupée par la facette articulaire répondant au petit cunéiforme (fig. 24 F). La facette est prolongée par trois tubérosités dépourvues de surface articulaire, disposées l'une vers l'avant, l'autre médialement et la dernière postérieurement. La tubérosité postérieure est toujours importante, la médiale varie selon les individus, l'antérieure varie selon les espèces : elle est bien développée surtout chez D. bicornis, ou elle entraîne un éloignement marqué du point le plus antérieur de la facette articulaire au point le plus antérieur de l'épiphyse proximale. La facette articulaire est en forme d'ellipse à grand axe antéropostérieur, munie au milieu de son bord externe d'une échancrure plus ou moins importante selon les individus. Cette facette est large et peu étirée en arrière chez D. sumatrensis, large et plus longue chez Rhinoceros et Ceratotherium, étroite chez Diceros.

La face latérale de l'épiphyse proximale porte deux facettes répondant chacune au grand cunéiforme pour leur partie supérieure et au Mt III pour leur partie inférieure. Les deux facettes sont assez souvent fusionnées chez D. sumatrensis ; lorsqu'elles sont séparées, dans cette espèce, la facette postérieure est située plus bas que l'antérieure et elle est à la fois beaucoup plus haute et moins longue que celle-ci. Chez D. bicornis la facette antérieure est nettement plus petite que la postérieure. Chez C. simum et pour les deux Rhinoceros elles sont sub-égales. La subdivision des deux facettes en partie mésocunéiformienne et partie répondant au Mt III est plus nette pour les trois espèces asiatiques chez qui ces deux parties forment entre elles un angle dièdre assez net.

La face médiale de l'épiphyse proximale est régulièrement bombée d'avant en arrière et ne comporte d'articulation que dans sa partie tout à fait postérieure, où se trouve une facette répondant au premier cunéiforme. Cette facette constitue une simple annexe de l'articulation proximale chez D. bicornis ; elle est mieux différenciée et plus développée dans les autres espèces mais sa forme est très variable comme d'ailleurs sa surface qui peut varier du simple au double chez D. sumatrensis.

Le bord antérieur et le bord postérieur n'offrent pas de caractère particulier.

La diaphyse présente en vue antérieure, dans la moitié proximale de son bord latéral, une crête dont le développement varie selon les individus. Par contre sa section est caractéristique (fig. 24 A - E) : elle figure un parallélogramme chez D. sumatrensis, une ellipse à bord antéro-externe aigu chez Rh. sondaicus ; pour Rh. unicornis c'est une ellipse à faible aplatissement ; chez D. bicornis et C. simum c'est un triangle aux angles arrondis, mais le triangle est plus épais pour ce dernier.

L'épiphyse distale ne montre pas de caractère particulier, sauf que sa largeur est plus grande chez Ceratotherium et surtout chez Rhinoceros.

Les caractères distinctifs des Mt II n'ont pas fait l'objet de beaucoup de recherches. K. Heissig (1972, p. 48) considère comme typique des Rhinocerotini le grand développement de la facette pour le premier cunéiforme et son extension plantaire par rapport à la facette proximale : nous avons vu ce qu'il faut en penser.

Les dimensions des Mt II sont prises de manière analogue à celles des Mc II (fig. 15) sauf pour l'épiphyse proximale (fig. 24 F). Elles sont données dans le tableau 31. Leur nomenclature et leur définition sont précisées en légende des fig. 15 et 24. Sauf pour les longueurs, les coefficients de variation sont parfois élevés : en particulier il dépasse 10 pour le DT proximal de 3 espèces.

<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	
L	33	135,83	110 – 157,5	8,9675	6,6018	12	149,38	138 – 164	8,1551	5,4594	
DT prox.	31	25,63	20 – 32,5	2,8953	11,2969	12	34,46	31 – 38	2,0389	5,9170	
DAP prox.	33	39,68	35 – 49	3,6460	9,1883	12	46,17	42 – 49	2,0037	4,3403	
DT dia.	33	25,56	21,5 – 30	2,1019	8,2232	12	28,29	24 – 31,5	2,0052	7,0876	
DAP dia.	33	21,70	18 – 25	2,1174	9,7590	12	24,29	21,5 – 28	1,8148	7,4709	
DT maxi dist.	31	34,27	30 – 38,5	2,3015	6,7152	12	40,54	37 – 49,5	3,3060	8,1546	
DT artic. dist.	33	31,68	29 – 37	2,4005	7,5771	12	36,13	33,5 – 39	1,4943	4,1364	
DAP dist.	30	35,58	23,5 – 42	4,3053	12,0993	12	40,63	37,5 – 47	2,9781	7,3308	

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	
L	18	128,67	114 – 141	6,8384	5,3148	14	166,04	148 – 175	6,6113	3,9818	
DT prox.	18	29,67	25,5 – 33	2,1488	7,2433	14	37,02	26 – 41,5	5,1910	14,0230	
DAP prox.	17	34,62	28,5 – 41	2,9766	8,5985	13	46,17	41 – 50	3,1875	6,9034	
DT dia.	18	28,86	26 – 32	1,7889	6,1983	14	33,11	30,5 – 35,5	1,5619	4,7177	
DAP dia.	17	19,85	16,5 – 23	1,6934	8,5297	13	25,64	23,5 – 30	1,7339	6,7639	
DT maxi dist.	18	38,19	35,5 – 41	1,8079	4,7336	14	46,29	42,5 – 50	2,1547	4,6552	
DT artic. dist.	14	33,21	23,5 – 37	3,2741	9,8575	14	41,96	35 – 48,5	3,9282	9,3609	
DAP dist.	16	36,66	31,5 – 40,5	2,1191	5,7810	13	41,92	40 – 45	1,4447	3,4462	

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	14	140,93	133 – 150,5	5,3199	3,7749
DT prox.	14	36,21	26,5 – 41	3,9599	10,9348
DAP prox.	14	45,43	39,5 – 50	2,6879	5,9169
DT dia.	14	34,61	29 – 37	2,3792	6,8749
DAP dia.	14	23,32	21,5 – 26,5	1,5013	6,4377
DT maxi dist.	14	46,89	42 – 50	2,7045	5,7674
DT artic. dist.	13	42,08	33,5 – 45	3,1480	7,4816
DAP dist.	14	38,32	35 – 48,5	3,3489	8,7391

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 3 ; Cambridge : 1 ; Toulouse : 1 ; Nairobi : 11 ; ML : 2 ; Poitiers : 1 ; Nantes : 1 ; Rennes : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Powell Cotton Mus : 7 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Bruxelles : 1 ; Oxford : 1 ; ML : 1 ; Cambridge : 2 ; Leiden : 3.

Rh. unicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 5 ; Marseille : 1 ; Bruxelles : 1 ; Nairobi : 1 ; Cambridge : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 3 ; MNHN : 3 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3 ; ML : 1.

Tabl. 31 – Dimensions comparées des Mt II.

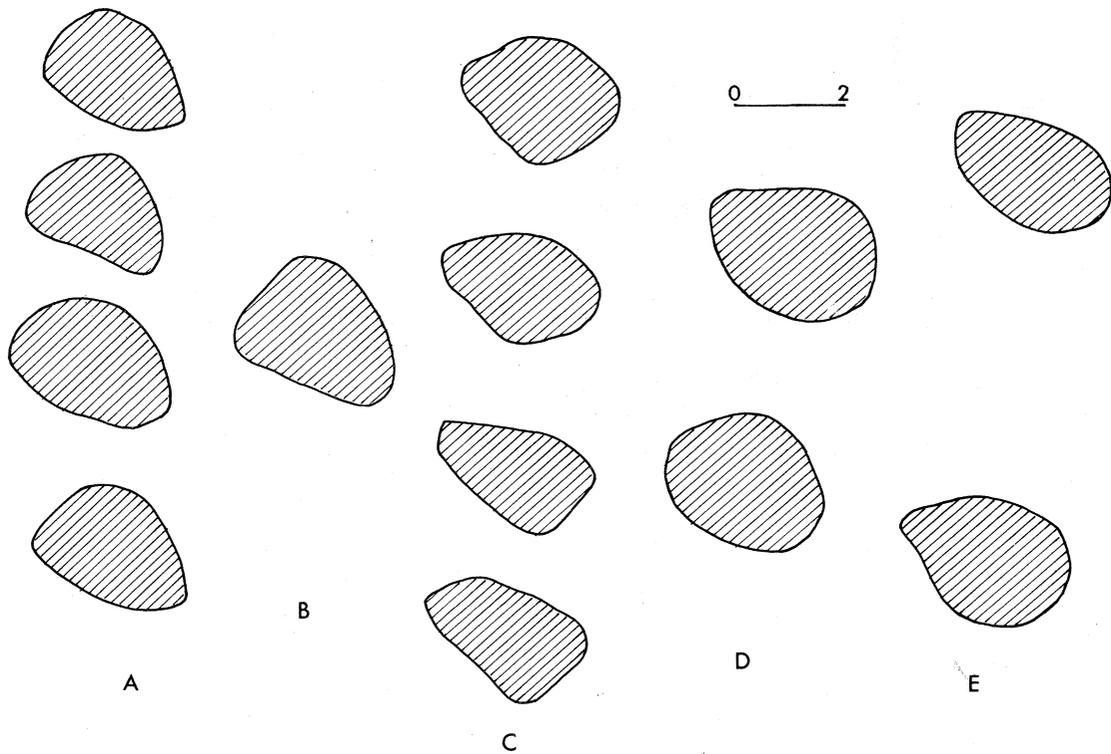


Fig. 24 – Le métatarse : le Mt II.

A-E : sections médianes comparées des diaphyses des Mt II chez les rhinocéros actuels :

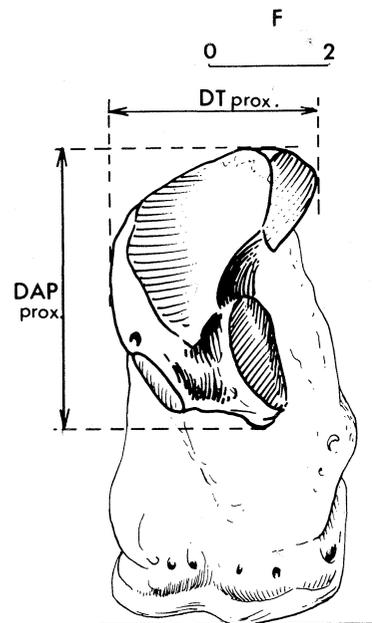
- A : *D. bicornis*, (4 exemples) B : *C. simum*
 C : *D. sumatrensis* (4 exemples) D : *Rh. unicornis* (2 exemples)
 E : *Rh. sondaicus* (2 exemples)
- F : Mt II droit de *Rh. sondaicus* (n° 367, ML), vue de trois quart postéro-supérieure montrant le détail des mensurations de l'épiphyse proximale.

Nomenclature et définition des variables mesurées :

Les dimensions du Mt II sont prises comme celles du Mc II (voir légende de la fig. 15), sauf pour :

DT prox. : diamètre transversal de l'épiphyse proximale

DAP prox. : diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse proximale



Nous retiendrons comme caractères spécifiques permettant de distinguer les Mt II :

- les dimensions et proportions générales,
- les proportions relatives de la facette articulaire proximale, et l'importance de son éloignement du point le plus antérieur de l'épiphyse,
- la disposition, l'importance relative et la différence de hauteur des facettes articulaires proximo-latérales,
- dans une certaine mesure seulement, l'importance de la facette proximo-médiale pour le premier cunéiforme,
- la section de la diaphyse et son élargissement distal.

b. Le métatarsien médian ou Mt III

C'est le plus long et le plus puissant des métatarsiens, avec une diaphyse longue, large et aplatie dorso-ventralement. Il s'articule proximale avec le grand cunéiforme, latéralement avec le Mt IV, médialement avec le Mt II et distalement avec la première phalange du doigt médian.

L'épiphyse proximale est en vue supérieure presque entièrement occupée par la facette articulaire proximale répondant au grand cunéiforme. Le contour de cette facette est en triangle arrondi disposé avec la base vers l'avant et le sommet vers l'arrière, et muni d'une forte échancrure au milieu de son côté externe ; le bord antérieur de la facette a un profil caractéristique, régulièrement bombé chez D. bicornis, bombé mais doté d'une dépression centrale chez les espèces asiatiques. L'échancrure du milieu du bord externe a une importance variable selon les individus. Le développement transversal de la facette ne dépasse pas son développement antéropostérieur chez D. sumatrensis et le dépasse à peine chez D. bicornis ; par contre la facette est beaucoup plus large que longue chez C. simum, Rh. sondaicus et Rh. unicornis.

La face latérale de l'épiphyse proximale porte deux facettes articulaires répondant au Mt IV. La disposition relative de ces facettes est caractéristique, mais dans une certaine mesure seulement ; chez D. sumatrensis la facette antérieure est en général un peu plus étendue verticalement que la postérieure et son bord proximal se situe plus haut ; cependant sa surface peut être selon les individus inférieure, égale ou supérieure à la surface de la facette postérieure ; le bas de la facette antérieure est plus ou moins bien délimité. L'écartement des deux facettes reste toujours faible. Pour D. bicornis la facette antérieure est en trapèze inversé ; elle n'est pas plus étendue verticalement que la facette postérieure de forme elliptique, mais son bord proximal se situe plus haut. Chez C. simum les deux facettes ont la même extension verticale et l'antérieure est plus proximale ; par contre la facette postérieure est beaucoup plus longue que l'antérieure. Chez Rh. sondaicus la facette antérieure triangulaire est située plus proximale que la facette postérieure de forme elliptique ; la facette postérieure est nettement plus grande. Pour Rh. unicornis la facette antérieure réniforme est plus développée verticalement que la facette postérieure.

La face médiale de l'épiphyse proximale porte deux facettes articulaires répondant au Mt II. Ces facettes sont beaucoup plus réduites et moins distinctes, surtout la postérieure, chez D. bicornis ; elles sont plus vastes et mieux marquées pour Rh. unicornis et Rh. sondaicus, où la première est triangulaire et la seconde rectangulaire ; chez D. sumatrensis et C. simum ces facettes sont fréquemment fusionnées.

Le bord postérieur de l'épiphyse proximale est plus incliné vers l'extérieur dans les trois espèces asiatiques, et plus étiré vers l'arrière pour les deux espèces africaines.

La section de la diaphyse constitue un bon critère de distinction spécifique (fig. 25). C'est une ellipse aplatie au bord interne tranchant chez D. sumatrensis, un trapèze élargi chez Rh. sondaicus, une ellipse épaisse chez Rh. unicornis et surtout chez C. simum, c'est enfin un quadrilatère aux angles arrondis, à la face postérieure déprimée et à l'angle antéro-externe creusé chez D. bicornis.

Notons aussi que la diaphyse est relativement plus large dans sa partie distale chez C. simum et surtout pour les deux Rhinoceros.

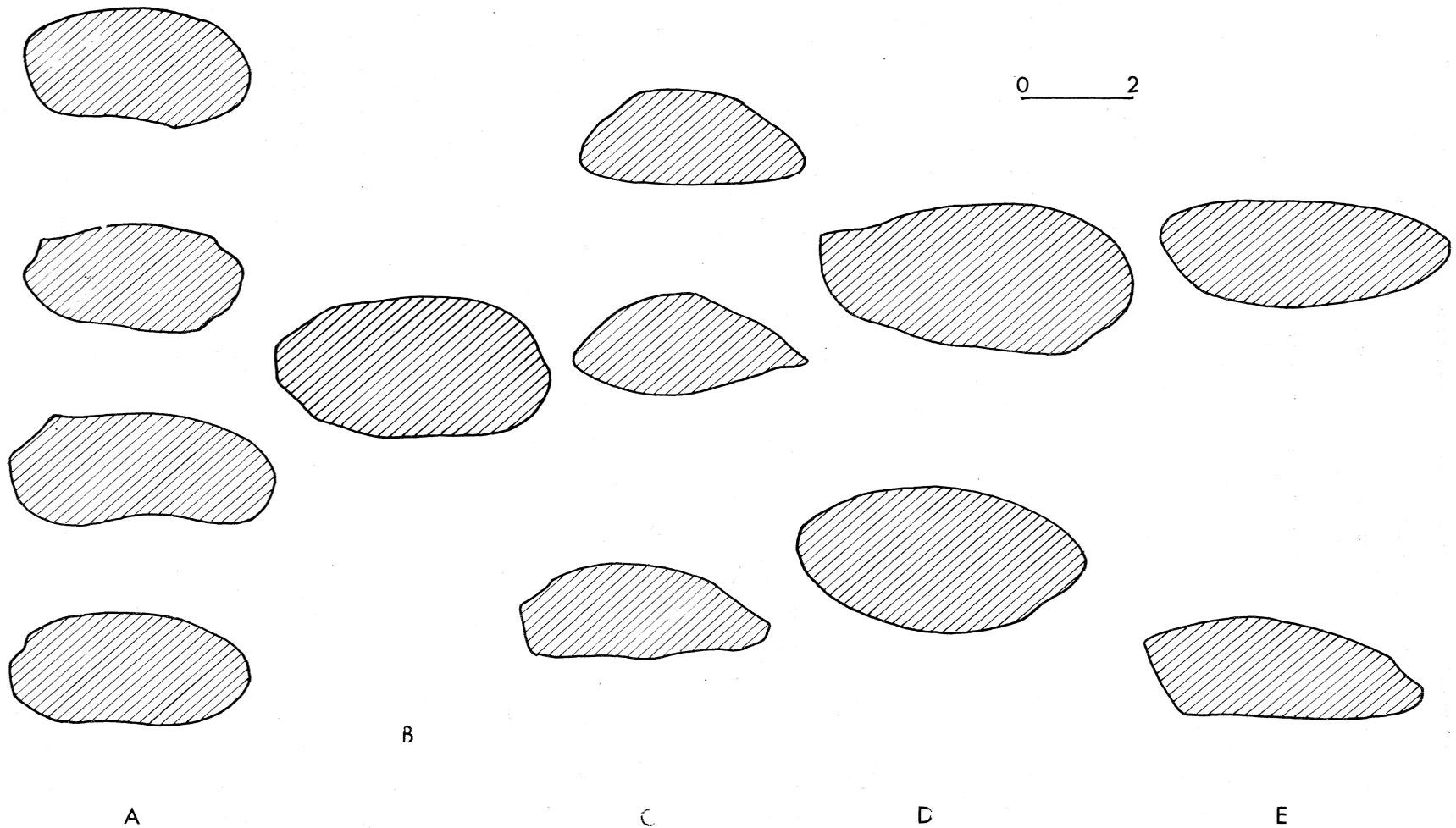


Fig. 25 — Le métatarse (suite) : sections médianes comparées des diaphyses des Mt III chez les rhinocéros actuels.

A : *D. bicornis* (4 exemples)

C : *D. sumatrensis* (3 exemples)

E : *Rh. sondaicus* (2 exemples)

B : *C. simum*

D : *Rh. unicornis* (2 exemples)

<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	
L	33	157,09	141,5 – 178	8,2665	5,2622	12	168,42	157 – 180	6,9766	4,1425	
DT prox.	33	48,91	43,5 – 58,5	3,3760	6,9027	12	55,83	51,5 – 64,5	3,5760	6,4048	
DAP prox.	32	48,44	40 – 56,5	3,3643	6,9456	11	49,36	46 – 43	2,1919	4,4403	
DT dia.	33	42,53	37,5 – 48	2,7668	6,5055	12	47,25	53 – 52,5	2,8643	6,0621	
DAP dia.	30	21,20	17 – 25,5	2,0282	9,5672	11	25,18	23 – 28,5	1,5374	6,1052	
DT maxi dist.	33	56,06	50,5 – 64	3,4680	6,1862	12	64,00	59 – 72	3,5992	5,6238	
DT artic. dist.	33	47,36	40 – 55,5	3,0930	6,5303	12	52,79	48,5 – 60	2,9958	5,6749	
DAP dist.	27	40,13	32 – 43,5	2,4984	6,2259	10	45,45	40 – 49	2,8523	6,2758	

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	
L	18	149,28	139 – 160,5	5,7732	3,8674	14	192,66	169,5 – 202	8,2249	4,2691	
DT prox.	18	47,83	42 – 52	2,7332	5,7140	14	61,38	59 – 64	1,5894	2,5897	
DAP prox.	14	37,75	34,5 – 41,5	2,3513	6,2287	12	55,54	51,5 – 60	2,7006	4,8624	
DT dia.	18	39,99	33 – 45	2,6380	6,5974	14	52,68	47,5 – 58	2,5914	4,9193	
DAP dia.	14	17,54	14 – 19	1,3077	7,4575	12	27,25	25 – 30,5	1,6989	6,2346	
DT maxi dist.	18	51,78	48 – 57	2,2375	4,3214	14	72,32	66,5 – 77,5	3,3143	4,5827	
DT artic. dist.	18	42,06	37 – 45	2,1955	5,2204	14	59,16	54,5 – 63,5	3,0565	5,1664	
DAP dist.	14	37,54	32,5 – 40,5	2,4056	6,4089	10	47,30	40,5 – 52	3,1552	6,6707	

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	13	157,85	149,5 – 163	4,8622	3,0803
DT prox.	13	58,15	51,5 – 64,5	3,1910	5,4872
DAP prox.	12	46,29	42,5 – 50	2,2609	4,8840
DT dia.	13	54,73	51 – 58	2,2231	4,0619
DAP dia.	11	20,64	18 – 28	2,6085	12,6405
DT maxi dist.	13	65,27	59 – 68	2,4631	3,7738
DT artic. dist.	13	54,27	49 – 56	1,8776	3,4599
DAP dist.	10	39,75	36,5 – 42	1,6029	4,0325

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 3 ; Cambridge : 1 ; ML : 2 ; Nairobi : 11 ; Toulouse : 1 ; Poitiers : 1 ; Nantes : 1 ; Rennes : 1 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1.

C. simum : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Powell Cotton Mus. : 7 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; Bruxelles : 1 ; Oxford : 1 ; ML : 1 ; Cambridge : 2 ; Leiden : 3.

Rh. unicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 5 ; Marseille : 1 ; Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1 ; Cambridge : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 3 ; MNHN : 2 ; Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3 ; ML : 1.

Tabl. 32 – Dimensions comparées des Mt III.

Ici encore les recherches sur la distinction des Mt III se révèlent très réduites. Je n'ai guère trouvé qu'une tentative de K. Heissig (1972, p. 49) aboutissant à une distinction du Mt III de Rh. unicornis d'une part et de D. bicornis et D. sumatrensis d'autre part : la facette postérieure pour le Mt IV serait plus ovale pour le premier et plus arrondie pour les deux autres. Cette tentative ne tient pas compte de la variabilité individuelle.

Les dimensions du Mt III sont prises de façon analogue à celles du Mc III (fig. 17 A et B) et données dans le tableau 32. Pour leur nomenclature et leur définition, on se reportera à la légende de la fig. 17. Les coefficients de variation sont remarquablement bas, sauf dans une certaine mesure pour le DAP de la diaphyse.

Nous retiendrons donc comme caractères de distinction pour les Mt III :

- les dimensions et proportions générales,
- les proportions de l'articulation proximale et le profil de son bord antérieur,
- l'allure et la disposition relative des facettes articulaires proximo-latérales,
- dans une moindre mesure l'importance et la disposition relative des facettes articulaires proximo-médiales,
- la section de la diaphyse et l'importance de son élargissement distal.

c. Le métatarsien externe ou Mt IV (fig. 26)

Ce métapode à diaphyse arquée et à extrémité proximale élargie s'articule proximale avec le cuboïde, médialement avec le Mt III, distalement avec la première phalange du doigt latéral.

La surface articulaire supérieure occupe la plus grande partie de l'épiphysse proximale (fig. 26 F) ; elle est prolongée en arrière par une tubérosité plus ou moins volumineuse selon les individus. Le contour de la surface articulaire est polygonal, elliptique chez D. bicornis et plus arrondi pour Rh. unicornis et C. simum ; chez D. bicornis la partie la plus antérieure de ce contour dessine une pointe plus ou moins aigüe selon les individus. La surface articulaire est moins élargie chez D. bicornis, plus large en avant dans les trois espèces asiatiques, élargie en arrière pour C. simum ; chez D. sumatrensis la surface est échancrée sur son bord postérieur, la forme de l'échancre étant très variable. Une forte échancre existe aussi chez les deux Rhinoceros.

La face latérale de l'épiphysse proximale est irrégulièrement convexe, surtout chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus, et ne comporte pas de surface articulaire.

La face médiale de l'épiphysse proximale possède deux facettes articulaires répondant au Mt III. La plus antérieure est triangulaire ou trapézoïdale alors que la postérieure est arrondie mais d'importance très variable, en particulier chez D. sumatrensis ; dans cette espèce l'écartement des deux facettes est toujours faible. Chez C. simum la facette postérieure est longue et située plus distalement que l'antérieure.

La diaphyse porte dans la moitié supérieure de son bord médial une crête assez variable mais toujours forte chez les deux Rhinoceros. Sa section (fig. 26 A - E) est caractéristique : elle est arrondie chez D. bicornis et C. simum mais plus épaisse pour ce dernier ; c'est une ellipse à grand axe oblique et bord médial plus étroit chez Rh. unicornis et Rh. sondaicus ; pour D. sumatrensis la section de la diaphyse dessine un parallélogramme.

On trouve très peu de données bibliographiques concernant le Mt IV : G. Cuvier (1834, p. 71) note que celui de Rh. sondaicus est, comme d'ailleurs les autres métatarsiens, sensiblement plus court, plus large et plus plat que pour les autres espèces. K. Heissig (1972, p. 49) considère que la disposition de l'articulation proximale, avec sa facette articulaire large, peu allongée et bordée latéralement et en arrière par un tubercule en forme de lisière, est typique de ses Rhinocerotini.

Les dimensions des Mt IV sont données dans le tableau 33 ; elles sont mesurées de façon analogue à celles du Mc IV (fig. 17), sauf pour l'épiphysse proximale (fig. 26 F). Pour la nomenclature

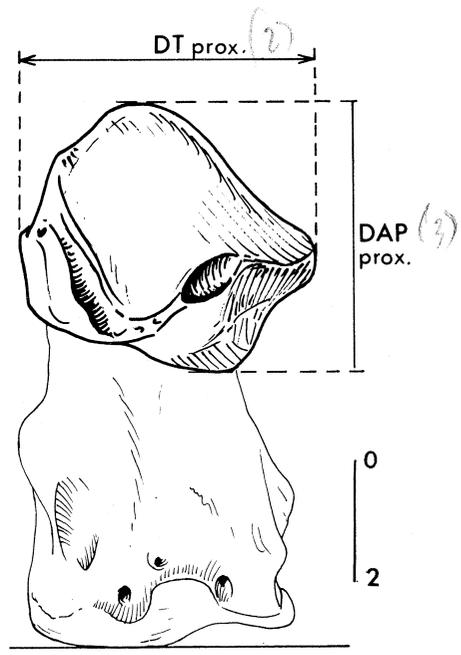
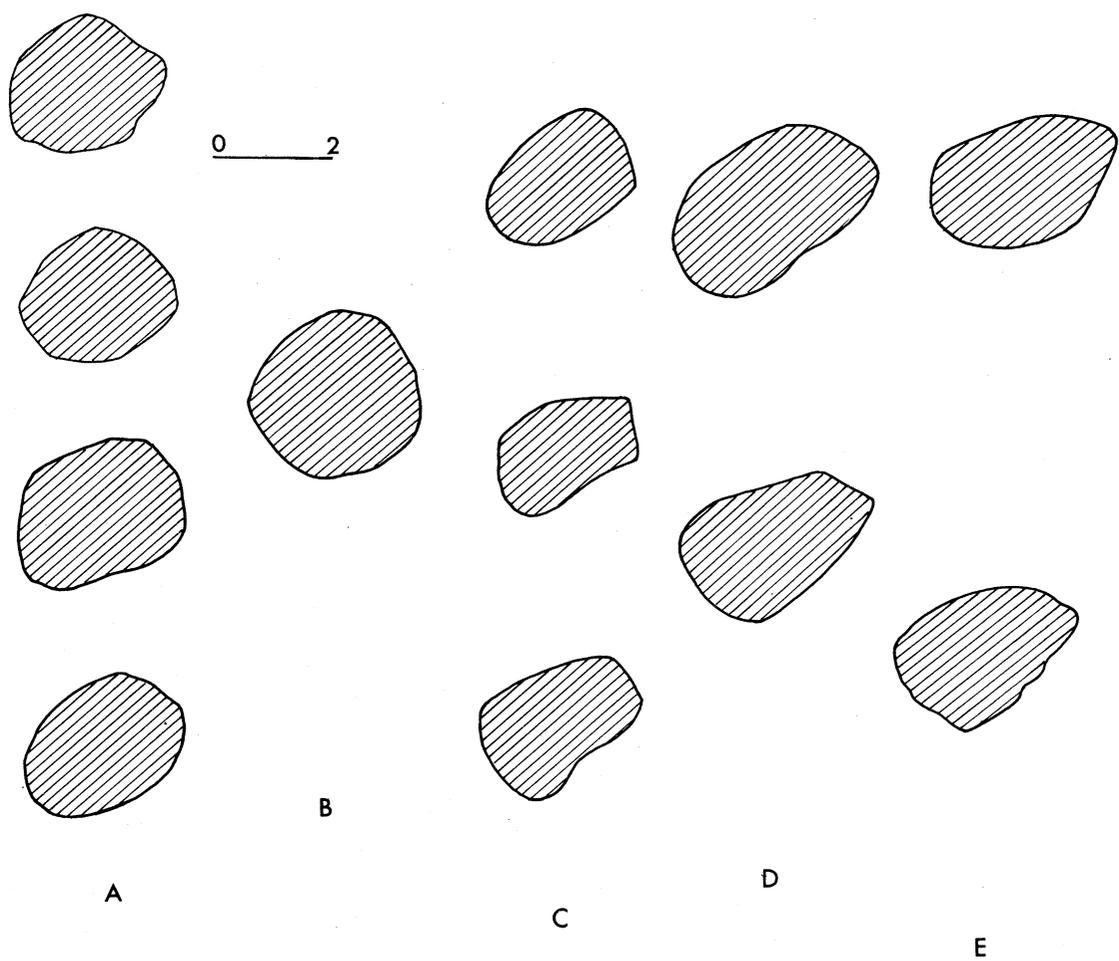


Fig. 26 – Le métatarse (suite) : le Mt IV.
 A-E : sections médianes comparées des diaphyses des Mt IV chez les rhinocéros actuels.

- A : *D. bicornis* (4 exemples)
- B : *C. simum*
- C : *D. sumatrensis* (3 exemples)
- D : *Rh. unicornis* (2 exemples)
- E : *Rh. sondaicus* (2 exemples)

F : Mt IV droit de *Rh. sondaicus* (n° 367, ML), vue de trois quart postéro-supérieure montrant le détail des mensurations de l'épiphyse proximale.

Nomenclature et définition des variables mesurées :
 Les dimensions du Mt IV sont prises comme celles du Mc IV (voir légende de la fig. 17) sauf pour :
 DT prox. : diamètre transversal de l'épiphyse proximale
 DAP prox. : diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse proximale

F

<i>Diceros bicornis</i>						<i>Ceratotherium simum</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	34	134,35	117 – 146	7,2598	5,4035	12	144,25	130 – 153	7,4483	5,1634
DT prox.	33	41,48	36 – 47	2,7570	6,6459	12	47,58	45 – 53	2,6357	5,5391
DAP prox.	34	41,19	34,5 – 46,5	3,0251	7,3442	12	43,75	40 – 47,5	2,5716	5,8781
DT dia.	34	26,91	21 – 34,5	2,5390	9,4345	12	29,08	27 – 35	2,2241	7,6476
DAP dia.	34	23,94	20 – 31	2,5428	10,6212	12	26,96	24 – 30	2,0389	7,5632
DT maxi dist.	34	34,84	30,5 – 44	2,7295	7,8348	12	40,75	36 – 49,5	3,2994	8,0968
DT artic. dist.	31	33,73	29 – 38,5	2,4455	7,2512	12	37,88	35,5 – 40,5	1,5392	4,0640
DAP dist.	29	36,19	32,5 – 40,5	2,3045	6,3679	12	40,83	38 – 46,5	2,4339	5,9607

<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>						<i>Rhinoceros unicornis</i>				
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	18	126,61	115 – 139	6,1585	4,8641	14	160,32	137,5 – 169,5	7,8534	4,8985
DT prox.	18	40,31	34,5 – 44	2,4978	6,1973	14	51,64	47,5 – 55,5	2,5975	5,0298
DAP prox.	17	37,03	32 – 40	2,3879	6,4487	13	44,94	41,5 – 53	3,3450	7,4429
DT dia.	18	25,31	20,5 – 28	1,7161	6,7818	14	35,11	32 – 39	2,4743	7,0479
DAP dia.	17	21,71	18 – 24,5	2,1069	9,7069	13	26,98	24 – 31	2,3328	8,6464
DT maxi dist.	18	35,19	32 – 40	2,1566	6,1278	14	47,45	40 – 55,5	3,6875	7,7719
DT artic. dist.	18	34,14	30 – 40	3,0039	8,7991	12	42,40	37 – 47	2,5660	6,0526
DAP dist.	16	37,25	31,5 – 42,5	3,4253	9,1956	11	41,82	40 – 44	1,2149	2,9053

<i>Rhinoceros sondaicus</i>					
	n	moy.	mini-maxi	écart-type	v
L	13	135,23	127,5 – 142	4,3713	3,2325
DT prox.	13	49,25	46 – 52	1,9737	4,0076
DAP prox.	13	44,12	39 – 48	2,4337	5,5167
DT dia.	13	35,38	30 – 48,5	4,7528	13,4320
DAP dia.	13	24,81	23 – 27	1,1280	4,5470
DT maxi dist.	13	43,73	40,5 – 47	1,8440	4,2168
DT artic. dist.	12	41,08	38,5 – 44	1,9049	4,6367
DAP dist.	13	36,90	34 – 39,5	1,6880	4,5740

Conservation du matériel étudié :

D. bicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 3 ; ML : 2 ;
Cambridge : 1 ; Nairobi : 12 ; Toulouse : 1 ; Poitiers :
1 ; Nantes : 1 ; Rennes : 1 ; Amsterdam : 2 ;
Leiden : 2 ; Tervueren : 2 ; Bruxelles : 1 .

C. simum : BMNH : 1 ; MNHN : 1 ; Nairobi : 1 ;
Powell Cotton Mus. : 7 ; Bruxelles : 1 ; Tervueren : 1.

D. sumatrensis : BMNH : 6 ; MNHN : 4 ; ML : 1 ;
Oxford : 1 ; Cambridge : 2 ; Bruxelles : 1 ; Leiden : 1.

Rh. unicornis : BMNH : 5 ; MNHN : 5 ; Marseille : 1 ;
Nairobi : 1 ; Bruxelles : 1 ; Cambridge : 1.

Rh. sondaicus : BMNH : 3 ; MNHN : 2 ; ML : 1 ;
Amsterdam : 2 ; Leiden : 2 ; Bruxelles : 3.

Tabl. 33 – Dimensions comparées des Mt IV.

et la définition des dimensions on se reportera aux légendes des fig. 17 et 26. Les coefficients de variation de toutes ces mensurations sont parfaitement normaux, exception faite du DAP de la diaphyse dans trois espèces et du DT de la diaphyse dans deux espèces.

Nous retiendrons donc comme caractères distinctifs des Mt IV :

- les dimensions et proportions générales,
- le contour et le développement transversal relatif de l'articulation proximale,
- l'allure et la disposition relative des facettes articulaires proximo-latérales,
- la section de la diaphyse.

L. Les rapports de segments de membres

La fig. 27 est un diagramme des longueurs moyennes des segments des membres pour chacune des 5 espèces actuelles. Elle montre que pour chaque espèce le diagramme est sensiblement différent. Le tableau 34 permet d'analyser ces différences. D'une manière générale les rapports des segments sont proches pour les deux espèces africaines. Le rapport du second au premier segment est plus fort pour D. bicornis et surtout pour C. simum en ce qui concerne le membre antérieur ; le métapode médian antérieur est plus long par rapport au radius et à l'humérus chez les deux espèces qui constituent les deux extrêmes pour la taille générale et cette curieuse constatation se retrouve dans les rapports du métapode médian postérieur avec le fémur et le tibia ; c'est chez C. simum que ce même Mt III est relativement le plus court ; le radius est plus long que le tibia chez D. bicornis, C. simum et Rh. sondaicus ; enfin les rapports sont très différents entre Rh. unicornis et Rh. sondaicus ce qui tend à montrer que ces rapports sont spécifiques mais pas du tout génériques.

	<u>Diceros</u> <u>bicornis</u>	<u>Ceratotherium</u> <u>simum</u>	<u>Dicerorhinus</u> <u>sumatrensis</u>	<u>Rhinoceros</u> <u>unicornis</u>	<u>Rhinoceros</u> <u>sondaicus</u>
100 x $\frac{\text{radius}}{\text{humérus}}$	90,817	92,404	83,344	85,047	81,460
100 x $\frac{\text{Mc III}}{\text{humérus}}$	43,089	44,151	45,269	45,368	42,615
100 x $\frac{\text{Mc III}}{\text{radius}}$	47,446	47,780	54,316	53,344	52,312
100 x $\frac{\text{tibia}}{\text{fémur}}$	75,425	73,648	73,786	73,486	72,743
100 x $\frac{\text{Mt III}}{\text{fémur}}$	34,434	33,153	34,456	34,771	34,036
100 x $\frac{\text{Mt III}}{\text{tibia}}$	45,654	45,016	48,053	47,317	46,790
100 x $\frac{\text{radius}}{\text{tibia}}$	108,332	103,306	97,737	96,274	102,822

Tableau 34 : rapports des segments de membres

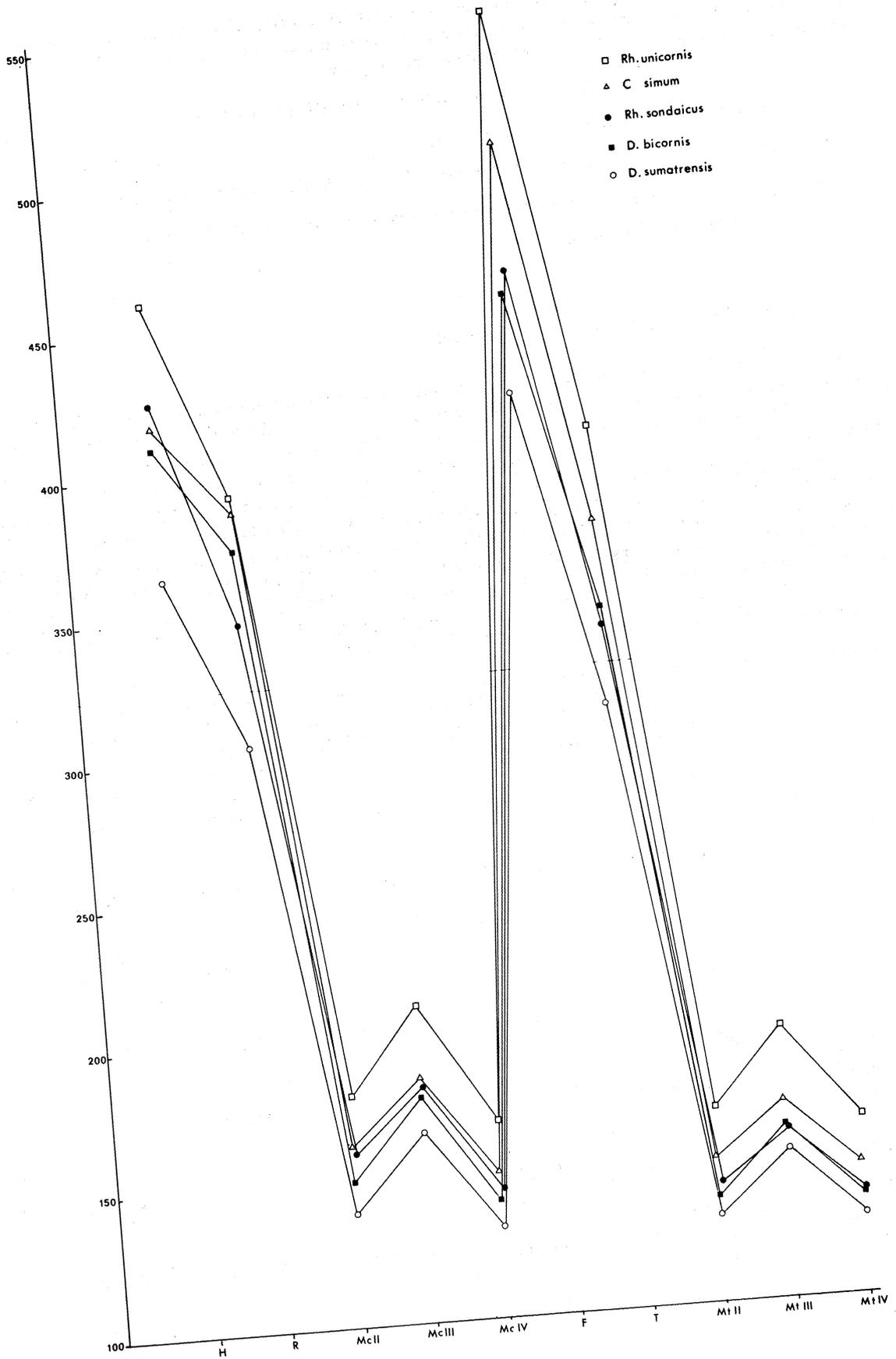


Fig. 27 - Diagramme des segments de membres chez les rhinocéros actuels.

5. REMARQUES COMPLEMENTAIRES SUR L'OSTEOLOGIE DES RHINOCEROS ACTUELS

L'intérêt de ces remarques tient dans leurs relations avec les problèmes posés par les rhinocéros fossiles. Elles portent sur les points suivants :

- les critères de l'état adulte des crânes, c'est-à-dire le stade à partir duquel un crâne subadulte ne diffère pas significativement, sur le plan biométrique, des crânes parfaitement adultes; la correspondance de ce stade avec le degré d'épiphysation des os longs et avec l'état du remplacement dentaire ;
- l'existence d'un dimorphisme sexuel sur les plans ostéologique et odontologique ;
- la nature et la fréquence des anomalies squelettiques.

A. Les critères de l'état adulte

L'idée de faire figurer dans un tableau de mesures un échantillon parfaitement homogène, c'est-à-dire d'exclure tous les individus dont la croissance n'est pas achevée, paraît une évidence. Cependant la quantité de matériel disponible n'est presque jamais suffisante et on est toujours tenté d'adjoindre aux exemplaires adultes tous les spécimens subadultes disponibles. Beaucoup d'auteurs ont donc succombé à cette tentation : même F. E. Zeuner (1934) dans sa tentative de mise au point d'une technique de mensuration des crânes. Il est amusant de constater que H. Loose (1975, p. 9 et 11) le lui reproche fort justement mais que lui-même en fait autant puisque dans son étude des crânes de D. sumatrensis il utilise les dimensions des crânes "cat. a" et "cat. b", du Musée de Leiden, pourtant plus jeunes que le crâne n° 1901-8-15-1 du British Museum qu'il rejette ! Il faut aussi rappeler, à la suite de M. Friant (1962), que la croissance d'un crâne de rhinocéros se prolonge longtemps au delà du moment où la maturité sexuelle est atteinte.

C. P. Groves (1967 a) a distingué lors de son étude des sous-espèces de D. sumatrensis et Rh. sondaicus 6 stades successifs de croissance des crânes de rhinocéros ; chacun de ces stades correspond à un moment bien précis du remplacement dentaire : le sixième et dernier, avec les M 3 complètement sorties et commençant à s'user, correspond à l'état adulte, alors que le cinquième (toutes les molaires de lait remplacées et M3 commençant à apparaître) et même la fin du quatrième (remplacement des D4 en cours, M2 commençant à s'user) correspondent à l'état subadulte. En 1972 le même auteur écrit que pour C. simum la taille définitive du crâne est atteinte lorsque les M3 sont en cours de sortie, sauf pour deux dimensions, la largeur aux arcades zygomatiques qui continue à croître chez les mâles, et la largeur des nasaux qui augmente encore dans les deux sexes.

J'ai comparé les dimensions de 10 crânes subadultes de D. bicornis, tous au stade de croissance n° 5, avec les M3 en cours de sortie (n° 1869-2-2-14-1520 a, 1884-8-1-1, 1948-1-28-4 et 1972-758 du BMNH, OM 2059, OM 2080, OM 2190 et OM 2734 du Musée de Nairobi, Ey 34 et Ey 36 du Musée de Lyon) avec un lot de 43 crânes adultes, toutes sous-espèces confondues ; j'ai utilisé pour cela la méthode du test *t* de Student. Les résultats sont présentés dans le tableau 35 et montrent que :

- 4 dimensions montrent une différence hautement significative (seuil de 99 %)
 - . la distance occipito-intermaxillaire
 - . la distance de l'arrière de M3 aux condyles
 - . la largeur aux processus sus-orbitaires
 - . la hauteur de la face occipitale

- 4 dimensions montrent une différence significative (seuil de 95 %)
 - . la distance échancrure nasale - orbite
 - . la largeur aux processus anté - orbitaires
 - . la hauteur du crâne au dessus de P2
 - . la hauteur du crâne au dessus de P4 - M1
- aucune des 18 autres dimensions ne montre de différence significative.

Notons aussi qu'aucun représentant de la sous-espèce D. bicornis bicornis ne figure dans l'échantillon subadulte alors que plusieurs sont compris dans le lot des adultes ; il y a donc nécessairement une légère tendance à l'exagération de la signification des différences.

J'ai comparé ensuite les dimensions de 6 crânes subadultes de D. sumatrensis en mélangeant cette fois les individus au stade de croissance 4 de C. P. Groves (n° 1879-3-11-1, 1921-2-8-3 et 1948-1-11-1 du BMNH, Ey 31 du Musée de Lyon) et les individus du stade 5 (n° 1901-8-15-1 et 1948-1-14-2 du BMNH) avec un lot de 20 crânes adultes. Les résultats sont donnés dans le tableau 36.

- Deux dimensions diffèrent de façon hautement significative :
 - . la largeur du chignon
 - . la largeur aux processus anté - orbitaires
- 5 dimensions diffèrent de façon significative :
 - . la distance occipito-intermaxillaire
 - . la distance échancrure nasale-orbite
 - . la distance nasal-orbite
 - . la largeur aux arcades zygomatiques
 - . la largeur au dessus du fond de l'échancrure nasale.

On retiendra finalement que trois dimensions montrent une différence significative entre adultes et subadultes pour les deux espèces à la fois :

- distance occipito-intermaxillaire
- distance échancrure nasale-orbite
- largeur aux processus-anté-orbitaires

La variabilité de 3 autres dimensions ne paraît sensible que lorsque des individus du stade 4 figurent dans le lot des subadultes :

- largeur aux arcades zygomatiques
- largeur sur le fond de l'échancrure nasale
- largeur du chignon

Enfin la variabilité de 4 dimensions peut être de signification variable selon l'espèce de rhinocéros considérée :

- distance arrière de M3 aux condyles
- distance nasal-orbite
- hauteur de la face occipitale
- hauteur du crâne au dessus de P2 et de P4-M1

Dimension	Sub-adultes			Adultes			t
	moyenne	n	variance	moyenne	n	variance	
1	536,80	5	403,700	569,273	22	494,0173	2,2930 ++
2	572,05	10	663,025	587,686	35	799,2953	1,5706
3	549,95	10	1425,025	572,264	36	1273,4212	1,7283
4	122,667	6	55,5656	122,4375	16	58,0625	0,0631
5	115,55	10	38,025	116,686	43	74,2978	0,3926
7	316,75	10	300,8472	325,372	43	488,9058	1,1504
8	357,40	10	326,4888	365,860	43	449,3134	1,1653
9	117,95	10	51,5250	126,50	42	117,7926	2,3616 +
13	262	6	352,0	290,154	39	345,1336	3,4517 ++
14	244,75	6	149,975	254,625	16	321,6166	1,2356
15	187,0	10	169,7777	186,186	43	379,4169	0,1252
16	224,45	10	108,9694	231,512	43	222,3034	1,4141
17	67,0	9	303,3750	69,779	43	199,1345	0,516
19	234,80	10	215,1222	252,75	42	386,942	2,7036 ++
20	241,55	10	200,3583	259,452	42	449,4488	2,5293 +
21	323,65	10	309,5583	329,139	43	287,5753	0,9158
22	141,15	10	31,725	143,606	38	87,6768	0,789
23	142,55	10	74,525	153,779	43	83,4202	3,5353 ++
25	185,11	9	88,3611	193,1515	33	159,3044	1,7749 +
26	183,75	8	88,50	194,83	36	200,4428	2,1039 +
27	184,0	9	160,9375	188,535	37	340,8701	0,6950
28	64,61	9	41,8611	63,594	37	51,3727	0,350
29	92,44	9	25,8402	88,872	39	87,6147	1,1019
30	94,6875	8	48,9955	94,1578	38	32,5014	0,2297
31	52,55	10	12,525	54,2261	42	35,60	0,8494
32	129,10	10	40,5444	133,7023	42	76,3299	1,5645

Tabl. 35 – Comparaison des crânes adultes et subadultes chez *D. bicornis*.

On peut donc considérer qu'un crâne d'individu subadulte au stade 5, c'est-à-dire dont les M3 ont percé mais n'ont pas encore pleinement atteint leur développement ne diffère pas d'un adulte de la même espèce pour les dimensions 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 15, 16, 17, 18, 21, 22, 27, 28, 29, 30, 31 et 32 ; il en diffère sensiblement pour les dimensions 1, 9 et 20 et peut éventuellement s'en distinguer par les dimensions 13, 14, 19, 23, 25 et 26.

Il y a en ce qui concerne le squelette post-crânien un décalage considérable entre le moment où les premiers os longs s'épiphyssent et celui où les derniers arrivent à ce stade ; dans un squelette d'âge subadulte certains os sont donc parfaitement adultes alors que d'autres ne le sont pas. Un nombre suffisant d'observations permet de dégager une règle générale mais qui n'est pas toujours suivie. Lorsque les molaires de lait sont toutes en service et que les M1 commencent à pointer (*Rh. sondaicus* n° A 1966 du MNHN, *D. bicornis* n° OM 2188 et OM 2195 du Musée de Nairobi) l'épiphyssation est en cours pour les phalanges et pour la partie distale des métapodes ; magnum, oncifforme et calcanéum ne sont pas épiphysés, ni aucun des os longs, mais on peut observer un début d'épiphyssation proximale du tibia. Lorsque les M2 entrent en service (*Rh. sondaicus* n° 1921-5-15-1 du BMNH, *C. simum* n° 901 b de Bruxelles) les phalanges, métapodes, magnum, oncifforme, calcanéum et tibia sont épiphysés. A la

Dimension	Sub-adultes			Adultes			t
	moyenne	n	variance	moyenne	n	variance	
1	501,0833	6	245,2416	522,7647	17	542,1911	2,1027 ⁺
2	519,1666	6	288,9666	539,8235	17	770,5294	1,6986
3	495,3333	6	893,4666	524,50	19	1220,8055	1,8369
4	144,8333	6	51,3666	155,1315	19	0136,0511	2,0275
5	94,70	5	59,95	104,1052	19	110,5160	1,8589
6	224,0	3	84,0	226,8260	20	344,6125	0,2551
7	263,0	2	8	260,50	13	353,5833	0,1820
8	278,1666	6	221,3666	288,3250	20	360,7440	1,1982
9	102,4166	6	31,4416	113,6250	20	91,7335	2,7061 ⁺
13	200	1	0	224,3076	13	413,5224	1,1518
14	242,6666	6	150,2666	263,8421	19	375,1125	2,5035 ⁺
15	113,8333	6	97,7666	130,5526	19	119,0526	3,3376 ⁺⁺
16	182,5833	6	88,2416	194,2368	19	319,5380	1,5165
17	58,75	4	273,5833	66,8529	17	200,3676	1,0015
18	138,0	2	32	147,3750	20	244,2325	0,8270
19	142,25	2	1,125	164,7812	16	260,4989	1,9220
20	173,25	6	95,7750	192,0750	20	226,1651	2,8668 ⁺⁺
21	266,200	5	111,70	283,7368	19	231,1491	2,4109 ⁺
22	104,3333	6	21,6660	111,7250	20	56,7230	2,2589 ⁺
23	118,1666	6	42,4666	123,0526	19	52,3026	1,4731
25	148,375	4	63,5625	153,9705	17	137,6397	0,8972
26	152,75	4	112,9166	155,6388	18	140,2884	0,4478
27	155,0	3	76,0	164,4687	16	205,8489	1,0901
28	60,25	4	9,0833	60,4736	19	16,4576	0,1035
29	152,75	4	112,9166	155,6388	18	140,2884	0,4478
30	81	1	0	80,1562	16	57,1572	0,1082
31	41,8333	6	21,556	42,0277	18	22,3668	0,0875
32	100,0833	6	29,6416	103,4166	18	76,0073	0,8738

Tabl. 36 – Comparaison des crânes adultes et subadultes chez *D. sumatrensis*.

mise en service successive des prémolaires (*D. bicornis* n° 2944 d'Amsterdam, OM 2189 de Nairobi et Ey 34 de Lyon, *D. sumatrensis* n° cat. b de Leiden) correspond l'épiphysation de l'humérus et du fémur, puis du cubitus et du radius. Enfin lorsque les M3 commencent à sortir (*D. bicornis* n° OM 2190 et OM 2734 de Nairobi) tous les os sont épiphysés.

B. Le dimorphisme sexuel

Le problème de l'existence d'un dimorphisme sexuel au niveau du squelette chez les rhinocéros a intéressé un petit nombre d'auteurs qui arrivent à des résultats contradictoires : pour E. Thenius (1955) ce dimorphisme est très net en ce qui concerne la morphologie crânienne et les implications paléontologiques sont très importantes ; pour H. Loose (1975, p. 26-27) il n'y a pas de différence entre les sexes et en rechercher une ne saurait aboutir à autre chose qu'une perte de temps. Cette

dernière affirmation, posée sans aucune espèce de preuve et en des termes aussi nets, est d'une gratuité provocatrice : l'habitus des rhinocéros actuels laisse logiquement présumer de quelques différences sur le plan ostéologique. Par exemple, l'absence de corne chez la femelle de Rh. sondaicus et inversement l'utilisation par la femelle de C. simum de sa longue corne antérieure pour guider son jeune tendraient plutôt à prouver qu'un dimorphisme doit exister mais qu'il diffère selon les espèces. La solution du problème se heurte d'emblée à une difficulté majeure : très peu de spécimens conservés en collection portent une indication de sexe. J'ai cependant pu en mesurer un certain nombre, insuffisant pour l'utilisation systématique du test t de Student mais permettant néanmoins des comparaisons de moyennes. J'ai ainsi obtenu les résultats suivants :

- pour D. bicornis (tableau 37) j'ai disposé de 7 mâles et 5 femelles. En ce qui concerne le crâne, les dimensions sont toujours supérieures chez les mâles ; il en est de même pour la mandibule sauf pour ses diamètres transversaux et la longueur de la symphyse. La comparaison des longueurs des principaux os montre une supériorité de taille constante chez les mâles ; celle-ci doit cependant être pondérée du fait de la présence dans le lot des mâles d'au moins un exemplaire de la sous-espèce géante D. bicornis bicornis (longueur des principaux os) alors que le lot des femelles ne comprend pas de représentant de cette sous-espèce. Nous retiendrons donc pour D. bicornis une assez nette supériorité de taille des mâles.
- pour C. simum, C. P. Groves (1971) écrit que les femelles se distinguent par des cornes plus longues et plus minces et que cette différence a un retentissement au niveau des os nasaux. Je n'ai pas pu disposer d'un nombre suffisant de crânes et de mandibules enregistrés avec indication du sexe. Par contre, pour le squelette post-crânien, j'ai pu mesurer un maximum de 5 mâles et 5 femelles. Le tableau 37 montre une assez nette supériorité de stature chez les mâles.
- chez D. sumatrensis j'ai pu comparer 7 crânes et mandibules mâles avec 5 femelles, et les squelettes post-crâniens de 6 mâles et 5 femelles. Le tableau 38 montre que les moyennes des dimensions des deux sexes sont très proches pour le crâne et la mandibule, l'un ou l'autre sexe prenant l'avantage selon la dimension considérée. Le plus grand des squelettes post-crâniens que j'ai pu mesurer est celui d'une femelle, c'est le type de la "grande race de Sumatra" de G. Cuvier. Rappelons aussi la remarque faite par F. Toula et reprise par E. Thenius (1955) selon laquelle certains vieux mâles montreraient une tendance à l'ossification de leur cloison nasale.
- pour Rh. unicornis il y aurait selon P. Gee cité par A. Hoogerwerf (1970, p. 74) une grande différence de taille, les femelles étant beaucoup plus petites que les mâles. Le tableau 38 montre qu'en fait la supériorité de taille des mâles, dans la mesure où elle existe, est très faible.
- chez Rh. sondaicus il y aurait selon A. Hoogerwerf (1970) une nette supériorité de taille pour les femelles. Je n'ai pas disposé d'un nombre suffisant de squelettes post-crâniens mais la comparaison d'un lot de 6 crânes et mandibules mâles et d'un lot de 3 crânes et mandibules femelles (tableau 37) montre qu'il y a toutes chances pour que cette affirmation se révèle parfaitement exacte.

Il existe donc un dimorphisme sexuel net chez plusieurs espèces de rhinocéros actuels ; il se traduit essentiellement par une différence de taille au profit des mâles chez D. bicornis et C. simum, et au profit des femelles chez Rh. sondaicus ; cette différence devient à peine sensible chez Rh. unicornis et n'est plus détectable chez D. sumatrensis où cependant la morphologie crânienne diffère qualitativement et par ses proportions.

D. bicornis

crâne	n	mâles	n	femelles	mandibule	n	mâles	n	femelles
2	5	581,6	4	569,38	1	6	456,33	3	444,5
5	7	118,5	5	117,5	2	6	358,5	3	363,33
8	7	378,86	5	358,4	4	6	86,83	3	85,5
9	7	132,86	5	121,3	7	6	89,41	3	88,83
15	7	194,21	5	189	9	6	51,5	3	53
16	7	235,64	5	229,6	10	6	53	3	54
21	7	330,14	5	325,8	11	6	108,75	3	111,16
23	7	153,5	5	149,7	12	6	224,75	3	219,33
32	6	131,83	5	130,1					

	n	mâles	n	femelles
humérus	7	420,43	4	395,5
radius	7	384,64	4	360,88
Mc II	7	153,21	5	146,8
Mc III	7	179,57	5	172,8
McIV	7	142,64	5	138,5
fémur	6	466,58	3	458,43
tibia	7	354,64	3	338,75
Mt II	6	141,25	5	133,1
Mt III	7	160,43	5	154,9
Mt IV	6	138,42	5	132,6

Rh. sondaicus

crâne	n	mâles	n	femelles	mandibule	n	mâles	n	femelles
2	5	615,6	3	633,67	1	6	493,25	3	499
5	6	116	3	116,83	2	6	387,17	3	394
8	6	312,75	3	326,33	4	6	68	3	65,67
9	6	113,17	3	110	7	6	74,58	3	78,33
15	6	187,33	3	165,33	9	6	41,58	3	43,17
16	6	287,83	3	283,67	10	6	47,17	3	49
21	6	344,83	3	351,83	11	6	124,83	3	119,67
23	5	175,5	3	182,67	12	6	229,33	3	236,17
32	5	136,4	3	122,33					

Ceratotherium simum

	n	mâles	n	femelles
humérus	5	426,8	4	397
radius	5	393,4	5	369,13
Mc II	5	166,2	5	157,5
Mc III	5	189,3	5	179
Mc IV	5	154,8	5	145,8
fémur	5	517,4	4	483,75
tibia	5	380,8	4	355,5
Mt II	5	152,5	5	144,2
Mt III	5	172,8	5	162
Mt IV	5	148,5	5	137,4

Tabl. 37 – Comparaison de quelques dimensions des mâles et femelles de *D. bicornis* (crânes, mandibules, os longs), *C. simum* (os longs) et *Rh. sondaicus* (crânes et mandibules).

D. sumatrensis

crâne	n	mâles	n	femelles	mandibule	n	mâles	n	femelles
2	6	549,17	5	549,6	1	7	442,71	5	438,4
5	6	109	5	107,8	2	7	345,93	5	340,5
8	7	299	5	295	4	7	65,57	5	63
9	7	117,5	5	115,5	7	7	69,71	5	66,1
15	6	137,42	5	134,6	9	7	36,79	5	36,8
16	6	206	5	200,9	10	7	40,36	5	42,8
21	6	292,17	5	287,9	11	7	110,07	5	108,8
23	6	123,67	5	124,8	12	7	192	5	194,8
32	6	104,67	5	105,7					

	n	mâles	n	femelles
humérus	6	364,33	5	362,8
radius	6	306,33	5	303,6
Mc II	6	138,83	6	137,5
Mc III	6	164	6	164,67
Mc IV	6	129,83	6	131,42
fémur	6	417,5	4	419,5
tibia	6	312,67	5	307,7
Mt II	6	129,08	6	126,33
Mt III	6	148,58	6	148,92
Mt IV	6	124	6	126,83

Rhinoceros unicornis

crâne	n	mâles	n	femelles	mandibule	n	mâles	n	femelles
2	3	669	5	672,1	1	4	559,75	4	558,25
5	3	119,5	5	108,1	2	4	429,5	4	437,75
8	3	365,67	5	354,4	4	4	87,88	4	85,13
9	3	115	5	110,8	7	4	89,25	4	94,5
15	3	187,67	5	170,4	9	4	51,63	4	49,75
16	3	301,33	5	278,4	10	4	55,38	4	55,75
21	3	389,83	5	367,3	11	4	157,5	4	150,88
23	3	206	5	189,1	12	4	296,25	4	298,25
32	3	136	4	136,5					

	n	mâles	n	femelles
humérus	5	464,6	3	478
radius	5	400,4	3	392,33
Mc II	5	181,2	3	180,33
Mc III	5	210,5	3	210,5
Mc IV	5	166	3	165,67
fémur	5	569,4	3	557,67
tibia	5	417	3	401
Mt II	5	167,4	3	167,66
Mt III	5	194,7	3	191,58
Mt IV	5	161,5	3	159,67

Tabl. 38 – Comparaison de quelques dimensions des crânes, des mandibules et du squelette post-crânien chez les mâles et les femelles de *D. sumatrensis* et *Rh. unicornis*.

C. Les anomalies squelettiques

Nous avons vu à propos de l'étude de la denture que les anomalies dentaires sont relativement fréquentes chez les rhinocéros actuels. Il existe aussi, mais beaucoup plus rarement, des anomalies squelettiques. Ce sont le plus souvent des exostoses, en général localisées aux métapodes et aux phalanges et pouvant être très importantes comme chez les D. bicornis n° 5738 - cat. F de Leiden (Mt IV), n° OM 2743 de Nairobi (Mt IV gauche) ou n° 31727 de Tervueren (tous les métapodes) ; dans un cas (Mt III droit du D. bicornis du Musée de Nantes) les exostoses s'accompagnent d'une grave insuffisance du développement en longueur qui devait entraîner une forte claudication de l'animal. J'ai noté de même la présence de nombreuses exostoses sur les diaphyses de plusieurs métapodes du C. simum n° 110 du Powell Cotton Museum à Birchington. J'ai enfin relevé l'existence d'un très net cas de fracture au péroné gauche du D. bicornis n° 1874-11-2-2 (1365 k) du British Museum.

Plusieurs auteurs (Groves, 1967 ; Loose, 1975) ont insisté sur le fait que tout rhinocéros ayant longtemps vécu dans un parc zoologique doit être éliminé des séries de références. S'il est exact que la vie en captivité peut modifier l'allure d'une corne ou, du fait d'un régime alimentaire inadapté, influencer sur le degré d'usure des dents, je ne vois pas en quoi elle pourrait influencer sur la taille et les proportions des os du squelette en dehors du cas bien improbable où elle permettrait de conserver en vie un monstre que la sélection naturelle aurait éliminé dans son jeune âge à l'état sauvage. En fait j'ai pu étudier de nombreux individus ayant vécu en captivité et n'ai jamais constaté de particularité ostéologique d'aucune sorte, à l'exception de certains os du squelette de D. bicornis n° 31727 du Musée de Tervueren dont les fémurs sont aberrants et qui paraît avoir souffert d'une forme de rachitisme aigu.

6. CONCLUSION A L'ETUDE DESCRIPTIVE ; EXEMPLE D'ETABLISSEMENT DE DIAGNOSES SPECIFIQUES HOMOLOGUES DE CELLES QUI SERONT ETABLIES POUR LES ESPECES FOSSILES

Chacune des cinq espèces actuelles est tout à fait distincte des autres sur les plans crâniologique, ostéologique et odontologique. Il est donc parfaitement possible d'en résumer les caractéristiques dans une diagnose ; des diagnoses de ce type seront données pour les espèces fossiles dont nous aurons à traiter. Notons que les diagnoses originales des espèces actuelles sont, lorsqu'elles existent, parfaitement inutilisables, ce qui est tout à fait normal étant donné l'époque à laquelle ces espèces ont été décrites.

A. Diceros bicornis

Rhinocéros bicorne de taille moyenne à très grande.

Crâne à massif facial bref et intermaxillaires réduits, aux nasaux courts, épais et fortement convexes ; pas de processus post orbitaires ; angle entre face supérieure et face occipitale du crâne faiblement aigu ; pseudo-méat auditif externe ouvert vers le bas.

Mandibule à symphyse courte ; branche horizontale à bord inférieur très courbe ; branche montante à bord antérieur oblique vers l'arrière et le haut.

Pas de denture antérieure fonctionnelle.

Jugales supérieures : D² à pli du paracône absent ou très faible et mésostyle fréquent mais toujours très faible ; cingulum interne bien marqué. D³ et D⁴ avec fort pli du paracône, mésostyle faible, métastyle divergent vers l'arrière et l'extérieur ; crista présente ou absente, crochet en général

présent ; cingulum interne bien marqué ; étranglement du protocône exceptionnel. M¹ et M² avec pli du paracône moyen et faible dépression de l'ectolophe au niveau du métacône ; crista en général absente, crochet presque toujours présent, médifossette exceptionnellement fermée ; cingulum interne présent mais discontinu aux M¹, discontinu ou absent aux M² ; étranglement du protocône assez fréquent. M³ à muraille externe régulièrement convexe munie d'un pli du paracône épais et peu saillant ; crista presque toujours absente, crochet toujours présent ; cingulum interne discontinu ou absent ; étranglement du protocône fréquent. P² à muraille externe à profil régulier de convexité moyenne et à pli du paracône très faible ou nul ; crista présente ou plus souvent absente, crochet presque toujours présent, médifossette souvent fermée ; cingulum interne bien marqué, étranglement du protocône exceptionnel. P³ et P⁴ avec pli du paracône plus ou moins saillant mais toujours très net ; en arrière de ce pli le profil de l'ectolophe est relativement plat ; crista présente ou absente, plus souvent présente aux P⁴ ; crochet presque toujours présent, souvent double ou bifide ; médifossette fermée fréquente, surtout aux P⁴ ; cingulum interne bien marqué ; étranglement du protocône exceptionnel aux P³ et assez rare aux P⁴.

Jugales inférieures avec vallées internes en V présentant une nette différence de niveau, surtout pour les prémolaires ; synclinal externe large et peu profond.

Squelette des membres caractéristique, avec notamment humérus à coulisse bicipitale symétrique, radius à diaphyse gracile et articulation proximale très dissymétrique, cubitus s'articulant avec le semi-lunaire, fémur à tête dépourvue d'encoche pour la fossette ligamenteuse, tibia muni d'une tubérosité proximo-antérieure débordant vers l'extérieur la tubérosité latérale ; les dimensions et proportions des métapodes et la section médiane de leur diaphyse sont typiques de l'espèce.

B. Ceratotherium simum *

Rhinocéros bicolore de taille grande à très grande.

Crâne très volumineux malgré son massif facial et ses intermaxillaires relativement courts ; angle entre face supérieure et face occipitale très aigu, la grande crête occipitale très échancrée en son milieu est très étendue en direction caudale, surplombant fortement vers l'arrière la face occipitale ; os nasaux courts et très épais ; pas de processus post-orbitaire ; pseudo-méat auditif externe ouvert vers le bas.

Mandibule à symphyse courte ; branche horizontale massive à bord inférieur très courbe ; branche montante à bord antérieur oblique vers l'arrière et le haut.

Pas de denture antérieure fonctionnelle ; jugales très hypsodontes recouvertes d'une très épaisse couche de ciment.

Jugales supérieures avec protolophe et métalophe très obliques sur l'ectolophe ; il y a une crista dans presque tous les cas et le crochet est toujours présent ; médifossette fermée très fréquente ; cingulum interne en principe absent ; étranglement du protocône rare, mais en général difficilement observable du fait de l'épaisseur du ciment. D², D³ et D⁴ avec profil de la muraille externe régulièrement ondulé au niveau des trois plis du paracône, du mésostyle et du métacône. Molaires avec pli du paracône faible ou nul et mésostyle épais ; prémolaires parfaitement molariformes surtout P³ et P⁴ qui présentent leur convexité maximale au mésostyle.

Jugales inférieures avec vallées internes en V étroit ; ces vallées sont souvent fermées aux prémolaires. Le synclinal externe est large et peu profond ; les figures d'usure donnent un croissant antérieur carré.

Squelette des membres caractérisé par sa massivité : tous les os rappellent par leur forme générale ceux de D. bicornis mais s'en distinguent par leurs dimensions et proportions.

* Une excellente diagnose de cette espèce a été publiée par C. P. Groves en 1972, mais elle est à caractère beaucoup plus zoologique et laisse donc moins de place au squelette et aux dents.

C. Dicerorhinus sumatrensis

Rhinocéros bicorne de taille petite à moyenne.

Crâne relativement étroit et allongé ; massif facial long, en particulier au niveau des os nasaux et intermaxillaires ; l'angle entre les faces supérieure et occipitale du crâne est à peu près droit ; processus post-orbitaires bien marqués ; pseudo-méat auditif externe ouvert vers le bas.

Mandibule à symphyse longue ; branche horizontale mince à bord inférieur droit ; branche montante à bord antérieur sub-vertical.

Denture antérieure bien développée.

Jugales supérieures brachyodontes avec fort pli du paracône et crista généralement absente ; D¹ possède souvent une médifossette fermée ; D², D³ et D⁴ dépourvues de cingulum interne ; D³ et D⁴ avec faible étranglement du protocône, fort pli du paracône, en général seulement crochet ; molaires avec étranglement du protocône assez net, crochet bien marqué, crista absente sauf parfois aux M¹ ; pas de médifossette fermée sauf parfois aux M¹ ; le cingulum interne peut exister ou non aux M¹ et M², il est absent aux M³ ; l'ectolophe des M² possède un petit mésostyle. P² avec faible métastyle, crista absente, crochet souvent absent ; P³ et P⁴ ont un profil de muraille externe en W du fait de la puissance des plis du paracône et du métacône ; la crista est souvent absente, le crochet en général présent ; pour l'ensemble des trois prémolaires le cingulum interne est assez souvent absent, l'étranglement du protocône est rare, et lorsque ces dents sont vierges l'hypocône est isolé par échancrure du métalophe.

Jugales inférieures présentant des vallées internes en V aux P et en V large ou en U aux M ; la différence de niveau entre vallée antérieure et vallée postérieure est nette ; le synclinal externe est large et peu profond.

Le squelette des membres se caractérise par sa gracilité, et par l'allongement relatif des métapodes par rapport aux os longs ; bien d'autres éléments du squelette sont également caractéristiques, comme par exemple l'existence d'articulations cubitus-semi-lunaire, Mc IV-Mc V, les formes, les dimensions et proportions de chaque os, etc. . .

D. Rhinoceros unicornis

Rhinoceros unicolore de très grande taille.

Crâne à toit profondément ensellé entre l'insertion de la corne et la grande crête occipitale ; angle face supérieure/face occipitale légèrement obtus ; intermaxillaires longs ; pseudo-méat auditif externe fermé vers le bas ; processus post-orbitaires marqués. Mandibule à symphyse longue ; branche horizontale à bord inférieur droit ; branche montante à bord antérieur oblique vers l'avant et le haut.

Denture antérieure bien développée.

Jugales supérieures hypsodontes avec étranglement du protocône en général présent, crochet toujours existant et assez souvent double, crista en général présente ; médifossette fermée fréquente aux P et aux M¹ ; pas de cingulum interne ; M avec ectolophe muni des deux larges plis du paracône et du métacône ; P² avec muraille externe dotée d'un fort pli médian oblique ; P³ et P⁴ ont un ectolophe largement ondulé.

Jugales inférieures avec vallées en V et faible différence de niveau entre vallée antérieure et vallée postérieure ; synclinal externe resserré.

Squelette post-crânien puissant, très longs métapodes à section de diaphyse elliptique. Tous les os sont caractéristiques, avec par exemple l'absence d'articulation cubitus-semi-lunaire, l'articulation Mc II-trapèze, le fémur à tête munie d'une encoche pour la fossette ligamenteuse et à trochlée distale très dissymétrique, etc. . .

E. Rhinoceros sondaicus

Rhinoceros unicolore de taille moyenne à grande.

Crâne à face supérieure très ensellée et faisant avec la face occipitale un angle légèrement obtus ; pseudo-méat auditif externe fermé vers le bas ; pas de processus post-orbitaire bien net ; inter-maxillaires longs.

Mandibule à symphyse longue ; branche horizontale basse à bord inférieur droit ; branche montante à bord antérieur oblique vers l'avant et le haut.

Denture antérieure puissante.

Jugales supérieures plutôt brachyodontes ; D munies de crochet et assez souvent de crista, dépourvues d'étranglement du protocône ; M avec crochet toujours présent, sans crista, avec ectolophe débutant par un angle antéro-externe bilobé suivi d'un profil plat ; pas d'étranglement du protocône ; cingulum interne rare aux M¹, absent aux M² et M³. Prémolaires dépourvues d'étranglement du protocône et à cingulum interne fréquent mais toujours faible ; P¹ a ectolophe lisse ; P² avec crochet très fréquent, crista rare, profil de la muraille externe marqué par un fort pli du paracône et un faible pli du métacône. P³ et P⁴ ont un ectolophe à très fort pli du paracône et faible pli du métacône, d'où un profil en W asymétrique ; crista assez rare, crochet presque toujours présent, médifossette fermée exceptionnelle.

Jugales inférieures avec vallées internes en V pour les P, en V large ou en U pour les M ; la différence de niveau entre vallée antérieure et vallée postérieure est faible ; synclinal externe resserré.

Le squelette post-crânien est proche de celui de Rh. unicornis mais s'en distingue par la taille, les proportions et de nombreux critères qualitatifs, comme par exemple la section large et plate des métapodes médians.

Pour toutes les dimensions crâniologiques, odontologiques et ostéologiques, cette espèce fait montre de coefficients de variation extraordinairement bas.

III

MODALITES DE L'EVOLUTION AU NIVEAU DES ESPECES ACTUELLES

Nous avons vu que chacune des cinq espèces actuelles de rhinocéros occupe ou occupait encore récemment une vaste aire de distribution à l'intérieur de laquelle se sont différenciées -sauf peut être pour Rh. unicornis- plusieurs sous espèces parfaitement distinctes. D'autre part chacune de ces espèces existe depuis longtemps, et une différenciation subs spécifique encore mal définie s'est également produite dans le temps. Les modalités de cette double évolution spatio-temporelle peuvent être recherchées pour chaque espèce dès lors qu'on dispose d'un matériel crânien, odontologique et ostéologique suffisant, en utilisant les règles de l'anatomie comparée et parfois les successions de fossiles.

1. L'EVOLUTION DANS LE TEMPS

Cette étude fait appel à des résultats très récents obtenus grâce à des campagnes de fouilles menées en Asie du Sud Est et surtout en Afrique orientale au cours des dernières années et dont la plupart sont encore en cours.

D. bicornis est connu depuis près de 4 millions d'années en Afrique australe et orientale (Hooijer, 1972 et 1973) : Olduvai, East Rudolf, Kapthurin formation, lac Baringo, Omo et Afar. Des datations absolues à partir de cinérites encadrant les couches fossilifères ont été faites en particulier à l'Omo où elles ont permis de dater la formation de Mursi d'environ 4 Ma (Hooijer, 1973). Parmi le matériel recueilli figurent surtout des dents qui sont en général un peu plus grandes et un peu plus brachyodontes que les actuelles (Hooijer, 1969) ; il existe aussi quelques restes osseux et de très rares crânes. L'un de ces crânes, découvert par le groupe américain de l'expédition de l'Omo (n° L 28-1), a été décrit par D. A. Hooijer (1973 et 1975). Provenant du "member D" de la formation de Shungura et datant donc d'un peu plus de 2 millions d'années il est en tout point identique aux crânes de D. bicornis actuels (Hooijer, 1973 et 1975). Remarquons cependant que les positions relatives par rapport à la rangée dentaire, du fond de l'échancrure nasale et du bord antérieur de l'orbite, ne sont pas celles qui sont les plus fréquentes parmi les spécimens actuels de cette espèce. Un autre crâne a été recueilli à l'East Rudolf (formation de Koobi Fora) et a été bien décrit par J. M. Harris (1976) puis par D. A. Hooijer (1973)*. Vieux d'environ 2,6 millions d'années, c'est un individu subadulte représenté par un crâne et une mandibule. Selon J. M. Harris le crâne est aussi long mais moins large que les actuels : ses forams sont plus petits, le foramen infraorbitaire se situe plus haut au dessus du bord alvéolaire ; l'arcade zygomatique est moins massive ; la région orbitaire est moins concave dans sa partie dorsale et moins convexe en dessous ; la partie la plus large de la face occipitale se situe, contrairement aux représentants actuels de l'espèce, au niveau des processus latéraux du paramastoïde ; la région occipitale est plus haute, plus carrée et plus étroite. La mandibule a une branche horizontale plus profonde et plus forte, et une symphyse plus large. Pour J. M. Harris c'est de la sous-espèce actuelle D. bicornis brucii que le crâne de Koobi Fora se rapproche le plus, sans cependant qu'on puisse vraiment le rattacher à aucune des sous-espèces existantes.

Grâce à l'obligeance de J. M. Harris et de R. Leakey, j'ai pu étudier ce crâne, n° KNM ER 636, au Musée de Nairobi ; j'en ai comparé les dimensions (tabl. 39) à celles de 53 crânes actuels adultes et sub-adultes, puis à celles de 10 crânes actuels sub-adultes. La 1^o colonne du tableau 39 A montre que par rapport aux adultes et subadultes confondus le test t ne se révèle significatif que pour deux dimensions (13 : distance de l'arrière de M³ au condyle ; 27 : hauteur du crâne au dessus de M³) et hautement significatif dans un cas seulement (7 : distance du chignon au processus sus-orbitaire). La deuxième colonne ne montre de différence significative que pour une seule dimension (hauteur du crâne au dessus de M³) et aucune différence hautement significative.

En ce qui concerne les caractères qualitatifs du crâne je suis entièrement d'accord avec J. M. Harris. J'ajouterai que si les positions relatives du bord antérieur de l'orbite et du fond de l'échancrure post-palatine correspondent à la majorité des crânes actuels, les positions relatives du fond de l'échancrure nasale (tiers antérieur de P³) et du foramen anté-orbitaire (tiers antérieur de P⁴) sont plus postérieures.

Le tableau 39 B montre que les dents supérieures (M³ exclues car non mesurables) de Koobi Fora sont plus grandes que les actuelles : la différence est hautement significative pour la longueur des P³ et significative pour les longueurs des P⁴, M¹ et M² ; les autres dimensions sont toujours supérieures mais sans signification statistique particulière.

Le tableau 39 C compare 3 M³ d'usure nulle ou moyenne et provenant de l'Omo ("members" G inférieur et F inférieur de la formation de Shungura, soit 1,8 à 2 millions d'années) avec des M³ actuelles : les dimensions ne sont jamais significativement différentes.

L'hypsodontie chez D. bicornis fossile, calculée pour 4 dents supérieures de l'East Rudolf et une de l'Omo, se traduit par les indices suivants :

p ²	:	126,32
p ³	:	135,71
p ⁴	:	133,64
M ²	:	112,98
M ³	:	100

* Le décalage des publications est dû à la différence des vitesses de parution.

		t Actuels, adultes et sub- adultes	t Actuels, sub- adultes
2	561	0,8134	0,4091
3	537	0,8152	0,3270
5	107	1,1208	1,3220
7	308	3,1832++	0,4809
8	332	1,6912	1,3403
9	119,5	0,4954	0,2058
13	236	2,399 +	1,2830
15	167,5	1,0183	1,4269
16	217,5	0,8747	0,6347
17	75,5	0,4326	0,4629
19	223	1,3023	0,7670
20	228	1,3116	0,9127
21	307	1,2265	0,9022
22	128,5	1,6556	2,1413
23	140	1,1554	0,2816
25	190,5	0,0742	0,5439
26	176	1,1870	0,7767
27	147,5	2,2797+	2,7295+
28	55	1,2465	1,4092
29	92	0,2768	0,0821
30	91,5	0,4639	0,4293
31	47,5	1,1342	1,3605
32	116	1,9548	1,9615

A : crâne de l'East Rudolf.

Tabl. 39 – Comparaison des *D. bicornis* fossiles avec les *D. bicornis* actuels.

			t
P ¹	L	24,5	1,2463
	I	25	1,5651
P ²	L	39	1,6940
	I	41,5	0,9432
P ³	L	49,5	3,1815++
	I	55,5	0,9955
P ⁴	L	54,5	2,5533+
	I	63,5	1,3824
M ¹	L	65	2,1396+
	I	63	0,8182
M ²	L	65,5	2,0092+
	I	64,5	1,3783

B : rangée dentaire supérieure de l'East Rudolf.

	n	moy.	variance	t
L. abs.	3	57,667	4,3333	1,1455
L anat.	3	48,667	8,3333	1,8523
I	3	56,333	10,3333	0,6963

C : trois M3 de l'Omo.

La comparaison avec les indices actuels (cf. p. 66) montre que *D. bicornis* pléistocène est un peu plus brachyodonte.

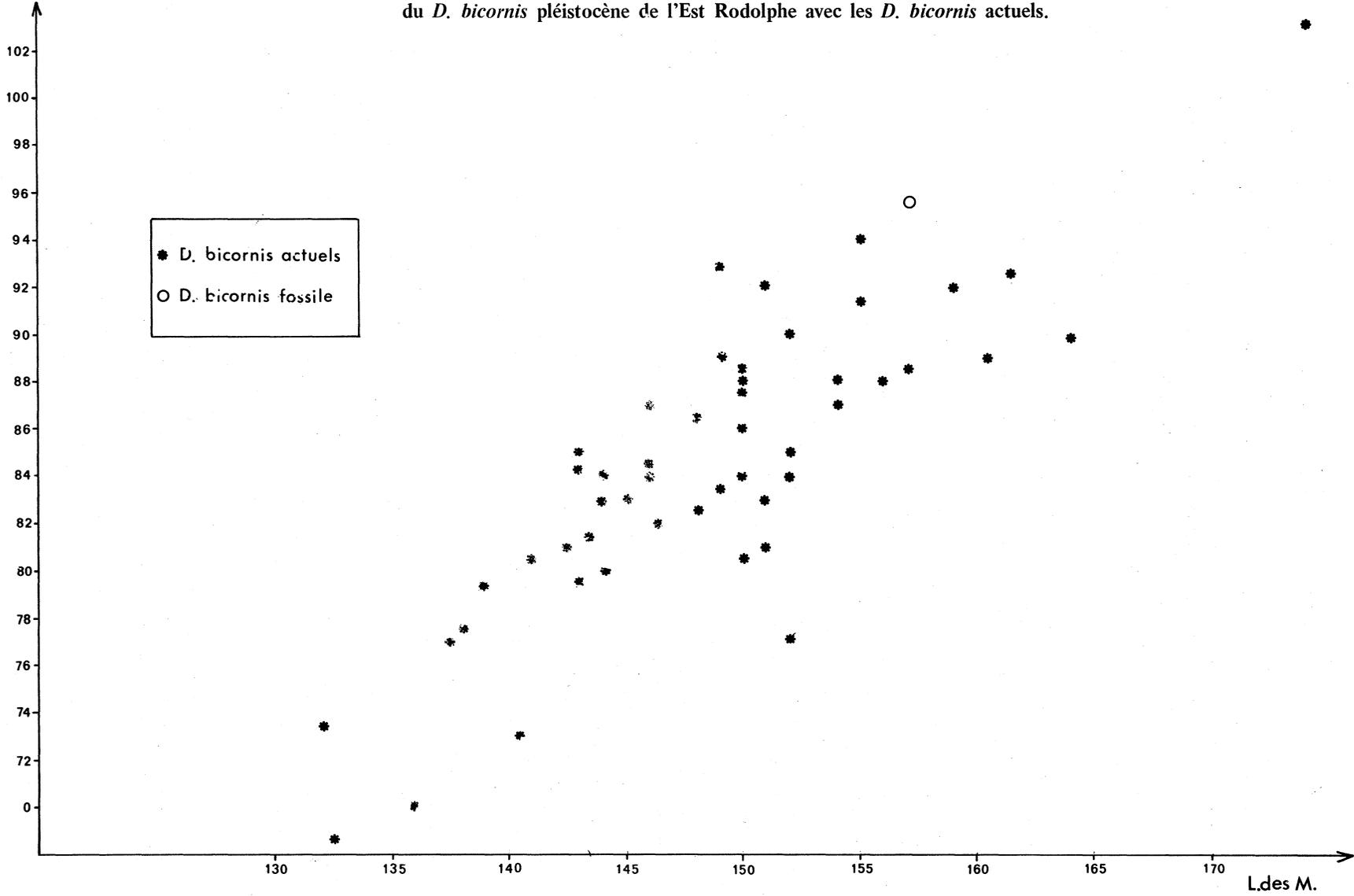
La comparaison des caractères qualitatifs des dents supérieures ne montre rien de plus remarquable que la faiblesse relative du pli du paracône aux P⁴ de Koobi Fora, et l'absence complète de cingulum interne et d'étranglement du protocône aux M³ de l'Omo.

Enfin les dimensions des segments dentaires montrent (fig. 28) que la longueur du segment constitué par les deux dernières prémolaires est relativement plus importante chez la forme pléistocène que chez les sous-espèces actuelles.

C. simum semble dériver directement de *C. praecox* HOOIJER & PATTERSON du Pliocène. Ses plus anciens représentants datent de 3 à 4 Ma (Hooijer, 1972, 1973). Il est connu à l'état fossile en Afrique orientale (Chemeron formation du lac Baringo, Lac Naivasha et East Rudolf au Kenya, Afar et formations de Shungara et d'Usno à l'Omo en Ethiopie, Olduvai et Laetolil en Tanzanie, etc...) en Afrique australe (par exemple Makapansgat) et en Afrique du Nord (Ternifine, Aïn Anech, Aïn Boucherit...),

L.2 dernières P.

Fig. 28 – Diagramme de dispersion des segments dentaires supérieurs chez *D. bicornis* ; comparaison du *D. bicornis* pléistocène de l'Est Rodolphe avec les *D. bicornis* actuels.



sous forme des deux sous-espèces disparues C. simum mauritanicum (POMEL) d'Afrique du Nord et C. simum germanoaffricanum HILZHEIMER d'Afrique orientale.

J. M. Harris (1976) a décrit un crâne découvert dans la formation d'Ileret (East Rudolf). D. A. Hooijer (1973) attribué à ce crâne un âge inférieur à 2, 6 Ma et en fait un C. s. germanoaffricanum. Selon J. M. Harris le crâne est plus long et plus large que la moyenne des actuels (D. A. Hooijer note qu'il est plus long que tous les crânes actuels connus). Il est très proche de C. simum simum avec un processus post-glénoïde plus court et moins massif, une région paroccipitale plus mince et un occiput moins incliné en arrière. Le crâne est accompagné de sa mandibule qui se révèle plus haute, plus longue et plus large que les mandibules actuelles, avec le bord antérieur de la branche montante plus vertical, l'apophyse coronoïde plus haute, plus mince et plus antérieure, et la symphyse plus longue.

J'ai pu grâce à l'obligeance de J. M. Harris et R. Leakey étudier au Musée de Nairobi le crâne, la mandibule et quelques dents isolées provenant également de l'Ileret. J'en ai comparé les dimensions à celles d'un lot de 26 crânes actuels adultes et à celles d'un lot de 25 mandibules actuelles (tableau 40).

Pour le crâne (tableau 40 A) deux des dimensions (15 : largeur du chignon ; 30 : largeur du palais entre les M³) montrent des différences hautement significatives, et deux autres (1 : distance des condyles occipitaux à l'avant des intermaxillaires ; 29 : largeur du palais au niveau P⁴ - M¹) des différences significatives.

Pour la mandibule (tableau 40 B) trois des dimensions présentent une différence hautement significative : longueur, distance arrière-symphyse-talon, hauteur du condyle, et trois autres une différence significative : diamètre transversal du condyle et les deux diamètres transversaux de la branche horizontale.

Je suis donc d'accord avec l'essentiel des différences décrites par J. M. Harris, mais pas au sujet des diverses largeurs du crâne (à part celle du chignon), ni en ce qui concerne la longueur de la symphyse mandibulaire ou la hauteur de la branche horizontale de la mandibule.

J'ai également comparé les dents supérieures (réduites à la dernière prémolaire et aux trois molaires). Le tableau 40 C montre que si ces dents sont un peu plus grosses que la moyenne des actuelles la différence n'est significative que pour les largeurs des M¹ et M². Je n'ai pas trouvé de caractère qualitatif distinct. En ce qui concerne l'hypsodontie des dents supérieures j'ai disposé de deux dents de l'Omo, une P⁴ (Hy approximatif 138,9) et une M³ (Hy = 118,1), qui montrent que le C. simum pléistocène est nettement moins hypsodonte que l'actuel.

J'ai enfin comparé les dents inférieures (tableau 40 D) qui ne montrent aucune différence significative.

Dicerorhinus sumatrensis est connu à l'état fossile surtout en Indonésie : à Bornéo (Hooijer, 1945) et dans de nombreux gisements à Sumatra (Hooijer, 1946 a). On l'a signalé aussi dans le Pléistocène indo-chinois à Tam Hang (Guérin in Beden, Carbonnel & Guérin, 1972). Enfin K. Heissig (1972, p. 27) l'a décrit sous la forme D. cf. sumatrensis dans la formation de Chinji des Siwaliks, mais l'âge antévallésien de cette formation (14 Ma !) et la pauvreté du matériel (une P²) laissent planer un doute sérieux.

D. A. Hooijer (1946 a et b) ne note comme différences entre les formes fossiles et les formes actuelles qu'une réduction de la taille de l'humérus et des dents jugales. Les quelques dents de Tam Hang dont j'ai pu disposer confirment entièrement ce dernier point.

A : crâne		B : mandibule		C : rangée dentaire supérieure		D : rangée dentaire inférieure		
valeur	t	valeur	t					
1	765	2,5628+	1	597	3,7681++	P ⁴ L	53,5	1,3367
2	782,5	1,3397	2	507	3,6187++	I	66,5	1,1456
3	805	0,2099	3	93	1,1896	M ¹ L	53,5	0,0924
5	121	1,4770	4	111	0,6444	I	77	2,6365+
7	445	0,8937	5	131,5	1,1284	M ² L	65	0,2974
8	492	0,2344	6	135	1,3292	I	80	2,1651+
9	193	1,0349	7	133	1,7922	M ³ L abs.	75	0,5278
13	430	1,9585	8	130	0,3405	L anat.	67	0,3739
15	275,5	3,1260++	9	68,5	2,3326+	I	72	2,0545
16	245	1,2131	10	70,5	2,1165+			
17	45	1,3779	11	131	0,1803			
19	256	1,2130	14	132	2,5364+			
20	284	0,2783	15	372	4,2302++			
21	372	1,9850				P ₂ L	36,5	0,1847
22	168,5	0,5689				I	23,5	0,7521
23	160	0,7936				P ₃ L	41	0,0279
26	221	1,0566				I	27,5	0,3787
27	215	1,6521				L	48	1,0473
28	60	1,2401				P ₄ I	34	1,5282
29	75	2,1425+				M ₁ L	45,5	0,7581
30	82	3,2732++				I	34	1,1987
31	57	0,3957				M ₂ L	52	0,7876
32	151	0,4196				I	32,5	0,5307
						M ₃ L	59	0,3113
						I	32	0,5283

Tabl. 40 – Comparaison du *C. simum* de l'East Rudolf avec les *C. simum* actuels.

Rhinoceros unicornis a été rencontré à l'état fossile aux Indes, dans les couches de Narbada et à Madras (Hooijer, 1946 a). Il existe aussi dans le Pléistocène moyen de Java sous la forme d'une sous-espèce particulière, *Rh. unicornis kendengenicus* DUBOIS (Hooijer, 1946 a ; Colbert & Hooijer, 1953) identique selon D. A. Hooijer à la forme actuelle pour le crâne mais doté de dents jugales moins hypsodontes et de forme légèrement différente.

Rhinoceros sondaicus est bien connu à l'état fossile grâce aux travaux de F.H. Van der Maarel (1932) et surtout de D. A. Hooijer (1945, 1946 a et b, 1948). On l'a trouvé en Indonésie sous une forme que D. A. Hooijer (1946 b) propose de désigner *Rh. sondaicus sivasondaicus* DUBOIS, dans de nombreux gisements à Sumatra et surtout à Java, en particulier à Djétis (*Rh. cf. sondaicus*), à Trinil, à Ngandong, etc. Il existe également en Indochine dans le gisement pléistocène moyen terminal ou Pléistocène supérieur du Phnom Lông (Guérin in Beden & Guérin, 1973) sous la forme *Rh. sondaicus guthi* GUERIN. On l'a signalé aussi dans le Néolithique indochinois (Guérin & Mourer, 1969). Les plus récentes datations absolues attribuent à Djétis un âge villafranchien supérieur, ce qui implique que les plus anciens restes

		n	moyenne	variance	t			t
p ²	L	1	40	0	1,7222	L	353	0,4640
	I	1	45	0	1,9097	DT prox.	110	0,9049
p ³	L	2	48,25	1,125	2,7478+	DAP prox.	65	0,6521
	I	2	59	8	3,9906++	DT dia.	53	0,1185
p ⁴	L	1	50,5	0	3,3855++	DAP dia.	35	0,8028
	I	1	61	0	2,7223+	DT dist.	106	1,8886
M ¹	L	2	55	0	5,7231++	DAP dist.	69	2,8308+
	I	2	62,5	0,5	4,1597++			
M ²	L	2	54,75	0,125	2,0076	Radius		
	I	2	61,75	0,125	2,0321			
M ³	L abs	2	52,50	0,5	0,1943			
	I	2	45,75	0,125	1,9088			
Dents supérieures								
		n	moyenne	variance	t	L	333	0,2650
L		4	131,75	30,25	1,1181	DT prox.	121	1,2957
DAP sommet		4	68	5,3333	2,0124	DAP prox.	121	1,2837
DAP bec		3	74	3	2,7121+	DT dia.	56	0,4545
DT sustentaculum		2	76	32	1,7411	DAP dia.	50	1,5316
DT sommet		4	49,75	14,25	0,3878	DT dist.	101	0,2956
DT bord post.		4	33,5	1,66	1,2901	DAP dist.	71	0,7458
Calcaneums								
		n	moyenne	variance	t	L	2	161
L		2	203,5	24,5	7,4346++	DT prox.	2	8
DT prox.		2	67	2	0,0855	DAP prox.	1	0,8765
DAP prox.		2	52	2	1,1529	DT dia.	2	2
DT dia.		2	61	18	0,0148	DAP dia.	2	1,3433
DAP dia.		2	22,5	4,5	1,8611	DT maxi. dist.	2	0
DT maxi dist.		2	73	50	1,4667	DAP dist.	2	0,5488
DT dist.		2	54,5	12,5	0,6479			3,2106++
DAP dist.		2	46,5	24,5	2,1490+			0,8558
MC III								
						MT III		

Tabl. 41 – Comparaison de *Rh. sondaicus guthi* du Pléistocène indochinois avec *Rh. sondaicus* actuel.

attribués à coup sûr à cette espèce ont moins de 2 Ma. Notons que K. Heissig (1972, p. 29) le signale sous la forme *Rh. aff. sondaicus* dans la formation de Nagri des Siwaliks, d'âge pikermien inférieur (9 à 10 Ma) ; de même que pour la présence, affirmée par le même auteur de *D. cf. sumatrensis* dans la formation de Chinji de la même série, je considère comme douteuse une telle détermination.

La forme fossile indonésienne montre (Hooijer, 1946 b) des dents plus volumineuses que la forme actuelle, avec des rapports de segments de membres différents : métapodes et radius plus grands, humérus, fémurs et tibias relativement plus petits. Ayant pu disposer d'un matériel actuel beaucoup plus riche que celui dont j'avais dû me contenter en 1973 j'ai repris l'étude comparative de la forme cambodgienne *Rh. sondaicus guthi* en utilisant systématiquement le test de Student. Les résultats sont donnés dans le tableau 41, qui montre que *Rh. sondaicus guthi* a des dents nettement plus grandes : la

différence est significative pour la longueur de P³ et la largeur de P⁴, et hautement significative pour la largeur de P³, la longueur de P⁴ et les longueurs et largeurs de M¹. Le radius est à peine plus grand et le tibia est un peu plus petit que la moyenne des actuels ; le Mc III est beaucoup plus long ; la longueur du Mt III dépasse de peu la longueur moyenne des actuels mais sa diaphyse est significativement plus étroite ; le calcanéum ne diffère significativement que par une seule de ses dimensions. Je ne puis que confirmer les différences qualitatives exposées en 1973, notamment la complication des prémolaires par rapport aux représentants actuels de l'espèce.

2. L'EVOLUTION DANS L'ESPACE

Nous avons vu (p. 29) que parmi toutes les espèces actuelles c'est Diceros bicornis qui occupe l'aire de distribution la plus vaste. Cette aire est dépourvue de solution de continuité et l'espèce s'y est différenciée en au moins 7 sous-espèces reliées par tous les intermédiaires possibles. C'est d'abord à cause de ces intermédiaires, véritables transiants toujours nombreux, et ensuite parce que parmi les nombreux exemplaires de l'espèce dont j'ai pu disposer très peu étaient de provenance connue que j'ai renoncé à rechercher les éléments de la variabilité ostéologique en fonction de l'origine géographique. C. P. Groves (1967 b) a mis en évidence ceux qui concernent la variabilité au niveau des crânes : c'est surtout la longueur occipito-nasale qui varie, plus que la longueur basale. Trois autres dimensions, à savoir la largeur aux arcades zygomatiques, la longueur de la rangée dentaire et la largeur de l'occiput peuvent avoir des variations significatives. La hauteur occipitale n'a pas de signification. J'ajouterais aux remarques de C. P. Groves que la sous-espèce D. bicornis bicornis se distingue aisément de toutes les autres par son énorme taille générale.

C. simum ne comporte que deux sous-espèces actuelles, réparties selon une aire de distribution disjointe. Des comparaisons crâniennes datant de 1913 (F. Heller) ont donné comme résultats (repris in Hooijer, 1969, p. 72, et in Groves, 1972) que les crânes de C. simum simum diffèrent de ceux de C. simum cottoni par leur concavité dorsale plus marquée et leur rangée dentaire plus longue. J'ai comparé (tableau 42) quelques dimensions du crâne, de la mandibule, les dimensions des dents et les longueurs des principaux os. Malgré un matériel insuffisant, surtout pour la sous-espèce type, qui m'a contraint à ne pas utiliser le test de Student, il découle du tableau 42 que :

- les crânes de C. simum simum sont un peu plus volumineux, sauf pour la longueur de la fosse orbito-temporale et la largeur au niveau de la grande crête occipitale, qui sont plus fortes chez C. simum cottoni,
- les mandibules de C. simum simum sont un peu plus grandes, avec une symphyse plus longue ; cependant chez C. simum cottoni la branche horizontale est un peu plus haute, et le condyle est situé plus haut,
- il y a des différences au niveau des dimensions des dents supérieures, surtout pour les P4, M1 et M2 ; la rangée dentaire supérieure chez C. simum simum est effectivement nettement plus longue.
- il y a très peu de différence dans les longueurs des principaux os ; toutefois les métapodes médians sont un peu plus grands chez C. simum simum ; les métapodes internes paraissent un peu plus longs et les métapodes externes relativement plus courts.

	<i>C. simum simum</i>		<i>C. simum cottoni</i>			<i>C. simum simum</i>		<i>C. simum cottoni</i>	
	n	moyenne	n	moyenne		n	moyenne	n	moyenne
2	6	751,17	16	739,18	P ² L	1	40,5	7	39,07
5	7	114,71	17	110,91	I	2	37,25	12	38,04
8	7	483,29	16	487,83	P ³ L	1	51	10	46,90
9	7	187,5	17	180,85	I	2	51,75	14	51,07
15	7	230,43	18	234,14	P ⁴ L	2	53	8	49,63
16	7	278,79	18	265,03	I	3	55,67	13	60,35
21	7	342,21	18	338,19	M ¹ L	2	68,5	10	52,95
23	7	174,21	18	168,58	I	3	60,33	13	61,35
32	7	160,93	18	152,33	M ² L	2	69,75	10	63
					I	3	67,17	14	61,32
					M ³ L	3	69	11	69,22
					I	2	61,5	9	55,39
					Longueur 4		288,75	16	269,16
					de la rangée				

Crânes

	<i>C. simum simum</i>		<i>C. simum cottoni</i>	
	n	moyenne	n	moyenne
1	5	552,8	19	540,53
2	5	456,7	20	461,70
4	5	121,7	19	124,37
7	5	118,6	19	121,05
9	5	58,8	19	60,29
10	5	63,6	19	61,58
11	5	140,5	19	130,11
15	5	275	19	281,55

Mandibules

Rangées dentaires supérieures				
	<i>C. simum simum</i>		<i>C. simum cottoni</i>	
	n	moyenne	n	moyenne
Humérus	2	416	9	418,78
Radius	2	383,75	9	387,11
MC II	2	166,75	10	160,95
MC III	2	187,75	10	184,05
MC IV	2	149	10	150,5
Fémur	2	531	9	502,89
Tibia	2	373	10	374,35
MT II	2	154	10	148,45
MT III	2	168,5	10	168,40
MT IV	2	140	10	145,1

Longueur des principaux os

Tabl. 42 – Quelques dimensions comparées des deux sous-espèces actuelles de *Ceratotherium simum*.

D. sumatrensis comprend trois ou quatre sous-espèces réparties sur une aire de distribution très vaste, en partie continentale (Inde orientale, Indochine du Sud, Malaisie, Birmanie) et en partie insulaire (Sumatra, Bornéo). C.P. Groves (1964 et 1967 a) a montré que la distinction crâniologique entre les différentes sous-espèces porte essentiellement sur les dimensions suivantes :

- longueur basale
- longueur occipito-nasale

Sumatra		Continent		Sumatra		Continent			
n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne		
2	6	537,67	5	548,2	P ² L	1	32	3	31
5	6	105	5	106,1	I	4	31,38	6	32
8	6	292,67	6	298,33	P ³ L	1	37	3	35,17
9	6	119,58	6	114,75	I	4	40,13	6	40,92
15	6	132,33	5	135,6	P ⁴ L	2	37,75	3	37,17
16	6	199	5	205,2	I	4	46,5	6	46,08
21	6	285,95	5	290,2	M ¹ L	1	50	3	48,33
23	6	119,42	5	125,9	I	4	49	6	49,5
32	6	103	5	107,4	M ² L	2	52,5	3	49,66
					I	4	51,75	6	52,5
					M ³ L	3	52,17	3	51
					I	3	46,33	4	46,38
					L rangée dentaire	4	201,75	5	200,6

Sumatra		Continent		Rangées dentaires supérieures					
n	moyenne	n	moyenne	Sumatra	Bornéo	Continent			
				n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne
1	5	438	6	437,5					
2	5	345,6	6	338,33					
4	5	61,7	6	66,42	Humérus	8	367,75	4	368,25
7	5	66,5	6	69,33	Radius	8	306	4	298
9	5	35,6	6	36,58	MC II	9	141,72	1	133
10	5	40,1	6	41,33	MC III	8	165	1	159
11	5	107	6	109,67	MC IV	8	130,25	1	128
12	5	189,8	6	194	Fémur	8	421,38	4	412,5
					Tibia	8	315,81	1	302
					MT II	8	131,38	1	122,5
					MT III	8	149,5	1	142,5
					MT IV	8	127,06	1	123,5
								4	119,5

Longueur des principaux os		
----------------------------	--	--

Tabl. 43 — Quelques dimensions comparées de *D. sumatrensis* actuels en fonction de leur origine géographique.

- largeur du chignon
- largeur aux arcades zygomatiques
- hauteur occipitale.

Il n'y aurait pas de différence significative en ce qui concerne la longueur de la rangée dentaire, la largeur intertemporale et la largeur des os nasaux. J'ai pu ici encore faire quelques comparaisons mais sans utiliser le test de Student toujours par suite de l'insuffisance de matériel de provenance précise : elles portent sur quelques dimensions crâniennes et mandibulaires, sur la taille des dents supérieures et sur les longueurs des principaux os. Elles concernent d'une part des individus provenant de Sumatra, d'autre part des individus d'origine continentale ; j'y ai ajouté pour les longueurs des principaux os un individu de Bornéo.

Les résultats sont donnés dans le tableau 43 et montrent que la variabilité porte sur les points suivants :

- les crânes des D. sumatrensis continentaux sont un peu plus volumineux que ceux de Sumatra. Ces derniers par contre ont un massif facial un peu plus long (plus grande distance de l'échancre nasale à l'orbite).
- les mandibules des individus de Sumatra sont un peu plus longues mais plus basses et plus étroites.
- les dents et les rangées dentaires ne montrent pas de différence sensible.
- les principaux os sont un peu plus courts chez les formes continentales, en particulier les métapodes latéraux.

Rhinoceros unicornis, selon C. P. Groves (1971), ne comprend qu'une seule sous-espèce.

Rhinoceros sondaicus dont l'aire de distribution est voisine de celle de D. sumatrensis, est subdivisé en trois sous-espèces (Groves, 1967 a) se distinguant surtout entre elles par :

- la taille des dents et du crâne,
- la hauteur et la largeur de l'occiput.

J'ai comparé quelques dimensions crâniennes et mandibulaires, les tailles des dents et les longueurs des principaux os pour des individus provenant respectivement de Java, de Sumatra et du continent asiatique (tableau 44). Ce tableau montre que :

- les dimensions globales des crânes varient peu mais les rapports de ces dimensions entre elles sont assez variables : les crânes de Sumatra sont les plus longs, ceux de Java sont plus larges en arrière, ceux du continent sont plus larges aux arcades zygomatiques et ont un massif facial plus long ;
- les mandibules diffèrent très peu ; celles de Java sont un peu plus hautes et un peu plus étroites, avec une symphyse un peu plus longue ; celles de Sumatra sont plus longues et plus basses ; celles qui proviennent du continent sont un peu plus épaisses ;
- les dents sont un peu plus grosses sur le continent qu'à Sumatra, et un peu plus grosses à Sumatra qu'à Java ;
- les longueurs des principaux os sont très semblables mais les métapodes des individus continentaux tendent à être un peu plus courts.

3. RESULTATS GENERAUX SUR L'EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE ET SES MODALITES AU NIVEAU DES ESPECES ACTUELLES ; REGLES GENERALES TRANSPOSABLES AUX ESPECES FOSSILES

L'étude de la variabilité spatio-temporelle dans les espèces actuelles montre qu'on peut saisir leur évolution dans le temps et dans l'espace ; cette évolution se traduit par l'apparition de sous-espèces bien définies et parfaitement reconnaissables au niveau des crânes, des mandibules, des dents et du squelette post-crânien. Les observations faites sur cinq espèces bien différentes peuvent donc être généralisées pour être appliquées aux espèces fossiles.

Il existe enfin une évolution du squelette post-crânien, portant sur la taille et les proportions des os et sur les rapports de segments de membres.

D'une manière générale la taille des individus tend souvent à décroître au cours de l'histoire d'une espèce.

- l'aire de distribution d'une espèce est toujours vaste et atteint facilement l'échelle continentale, ce qui témoigne à la fois d'une bonne faculté d'adaptation aux divers biotopes et d'une certaine résistance aux variations climatiques.
- à tout instant de son histoire une espèce montre sur son aire de répartition un certain nombre de sous-espèces géographiques se distinguant entre elles par la taille générale, les proportions des crânes et des mandibules et les proportions du squelette post-crânien. Cette variabilité géographique est cependant en principe beaucoup moins marquée que la variabilité temporelle.

IV

ECOLOGIE ET ETHOLOGIE DES RHINOCEROS ACTUELS ; LES RHINOCEROS ACTUELS ET L'HOMME ; RESULTATS GENERAUX TRANSPOSABLES AUX RHINOCEROS FOSSILES

En dehors de quelques récits anciens dus en général à des chasseurs-naturalistes et qui fournissent cependant un nombre appréciable de données ponctuelles, il n'y a pas eu jusqu'à une date récente d'étude sur l'écologie et l'éthologie des rhinocéros. Dès 1934 F. E. Zeuner essaie de définir pour chacune des espèces actuelles un type général de nourriture, mais sans jamais préciser les espèces végétales consommées ; il s'agit en effet d'un travail d'anatomie comparée dans la pure tradition de la paléontologie classique et les espèces actuelles y sont regroupées sur des prémisses simplistes réduites à de simples affirmations jamais étayées par la moindre observation ni la plus élémentaire référence bibliographique. Il faudra attendre la remarquable synthèse de C. A. W. Guggisberg en 1966, très gros travail d'observation et de compilation qui constitue une mine de renseignements sur les espèces africaines ; les espèces asiatiques y sont beaucoup plus succinctement traitées car l'auteur n'a pas eu l'occasion de les étudier par lui même. Pour celles-ci cependant la belle monographie consacrée à Rh. sondaicus par A. Hoogerwerf en 1970 est la source d'une grande quantité de renseignements.

1. NOURRITURE ET MILIEU DE VIE, TERRITOIRE, AMPLITUDE DES DEPLACEMENTS

Parmi les rhinocéros actuels D. bicornis est l'espèce la plus ubiquiste. C. A. W. Guggisberg (1966, p. 53-54) note qu'on la rencontre aussi bien dans la savane que dans la forêt, à condition que celle-ci ne soit pas trop dense, dans les marécages de haute altitude aussi bien que dans le bushweld épineux ou dans la forêt de montagne. On l'a trouvée jusqu'à des altitudes de 2 400 m en Somalie, 2 700 m au Kilimandjaro, 3 000 m au Mont Kénya. A ces biotopes très variés se superposent toutefois des habitudes alimentaires précises : le rhinocéros noir passe l'essentiel de sa journée à manger. Il se promène souvent en prairie ouverte en donnant l'impression d'y brouter mais recherche en fait de petits buissons au sein des herbes ; il mange essentiellement des épineux et consomme également des herbes de marécages et aussi des herbacées variées comme Pluchea nitens (Compositae tropicale et sub-tropicale) mais dont l'importance globale dans l'alimentation est réduite. Il est capable de creuser avec ses pattes pour rechercher des racines. En pays sec il mange des melons sauvages, des Aloes (Liliaceae buissonnantes ou arborescentes, xérophytes, d'Afrique tropicale et méridionale), des Sanseveria (Agavaceae de même distribution que le genre précédent) et des Ademia (Hydrangeaceae). Il boit tous les jours si l'eau est abondante mais peut boire bien moins souvent s'il trouve des plantes succulentes. Si l'eau est rare il

peut parcourir une quinzaine de kilomètres pour aller boire ; il est aussi capable de creuser avec ses pattes jusqu'à 60 cm de profondeur pour trouver de l'eau.

Le rhinocéros noir est très sédentaire lorsque les conditions écologiques le satisfont et lorsqu'il n'est pas dérangé. C. A. W. Guggisberg (1966, p. 59) cite le cas d'une femelle qui en dix ans n'est pas sortie d'un territoire de 3 à 4 miles carrés. Si ces rhinocéros doivent beaucoup se déplacer, ils conservent cependant des habitudes régulières : utilisation des mêmes points d'eau, des mêmes sentiers et des mêmes lieux de sieste. Ils ne sont pas vraiment territoriaux : quand deux mâles se combattent, c'est pour une femelle et non pour un territoire. Dans les régions où l'eau est abondante les territoires de plusieurs rhinocéros peuvent se recouvrir partiellement.

C. simum est au contraire de la précédente une espèce beaucoup plus exigeante. Elle n'est pas volontiers montagnarde et ne peuple donc pas les régions hautes (Guggisberg, 1966, p. 89). Ce rhinocéros vit en Afrique du Sud dans la savane ouverte avec des arbres isolés (dont il utilise l'ombre) ou dans l'"open bushveld". Sur le Nil supérieur il habite la forêt peu dense à Combretum (Combretaceae, arbres caractéristiques de la forêt riveraine tropicale). Dans la partie centre-africaine de son aire de distribution il occupe la prairie à Themeda trianda (Graminée très abondante sauf en zone semi-désertique), ce qu'il ne fait jamais en Afrique du Sud (mais ce n'est plus la même sous-espèce de rhinocéros). Le rhinocéros blanc consomme peu de Themeda (sauf lorsqu'elle est en cours de croissance) et préfère des herbes plus courtes, comme les quatre Gramineae Panicum maximum, P. deustum, Urochloa mozambicensis et Digitaria sp. ; là où l'herbe est plus rare il mange aussi, quoiqu'accessoirement, des petits buissons, des euphorbes naines et des tiges de Sarcostemma viminale (Asclepiadaceae, succulente et dépourvue de feuilles, xérophytique, tropicale et subtropicale). Si les herbes deviennent trop rares les rhinocéros blancs quittent la région.

C. simum boit une fois par 24 heures, et parfois tous les deux jours seulement. C'est une espèce très sédentaire (Groves, 1972), plus territoriale que toutes les autres. Un mâle territorial occupe 2 km² en moyenne au Zoulouland (Guggisberg, 1966, p. 89) et un territoire de 5 à 6 km² convient à un couple. En saison humide 8 à 12 ha suffisent à un individu, mais les rhinocéros blancs se déplacent plus en saison sèche.

D. sumatrensis est une espèce que l'on trouve aussi bien dans les marécages de plaine (quoiqu'ait pu en dire H. Loose en 1975, p. 16) qu'en forêt de montagne (Guggisberg, 1966). C'est en effet un très bon grimpeur, passant en des lieux où les éléphants et les gaur ne peuvent plus passer ; on l'a signalé à des altitudes supérieures à 1 500 m et même jusqu'à près de 2 200 m à Sumatra. Il affectionne la jungle impénétrable à palmiers épineux (chuckor, Calamus castaneus) et les sous-bois les plus denses (Guggisberg, 1966). Il a été observé aussi dans les fourrés de roseaux au bord des lacs marécageux (Brasser, 1950). S'adaptant ainsi à des biotopes variés le petit bicorne asiatique a une nourriture assez variable (Groves, 1967 a). Il trouve cependant cette nourriture en forêt primaire ou en forêt anciennement régénérée, mais pas en forêt secondaire (Guggisberg, 1966) : il mange de jeunes pousses d'arbres et des branches d'un diamètre pouvant dépasser un centimètre (il peut couper des troncs dont le diamètre approche de 8 cm). Ce sont plusieurs espèces de Sapotaceae, des arbres à gomme, des arbres du genre Eugenia (Myrtaceae), des pousses de bambou, des fruits amers et astringents, des feuilles amères d'Urophyllum (Rubiaceae), des fleurs et fruits de Melocanna bambusides (graminée portant des baies), des fruits de Mangifera (mangue, Anacardiaceae), quelquefois aussi de l'herbe, des lichens et des champignons (Guggisberg, 1966, p. 108-109). A. Hoogerwerf (1970) note aussi (p. 105 et 111) qu'il consomme des plantes vésicantes et des écorces. C'est finalement un régime composé essentiellement de jeunes pousses d'arbres et de beaucoup de fruits.

Ce rhinocéros prend des bains de boue au moins deux fois par jour et va volontiers dans les rivières car il est très bon nageur (Guggisberg, p. 109-111). Il a lui aussi des habitudes régulières et utilise des chemins fréquentés depuis de nombreuses générations. C'est toutefois une espèce très voyageuse dont on n'a jamais constaté qu'elle puisse former des populations denses.

Rh. unicornis vit à la fois dans les marécages et parmi les herbes denses de la jungle ; son habitat assez varié s'étend de la prairie ouverte jusqu'à la savane et comprendrait aussi la montagne et la forêt (Guggisberg, 1966, p. 137-138) ; selon d'autres auteurs (Anonyme, 1954) le biotope caractéristique est la prairie couverte d'herbe à éléphants (Pennisetum), interrompue par des marécages, de petits étangs et des rivières boueuses. Il se cacherait le jour dans la jungle à bambous, près des marécages, et sortirait le soir pour paître dans les clairières. C'est de toute manière une espèce essentiellement brouteuse consommant de jeunes pousses d'herbe à éléphants et d'autres graminées ; il serait capable de dévaster un champ de riz. Il se baigne fréquemment.

C. A. W. Guggisberg note qu'il y a des migrations annuelles et que le grand unicorne n'est pas une espèce territoriale.

Rh. sondaicus a un biotope très proche de celui de D. sumatrensis et leurs aires de distribution respective se chevauchent très largement. C. P. Groves (1967 a) explique qu'il n'y a pas concurrence par suite du phénomène de "déplacement écologique" : les deux espèces ont des habitats séparés lorsqu'elles sont sympatriques, alors que lorsqu'une seule des deux existe sur un territoire donné elle peut occuper l'ensemble de l'habitat disponible. Rh. sondaicus se trouve en forêt primaire ou secondaire et aussi dans les secteurs ouverts marécageux à buissons et bambous. Lorsqu'il cohabite avec D. sumatrensis il a tendance à être moins montagnard (bien qu'il soit lui aussi excellent grimpeur) et moins amateur de sous-bois très dense.

A. Hoogerwerf (1970) indique comme biotope préférentiel à Java (où D. sumatrensis n'a jamais existé) la jungle dense à proximité de la mer. Il se nourrit de feuilles, de rameaux (branches de 15 à 20 mm de diamètre, parfois jusqu'à 45 mm), de fruits, d'épineux et de plantes vésicantes, mais presque jamais d'herbacées. A. Hoogerwerf donne une liste de 70 plantes consommées dont surtout :

<u>Glochidion zeylanicum</u> (Euphorbiaceae)	12 % des observations
<u>Desmodium umbellatum</u> (Papilionaceae)	10 %
<u>Ficus septica</u> (Moraceae)	8 %
<u>Pandanus</u> sp. (Pandanaeae)	5 %
<u>Lantana camara</u> (Verbenaceae)	5 %

Toutes ces plantes, dont les 4 premières sont des arbres et la dernière des buissons, sont des plantes de la forêt secondaire.

D'autres sources (Anonyme, 1954 ; Guérin & Mourer, 1970) citent aussi Nicolaia sp. (Zingiberaceae, herbacée), Donax arundinastrum (Gramineae) et de jeunes bambous. Rh. sondaicus est capable de briser ou de déraciner des arbres dont le tronc atteint 23 cm de diamètre.

L'espèce se baigne beaucoup. Le rhinocéros de la Sonde peut se déplacer de 15 à 20 km dans la journée mais peut aussi ne pas quitter pendant plusieurs jours un territoire de 500 m² (Hoogerwerf, p. 79). Il n'existe pas d'autre obstacle naturel à ses déplacements que certains types de forêts.

C. P. Groves (1967 a) considère que l'espèce, beaucoup moins voyageuse que D. sumatrensis, peut former des populations beaucoup plus denses.

Chacune des cinq espèces de rhinocéros actuels est donc liée à un biotope précis, mais variable selon le degré de spécialisation de l'espèce considérée. Le cadre végétal est bien défini et le type de nourriture encore plus.

2. REGROUPEMENT ET ASSOCIATION DES INDIVIDUS ; REPRODUCTION

Chez D. bicornis la durée de gestation est comprise entre 485 et 548 jours, soit 16 à 18 mois (Guggisberg, p. 67-69). Le jeune tête jusqu'à deux ans et plus, restant auprès de sa mère au moins deux ans et parfois jusqu'à plus de 5 ans. La maturité sexuelle est atteinte vers 7 ans et la taille croît jusqu'à 9 ans. L'espacement des naissances est très variable, il serait de 2 ans et demi à 3 ans selon A. Hoogerwerf. La longévité est de 50 à 60 ans.

Les individus se regroupent au maximum en petits troupeaux de 5 à 6 têtes (Guggisberg, 1966, p. 21) mais le groupe-type est bien plus restreint : ce peut être un couple, une femelle suivie ou encore une femelle accompagnée de deux jeunes d'âge bien différent (Guggisberg, p. 68).

Parce que le rhinocéros noir n'est pas un animal territorial la concentration des individus sur un territoire précis peut être beaucoup plus importante que les données précédentes pourraient le laisser croire (Guggisberg, p. 68) : on a observé à Amboselli (Kénya) sur un territoire de 16 km de long et 5,1 km de large jusqu'à 35 D. bicornis dont 12 mâles, 17 femelles, 6 immatures isolés ; huit des femelles étaient suivies.

Chez C. simum la durée de gestation est mal connue : 547 à 578 jours soit 18 à 19 mois pour C. A. W. Guggisberg (1966, p. 97-98), 530 à 550 jours soit 17 mois et demi à 18 mois pour C. P. Groves (1972), 510 jours soit 17 mois pour d'autres. On a observé des jumeaux au moins une fois. Le bébé tête pendant un à deux ans, reste avec sa mère jusqu'à 4 ou 5 ans, mais la femelle serait mature à 3 ans (Guggisberg, 1966 ; Groves, 1972). La longévité est de l'ordre de celle des éléphants. Une femelle sauvage de 36 ans avait encore régulièrement des petits. L'espèce est bien plus grégaire que la précédente ; on observe des groupements de 2 à 7 individus et même facilement de 10 à 14 ; le plus important des groupes observés était de 18 (Guggisberg, 1966, p. 89). Le groupe-type comprend un mâle chef, plusieurs femelles, des bébés et quelques adolescents des deux sexes. La sex-ratio est de 1 (Groves, 1972). L'espèce est plus territoriale que les autres mais son grégairisme autorise d'importantes concentrations, allant de 0,03 à 0,81 individus par km². Lorsque l'espèce jouit d'une protection stricte ses effectifs augmentent à une vitesse que C. P. Groves (1972) a pu chiffrer à 12 % par an. C'est ainsi que la réserve d'Umfolozi au Zoulouland, étendue sur 29 000 ha, a vu sa population de rhinocéros blancs passer de 20 à 600 individus en un peu plus d'un demi siècle (et plus précisément de 180 en 1932 à plus de 600 en 1970).

On sait peu de choses sur D. sumatrensis, comme on pouvait s'y attendre d'une espèce aussi rare et à la fois solitaire, voyageuse et forestière, qui de plus n'a été que rarement conservée en captivité et ne s'y est jamais reproduite. La durée de gestation serait de 510 à 550 jours soit 17 à 18 mois. On a en général observé seulement des individus solitaires, parfois une femelle et son petit, ou bien un couple. Le plus important des groupements observés (à Bornéo) ne comptait que 4 individus (Guggisberg, 1966).

Chez Rh. unicornis la gestation dure de 462 à 489 jours soit 16 mois en moyenne (Guggisberg, 1966, p. 141 ; Hoogerwerf, 1970, p. 137-138). Selon A. Hoogerwerf le jeune reste avec sa mère environ deux ans ; la femelle est mature à 5 ans. Le petit pèse à la naissance 59 à 78 kg. La longévité est de l'ordre de 70 ans (Hoogerwerf, 1970, p. 73). L'espèce est relativement grégaire : on peut observer jusqu'à 6 ou 7 individus à la fois, paissant ou se baignant ensemble (Hoogerwerf, 1970, p. 95, citant P. Gee).

Ici encore il a été possible de vérifier la vitalité de l'espèce lorsqu'elle bénéficie d'une bonne protection : dans la réserve de Kaziranga en Assam l'effectif est passé de quelques individus en 1908 à plus de 150 en 1950.

Les données concernant Rh. sondaicus sont presque aussi rares que celles existantes pour le petit bicorné asiatique, ce qui n'a rien de surprenant étant donnée la similitude de leur biotope. A. Hoogerwerf (1970, p. 70-71) rappelle à ce propos les difficultés du dénombrement d'une population dans un biotope de ce type et les résultats parfaitement contradictoires que l'on obtient. La durée de gestation n'est pas connue de façon précise, A. Hoogerwerf l'estime à 16 mois, d'autres (Anonyme, 1954) à 18 mois. L'espacement des naissances serait de 4 à 5 ans et le jeune resterait jusque vers 18 mois avec sa mère. La maturité sexuelle serait atteinte entre 3 et 6 ans et la longévité ne dépasserait pas 20 ou 30 ans (Hoogerwerf, p. 73) ce qui me paraît bien pessimiste étant donné l'âge avancé atteint dans les autres espèces. La sex-ratio serait très déséquilibrée en faveur des mâles. Rh. sondaicus est en général solitaire, on rencontre parfois un couple ou une femelle suivie, mais en principe jamais plus de trois individus à la fois.

3. COMPORTEMENT, COEXISTENCE DE PLUSIEURS ESPECES, REACTIONS FACE AUX AUTRES GRANDS HERBIVORES ;

ENNEMIS NATURELS ET ATTITUDE VIS-A-VIS DES PREDATEURS

C. A. W. Guggisberg (1966) a très bien décrit le comportement de D. bicornis. C'est un animal très myope, la distance de vision ne dépassant pas 15 à 60 m. Par contre l'ouïe est très développée et l'odorat est le sens dominant : un lion est détecté à 800 m et le rhinocéros noir peut flairer une piste à la façon d'un chien. Le rhinocéros noir a un comportement agressif : sa réaction au danger est immédiate, au moindre bruit et à la moindre odeur, et se traduit souvent par une charge imprévisible (Guggisberg, p. 40-43). Il est fréquent qu'il charge les véhicules automobiles lorsqu'il est trop souvent dérangé. Sa vitesse maximale est de 43 à 56 km/h. Les femelles sont particulièrement agressives quand elles sont accompagnées de leurs petits.

On peut trouver ensemble des rhinocéros noirs et des rhinocéros blancs, mangeant paisiblement dans le même groupe.

Les rhinocéros noirs ne prêtent pas attention aux autres herbivores (antilopes diverses, zèbres et buffles) mais on a observé un individu chassant plusieurs buffles d'un point d'eau avant de boire et de se baigner. C. A. W. Guggisberg rapporte le cas d'un rhinocéros tué par des hippopotames. Le comportement réciproque rhinocéros-éléphant est complexe et mal connu : la vieille légende de leur incompatibilité, rapportée déjà par Plin l'Ancien, ne paraît pas dépourvue de tout fondement ; on connaît le cas d'un rhinocéros tué par des éléphants et plusieurs combats ont été observés avec des résultats variables. Le rhinocéros noir a peu à craindre des grands carnivores. C. A. W. Guggisberg relève le cas de deux rhinocéros, dont un au moins était juvénile, tués par des lions. L'adulte est souvent indifférent à la présence d'un lion ; cependant les lions recherchent les jeunes et s'efforcent de les séparer des parents, mais n'atteignent que rarement leur but. On rapporte à la suite du célèbre chasseur Selous qu'une femelle de D. bicornis fut tirée à l'eau et tuée par un crocodile (Behrensmeyer, 1974) mais étant donné le rapport des poids et des forces il me paraît douteux que ce rhinocéros ait été adulte et en pleine possession de ses moyens. Enfin les rhinocéros blessés sont fréquemment attaqués par des hyènes.

Le rhinocéros noir adulte et en bonne forme physique n'a donc pas d'ennemi naturel. Notons toutefois que C. A. W. Guggisberg signale plusieurs cas d'enlèvement dans des marécages.

Le comportement et les réactions de C. simum sont également bien décrits par C. A. W. Guggisberg. La vue est mauvaise (25 à 50 m), l'ouïe très développée et l'odorat très sensible : un homme est détecté à 800 m. Le rhinocéros blanc est une espèce plutôt paisible bien que de rares cas de charges soient connus. Il réagit instantanément à l'alarme donnée par les oiseaux pique-boeuf et en règle générale fuit calmement, en groupe, sur une courte distance (Groves, 1972). Il peut trotter à 30 km/h et galoper à 40. Il est très agile à l'occasion (Guggisberg, p. 89).

Parfois associé à des rhinocéros noirs, comme je l'ai dit plus haut, le rhinocéros blanc a été fréquemment observé en compagnie de buffles et d'éléphants ; on a vu cependant des combats avec des éléphants.

Pas plus que l'espèce précédente C. simum n'a lorsqu'il est adulte de prédateur connu. On sait toutefois que des jeunes peuvent être tués par des lions et C. A. W. Guggisberg (p. 99-100) rapporte qu'au Zaïre un jeune fut tué par deux panthères.

Au sujet de D. sumatrensis on connaît très peu de faits précis. C. A. W. Guggisberg (1966, p. 108) écrit que l'animal, s'il est inquiété, s'enfonce dans les fourrés épineux puis revient sur ses traces. Ce rhinocéros a un comportement défensif discuté (Guggisberg, p. 110) : il aurait, à Sumatra plus qu'ailleurs, une grosse réputation d'agressivité. On connaît plusieurs cas de charge en Birmanie. Il utiliserait au combat ses cornes et ses incisives, il achèverait l'adversaire en le piétinant.

Il serait logique que D. sumatrensis ait été observé en compagnie de Rh. sondaicus mais une telle rencontre n'a jamais été signalée à ma connaissance. On l'a vu à Sumatra en compagnie de divers autres grands herbivores : cerfs, sangliers, tapirs et éléphants (Brasser, 1950).

Rh. unicornis est le mieux connu des rhinocéros asiatiques. C. A. W. Guggisberg (1966, p. 138) lui impute des charges mortelles, mais qui seraient assez rares, et au cours desquelles le rhinocéros achèverait sa victime avec ses incisives plutôt qu'avec sa corne. Pour A. Hoogerwerf (1970, p. 103, citant P. Gee) le grand unicorne est en fait une bête agressive pouvant être très dangereuse et responsable chaque année de la mort de quelques humains. C. A. W. Guggisberg insiste sur son agilité et sa faculté de tourner très vite sur lui-même lorsqu'il court. Il signale que les éléphants fuient devant les rhinocéros (p. 139) et relate un combat (p. 139-140) où un rhinocéros blessé prit l'avantage sur deux tigres.

Rh. sondaicus a un comportement très proche de celui des autres rhinocéros. A. Hoogerwerf (1970, p. 78-79) note que les sens dominants sont l'odorat et l'ouïe, et que l'animal, qui peut se déplacer très vite dans un terrain à couverture dense, grimpe très facilement et est capable de courir et tourner sur lui-même bien mieux qu'un éléphant. Il semble qu'il soit très souvent agressif envers l'homme et parfois aussi envers les autres herbivores, bien qu'il ait été observé en train de paître avec des bantengs (Hoogerwerf, p. 97-103). Les jeunes pourraient être la proie de tigres mais un adulte n'a pas d'ennemi naturel.

4. LES RHINOCEROS ACTUELS ET L'HOMME

Pour chacune des cinq espèces actuelles il y a eu en moins d'un siècle réduction colossale des populations existantes.

D. bicornis est l'espèce actuelle la mieux représentée : un recensement de 1960 en évaluait l'effectif global entre 11 000 et 13 500 individus dont 7 000 pour le Kénya et la Tanzanie, les autres pays ne possédant qu'un petit nombre d'individus (Laurent & Guérin, 1974). Elle a disparu dans de nombreux pays qui faisaient partie de son aire de répartition historique, dont je rappellerai qu'elle s'étendait du Nord au Sud depuis l'Ethiopie jusqu'au Cap, d'Est en Ouest de l'océan indien jusqu'au Tchad, au Cameroun, à la Côte d'Ivoire et même jusqu'au Niger à l'Ouest de Niamey.

La réduction de l'aire d'habitat est encore plus flagrante pour les autres espèces. Pour C. simum C. P. Groves la met en évidence (1972, fig. 2) en donnant une carte de répartition aux alentours de 1850 et à l'heure actuelle. Pour D. sumatrensis des cartes analogues ont été plusieurs fois publiées (Anonyme, 1954 ; Dorst, 1965 ; Groves, 1967 a) et elles sont tout aussi convaincantes : l'espèce existait encore il y a moins d'un siècle depuis les frontières du Sikkim, du Bhoutan et du Siam jusqu'à Sumatra et Bornéo en passant par l'Assam, le Bengla-desh, la Birmanie, la Malaisie et le Sud de l'Indochine. Il en est de même pour Rh. unicornis que l'on trouvait autrefois dans toute la péninsule indienne et jusqu'à la frontière chinoise, en passant entre autre par la haute Birmanie. Enfin, pour Rh. sondaicus, l'aire de répartition historique était elle aussi particulièrement vaste (Anonyme, 1954 ; Dorst, 1965 ; Groves, 1967 a) et s'étendait de l'est des Indes jusqu'à la Chine, en Birmanie, Malaisie, Indochine, Java et Sumatra.

Plus encore que l'immensité des territoires concernés, la densité des populations était étonnante : C. P. Groves (1972 a, p. 227) rapporte qu'en Assam, entre 1860 et 1870, un chasseur abattit lui-même 44 Rh. sondaicus, en blessa au moins autant et rencontra plus de 60 cadavres pendant la même période. A Java au XVIII^e siècle la même espèce était si abondante qu'on distribuait des primes pour sa destruction (Hoogerwerf, 1970, p. 49). Tous les anciens récits évoquent l'incroyable densité en Afrique des D. bicornis et C. simum, qui pénétraient couramment dans les villages et que des chasseurs purent massacrer par centaines en fusillant à courte distance ces animaux qui n'avaient pas appris à craindre l'homme. Il est bien évident qu'une telle réduction des aires de répartition est uniquement imputable à l'action de l'homme. En effet, bien que quelques tentatives de domestication aient eu lieu, elles n'ont concerné que la seule espèce Rh. unicornis qui fut utilisée aux Indes comme animal de guerre, avec un trident fixé sur sa corne, puis plus tard comme bête de somme (Guggisberg, 1966, p. 130). Les relations homme-rhinocéros se sont pour le reste limitées à un seul rapport, la chasse. Je vais insister sur cette question à cause des importantes implications qu'elle a vis à vis de l'homme préhistorique.

La chasse peut être réduite à trois buts principaux (Laurent & Guérin, 1974) : *

- le sport : c'est tout l'attrait psychologique que présente, au prix d'un risque certain, la mise à mort à courte distance d'un animal très puissant et dangereux et la capture d'un beau trophée. C'est un type de chasse qui ne concerne guère que l'homme moderne et civilisé ; il n'existe de manière extensive que depuis une centaine d'années et n'a pris une réelle ampleur qu'à la suite du développement récent des moyens de communication. Rappelons que le rhinocéros constitue avec le buffle, le lion, la panthère et l'éléphant l'un des cinq "gibiers royaux" d'Afrique.
- l'extermination : il s'agit de détruire la grande faune d'une région donnée pour en faire un territoire agricole. On élimine ainsi les concurrents du bétail domestique, on protège les cul-

* Mon ami le Docteur H. Laurent a bien voulu relire ce chapitre et me faire profiter de son expérience .

tures et on assure la sécurité des humains. Ce type de chasse a été pratiqué systématiquement en Afrique du Sud et les premiers effets s'en faisaient déjà sentir du temps de H. M. D. de Blainville, vers 1850. On l'a vu mis en oeuvre encore récemment au Kenya (Laurent & Guérin, 1974) et le fait s'est aussi produit dans l'Oubangui-Chari au temps de la colonisation française (Gromier, 1936).

- le commerce : il vise à s'appropriier tout ou partie du corps des animaux abattus afin de les négocier. Il est arrivé que des rhinocéros soient chassés pour leur viande (C. simum en particulier avait la réputation d'être comestible et même savoureux) mais ce sont essentiellement les besoins de la pharmacopée orientale qui sont les moteurs de la chasse commerciale. On sait en effet que des propriétés magiques sont attribuées aux restes de rhinocéros, non seulement aux cornes mais à absolument toutes les parties du corps (Laurent & Guérin, 1974) ; la plus appréciée de ces propriétés est de constituer un aphrodisiaque souverain ; A. Hoogerwerf (1970, p. 63-69) donne le détail de toutes ces prétendues vertus, avec une importante bibliographie sur ce sujet. La croyance en ces propriétés magiques existait en Chine, et dans bien d'autres pays d'Asie du Sud-Est, depuis des temps immémoriaux : elle a provoqué une chasse intensive des espèces asiatiques. Rien de semblable n'existait parmi les ethnies africaines et c'est ici encore l'amélioration des moyens de communication qui a introduit en Afrique la demande (au sens commercial du terme) en restes de rhinocéros. E. Gromier (1936) date de 1927 les premières incidences de ce commerce en Afrique occidentale : la chasse y fut organisée par des trafiquants internationaux avec l'aide de potentats locaux et de chasseurs indigènes armés pour la circonstance. Un frein à ces pratiques a été mis lorsque des mesures de protection ont été édictées mais elles n'ont jamais totalement cessé et se traduisent actuellement par un braconnage malheureusement très vivace (Laurent & Guérin, 1974).

Ces trois types de chasse sont mal différenciés et surtout peu développés au niveau des populations humaines primitives. Ces populations sont très peu denses et les territoires disponibles sont immenses ; les moyens de communication sont réduits et limitent les relations commerciales ; beaucoup de ces populations ne pratiquent pas l'agriculture sédentaire ; enfin, et c'est le plus important à mon avis, la technologie de leurs armements n'est pas assez évoluée pour leur permettre d'affronter, en courant un risque raisonnable, un animal aussi puissant et aussi dangereux qu'un rhinocéros. Qu'on en juge ; il s'agit d'abattre un animal pesant une tonne et demie à trois tonnes, méfiant, très mobile et agressif, bien armé et protégé par un cuir très épais ; blessé, cet animal chargera à mort son adversaire, presque à coup sûr. Pour y arriver, trois possibilités : un coup foudroyant, un coup entraînant une chute immobilisante, ou un coup entraînant une hémorragie interne plus ou moins rapidement mortelle.

- le coup foudroyant est une atteinte directe au cerveau ou à la colonne cervicale ;
- la chute avec immobilisation est obtenue par lésion de la colonne vertébrale en arrière du cou, ou encore par atteinte de la ceinture scapulaire ou de la ceinture pelvienne ; il est à peu près certain que la fracture d'un os long n'entraîne pas une immobilisation effective ;
- l'hémorragie interne est plus ou moins rapidement mortelle lorsqu'elle concerne, dans l'ordre : le coeur, les gros vaisseaux du cou ou de la région de la base du coeur, les poumons, le foie, les gros vaisseaux abdominaux, les reins. Il importe de noter que dans ce cas, même touché au coeur, un rhinocéros est encore capable de se mouvoir, donc de charger, tant que l'irrigation et l'oxygénation du cerveau sont maintenues ; si le coeur est touché en phase systolique la durée de vie pourra être supérieure de quelques secondes à celle qui suit une atteinte en phase diastolique.

Quels sont donc les moyens disponibles ? un chasseur moderne disposant d'un fusil destiné à la grande chasse est parfaitement à même de réaliser l'un des coups mortels décrits plus haut. Il faut remarquer aussi que tous les témoignages de chasseurs professionnels, et aussi des amateurs qui chassèrent beaucoup en Afrique (voir les célèbres récits de Théodore Roosevelt ou d'Ernest Hemingway), concourent à affirmer que le rhinocéros lorsqu'il est bien touché encaisse mal les blessures graves et n'a

pas l'incroyable résistance d'un buffle ou d'un éléphant. Encore faut-il avoir les moyens de provoquer une blessure grave. Au dire de tous les spécialistes une balle en plein coeur ou la fracture d'un os long ne suffit pas à arrêter instantanément un rhinocéros qui charge à courte distance : un projectile de trop petit calibre, même extrêmement puissant, ne présente pas un effet de choc adéquat (cet effet de choc est fonction de l'énergie cinétique et de la surface d'impact). Un rhinocéros tiré de très près dans ces conditions est parfaitement capable de tuer son chasseur avant d'aller mourir plus loin. C'est pourquoi, bien qu'une arme moderne de petit calibre à canon rayé et grande vitesse initiale soit parfaitement capable de réaliser un coup mortel, elle ne peut arrêter net la charge d'un grand pachyderme qu'à condition de toucher le cerveau ; seuls les gros calibres (supérieurs à 9,5 mm) peuvent dévier une charge quel que soit le point d'impact. C'est en fonction de ce fait d'expérience que tous les traités de cynégétique recommandent l'emploi d'armes de gros calibres, les fusils d'un calibre égal ou inférieur à 8 mm n'ayant pas un effet de choc suffisant -et donc pas la puissance d'arrêt adéquate- pour stopper net une charge à courte distance et assurer ainsi un minimum de sécurité au tireur. Ces calibres sont donc formellement déconseillés et on préconise pour la chasse aux grands pachydermes (éléphants, rhinocéros et hippopotames tirés à terre) l'emploi de carabines à répétition d'un calibre de 9 à 11 mm tirant à une vitesse initiale comprise entre 750 et 900 m/s une balle blindée pesant 15 à 20 g, dotée d'une force de pénétration d'environ 7 kgm par mm² de section et développant une force vive initiale de 450 à plus de 600 kgm. On utilisait même, avant que leurs prix n'en aient fait des armes d'un luxe extraordinaire, des fusils à deux canons rayés dits "fusils express" tirant des projectiles d'un calibre de 11 à 15 mm, pesant 30 à 60 g et développant une force vive initiale pouvant être supérieure à 1 000 kgm. Notons sans entrer dans plus de détails que tous ces projectiles sont beaucoup plus puissants que ceux d'un fusil de guerre moderne, dont le calibre ne dépasse jamais 8 mm pour une masse d'une dizaine de grammes.

Les populations primitives ne disposent pas, et de loin, d'armes comparables, dont le prix est très élevé, l'entretien délicat et les munitions chères et difficiles à trouver. De quelles armes utilisables pour la grande chasse disposent-elles ? *

- la lance est la seule arme d'hast qui semble avoir été utilisée, en particulier à l'encontre de jeunes de C. simum et D. bicornis en Afrique occidentale (Gromier, 1936 ; Christy, 1952), mais ces auteurs n'ont pas été directement témoins du fait.
- la sagaie, lancée à la main ou avec un propulseur, et le javelot, plus lourd et lancé à la main, doivent être utilisés à très courte distance ; leur énergie à l'impact ne dépasse pas 50 kgm et une arme de ce type n'a pas une pénétration suffisante pour blesser gravement un pachyderme.
- la fronde lance un projectile d'une cinquantaine de grammes lâché à 130 m/s, pouvant développer une énergie de 42 kgm, avec une portée utile d'une centaine de mètres. Ce sont des performances intéressantes, analogues à celles qu'on peut attendre d'un pistolet moderne de 9 mm, mais ce n'est pas suffisant pour immobiliser un rhinocéros ; de plus la fronde est une arme peu précise, utilisée plutôt pour la saturation.
- la sarbacane est une arme très précise mais manque de puissance du fait même de son principe : elle ne peut être efficace qu'à condition d'employer des projectiles empoisonnés tirés à courte distance ; encore ceux-ci doivent-ils percer la peau de la victime, ce qui en restreint

* L'essentiel des données techniques concernant les armes "primitives" est extrait d'une série d'articles dus à A. Loki, P. Lorain et C. Bosson, parus dans "La Gazette des Armes", Paris, n° 21 à 27.

l'utilisation contre un gibier à peau épaisse. C. A. W. Guggisberg (1966, p. 103) écrit que D. sumatrensis fut chassé ainsi à Bornéo. Notons en outre que cette arme est très difficile à fabriquer : il s'agit de réaliser un tube rectiligne long de 2 à 3 m, à âme parfaitement cylindrique, ce qui implique des collages très délicats et des séchages avec utilisation de systèmes de contre-poids, donc une technologie déjà très évoluée.

- l'arc est entre des mains entraînées une arme puissante et précise, et ceci d'autant plus que l'ethnie qui l'utilise a atteint un degré élevé de développement technologique. Sans atteindre les extraordinaires performances des grands arcs olympiques modernes (dues entre autres à l'utilisation intensive de plastiques et d'alliages légers) l'arc "classique" tire à une vitesse initiale comprise entre 15 et 50 m/s une flèche de plus de 100 g. Très efficace contre un adversaire à peau tendre, surtout si l'on utilise judicieusement la cadence de tir qui peut être très élevée. Les indiens des grandes plaines d'Amérique du Nord, qui furent parmi les plus grands chasseurs à l'arc, tiraient les bisons de très près et recherchaient la multiplicité des atteintes - l'arc est peu efficace à l'encontre d'un grand pachyderme. Cependant E. Gromier (1936, p. 154) en signale l'emploi contre D. bicornis, avec des flèches empoisonnées, par les tribus Ouandorrobos et Ouakambas du Kenya et par les Kirdis des monts Alantikas du Cameroun.

- l'arbalète est de très loin la plus puissante et la plus précise des armes de jet. Elle est très supérieure aux armes à feu primitives mais sa réalisation relève d'une technologie avancée et implique la maîtrise de procédés métallurgiques complexes ; elle n'a d'ailleurs atteint son principal degré d'évolution qu'à la fin du moyen-âge en Europe.

- le fusil de traite encore répandu dans les pays sous-développés est une arme à silex ou à piston, se chargeant par la bouche, à canon lisse, dont les performances sont celles des fusils de la révolution française : le projectile est une balle sphérique en plomb d'un calibre de 15 à 19 mm tirée à une vitesse initiale de 200 à 300 m/s, développant une énergie maximale à l'impact d'environ 240 kgm. Ce fusil très long à recharger est très imprécis ; il peut certes théoriquement tuer un rhinocéros à courte distance mais ne peut en général mieux faire que blesser l'animal visé. On a signalé (Schnell, 1949) son emploi pour tirer des flèches à tranchant transversal sur des éléphants en Guinée et en Côte-d'Ivoire.

- les fusils "modernes" tendent actuellement à remplacer les fusils de traite ; ce sont des armes à répétition provenant des surplus des deux guerres mondiales. Seule l'énorme difficulté de l'approvisionnement en cartouches permet de limiter les dégâts, car il est bien évident que l'utilisation incontrôlée d'armes de ce type entraîne à long terme l'élimination totale de la grande faune.

Mieux vaut enfin ne pas parler de l'incidence sur la faune de la présence d'une troupe indisciplinée dotée d'un armement ultra moderne (fusils d'assaut et armes automatiques de groupe) : le fait s'est jusqu'ici produit une seule fois, en 1963, au Zaïre où 90 % des rhinocéros furent massacrés.

- le piégeage semble avoir été très peu utilisé à l'encontre des rhinocéros. Il y a d'abord la fosse-piège, munie ou non de pieux. Elle a été utilisée au Zaïre (aux limites du Parc national de la Garamba) pour capturer des C. simum (et l'un des squelettes conservés à Bruxelles a cette origine) ; les moyens à mettre en oeuvre sont considérables, en particulier pour creuser les fosses, et le résultat est en fin de compte assez aléatoire. Il y a ensuite les pièges à détente : masse armée tombant verticalement ou arc géant ou fusil chargé ; ces pièges sont installés au bord ou au dessus d'un sentier de jungle ; le passage d'un animal libère la détente ; de tels pièges ont été largement utilisés en Asie du Sud-Est et il est fort probable qu'ils aient permis occasionnellement de capturer des rhinocéros.

Toutes les méthodes de piégeage ont en commun la caractéristique de ne pas viser une espèce animale particulière, de fonctionner au passage de n'importe quel animal et de n'être limitées

que par leur puissance intrinsèque (taille de la fosse, ou effet vulnérant du piège à détente). Destinés le plus souvent à des gibiers de taille moyenne vivant en groupes relativement nombreux, il est logique que les divers pièges aient rarement été utilisés pour capturer des rhinocéros.

Ce panorama des moyens dont dispose l'homme pour chasser les rhinocéros montre à l'évidence que les ethnies primitives n'ont guère d'incidence sur les populations de rhinocéros. Cependant il est clair que la chasse commerciale et le braconnage mettent en danger l'existence même de nombreuses espèces animales et tout particulièrement celle des rhinocéros. Il reste cependant des raisons d'espérer : toutes les fois qu'une population de rhinocéros s'est trouvée réellement protégée contre toute espèce de braconnage, ses effectifs ont crû à une vitesse impressionnante. Un accroissement sensible a été noté même lorsque la protection était notoirement insuffisante : ce fut le cas pour D. bicornis en Afrique noire française (Dutey, 1954, p. 208-209) et pour Rh. sondaicus à Ujung-Kulong à Java (Hoogerwerf, 1970).

5. RESULTATS GENERAUX SUR L'ECOLOGIE ET L'ETHOLOGIE APPLIQUABLES AUX RHINOCEROS FOSSILES

Il est possible d'obtenir à partir des résultats des observations faites sur les espèces actuelles quelques règles générales transposables aux rhinocéros fossiles :

- chaque espèce de rhinocéros vit dans un environnement végétal précis ; même si l'espèce est peu spécialisée et très ubiquiste elle consomme une quantité limitée d'espèces végétales bien définies. Les plantes consommées sont caractéristiques de chaque espèce.
- les rhinocéros sont des animaux assez sédentaires aux habitudes très régulières, pouvant cependant se déplacer beaucoup en cas de nécessité, en particulier pour aller boire, ce qui les rend indépendants de la proximité immédiate d'un cours d'eau ; ils sont facilement montagnards ;
- les rhinocéros ne sont pas des animaux territoriaux, la seule espèce qui le soit un peu étant aussi la seule espèce grégaire. Sauf pour celle ci ils vivent solitaires ou par couples, plus rarement en petites familles, mais l'absence de territorialité permet l'existence d'un grand nombre d'individus même sur un territoire restreint.
- la gestation est longue (16 à 19 mois), l'espacement entre deux naissances est élevé (2 ans et demi à 4 ans) et il n'y a en général qu'un petit par portée, mais la mortalité infantile est basse car la mère s'en occupe très longtemps. La longévité est grande. Le taux de reproduction est donc assez élevé.
- les rhinocéros sont très myopes et leurs sens dominants sont l'ouïe et l'odorat. Méfiants, ils ne tolèrent pas la proximité de l'homme ni des grands fauves et sont facilement agressifs. Ils tolèrent en général les autres herbivores, moins facilement les éléphants. Des rhinocéros d'espèces différentes peuvent être rencontrés ensemble. A l'état adulte et en pleine possession de leurs moyens les rhinocéros n'ont pas de prédateurs. Les combats entre mâles, l'enlisement et la noyade peuvent être responsables de morts accidentelles.
- les populations humaines primitives les chassent peu car elles ne disposent pas de moyens adéquats, surtout pas d'un armement suffisant. Ce n'est qu'à partir d'une période très récente que l'homme a pu éliminer les rhinocéros de régions entières.

V

CONCLUSION A LA PREMIERE PARTIE

L'étude des cinq espèces actuelles, selon les différents points de vue que nous venons d'envisager dans cette première partie, nous conduit à un assez grand nombre de résultats à caractères général, résultats qui peuvent être transposés à l'ensemble des représentants néogènes et quaternaires de la famille. Ces résultats peuvent être regroupés en deux grandes catégories :

- les différentes espèces de rhinocéros sont parfaitement distinctes sur le plan anatomique (crâne, mandibule, dents, squelette post-cranien), il est donc possible d'établir pour chaque espèce une définition précise. Les dents et les os pris isolément sont presque toujours déterminables au niveau spécifique. Chaque espèce évolue de façon sensible au cours de son existence, cette longévité pouvant être très variable ; la découverte, dans des conditions stratigraphiques bien établies, de quelques restes anatomiques en bon état de conservation pourra donc souvent permettre, au delà de la détermination spécifique, d'appréhender le degré de l'évolution à l'intérieur de l'espèce et contribuer de ce fait à la datation du gisement.
- les rhinocéros constituent un groupe plein de vitalité comprenant des espèces vivant dans des milieux variés mais très étroitement définis ; ces animaux sont en effet très dépendant de l'environnement, en particulier végétal. Ils sont normalement indifférents aux prédateurs et très peu sensibles à l'impact humain lorsqu'ils sont confrontés à des populations technologiquement peu évoluées. Ces caractères permettront de préciser, chaque fois que des restes de rhinocéros fossiles seront découverts, la paléoécologie du gisement.

Depuis la première partie du Miocène terminal (Vallésien) jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur plus de vingt espèces de rhinocéros ont vécu en Europe occidentale. Beaucoup de ces espèces appartiennent à des genres actuels ou proches de genres actuels ; elles ont pour la plupart occupé des niches écologiques homologues de celles qu'occupent les espèces actuelles. L'évolution des rhinocéros en Europe occidentale du Vallésien au Pléistocène se traduit par un ensemble complexe dans l'espace et dans le temps, ensemble constitué par la coexistence fréquente de plusieurs espèces, par l'évolution sur place mêlée à des migrations, par une durée de vie et une capacité d'évolution très variables d'une espèce à l'autre, enfin par l'existence pour chaque espèce d'un biotope préférentiel précis.

Il m'est apparu commode de subdiviser cet ensemble en trois "carrefours" correspondant chacun à une succession de niveaux selon un cadre stratigraphique bien défini. Chaque carrefour constitue donc une tranche de temps au cours de laquelle on constate la présence, l'évolution et l'association de telle ou telle espèce. Les trois carrefours seront dans l'ordre :

- miocène supérieur et terminal (Vallésien et Pikermien)
- plio-villafranchien
- pléistocène moyen et supérieur.

Il sera très souvent possible de rechercher des subdivisions plus fines à l'intérieur de chaque carrefour, ce qui nous amènera à une tentative de biozonation ; les biozones proposées, qui tiendront compte des autres grands mammifères associés aux rhinocéros, seront dans toute la mesure du possible calées sur le schéma établi en 1975 par P. Mein. Toutes les fois qu'il sera possible j'essayerai d'établir une corrélation avec les échelles établies exclusivement sur les micromammifères, ainsi qu'avec les niveaux sédimentaires marins intercalés dans les séries fossilifères continentales.

Deuxième Partie

LE CARREFOUR DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR

LE CADRE BIOSTRATIGRAPHIQUE

J'utilise comme système de référence la biozonation du Néogène méditerranéen telle que l'a établie P. Mein (1975) à partir des mammifères ; j'étends ce système à la Grande-Bretagne et au Bénélux ; je ne tiens pas compte de l'Europe centrale et orientale, ni de l'Afrique du Nord, qui sont hors de notre propos.

Les travaux qui ont servi à mettre au point ce cadre, et à y situer les gisements à rhinocéros, sont très nombreux ; ils ressortent en gros à 4 catégories :

- évolution d'un groupe zoologique sur une aire géographique importante ; les études de cette catégorie sont représentées par M. T. Alberdi (1974) et A. Forsten (1968) pour les équidés ; L. Ginsburg (nombreux travaux) pour plusieurs groupes, particulièrement les carnivores ; J. M. Golpe (1972 ; 1974) pour les suidés ; E. Heintz (1971) pour les gazelles ; K. A. Hünermann (1968) pour les suidés ; P. Mein (nombreux travaux, particulièrement 1970) pour les micromammifères ; P. Sondaar (1962 ; 1971 ; 1974) pour les équidés ; L. Thaler (1964) pour les rongeurs ; H. Tobien (1973 ; 1976) pour les proboscidiens ; G. Truc (1971 ; 1972) pour les gastropodes continentaux ; il faut y ajouter divers travaux de E. Thenius, H. Zapfe, J. Melentis, consacrés à plusieurs groupes zoologiques en Europe centrale et orientale, et la toute récente thèse de J. Santafé (1978) sur les rhinocéros néogènes du Vallès-Penedès.
- corrélations stratigraphiques à l'échelle d'un bassin ou d'une région géographique bien délimitée ; citons à titre d'exemple les travaux de F. Crouzel (1957) sur le Miocène d'Aquitaine, de M. Crusafont Pairo (nombreux travaux) sur l'Espagne, de G. Demarcq (1970) sur le Miocène rhodanien.
- études monographiques de gisements importants ; dans la ligne des travaux classiques de A. Gaudry (1873) sur le Mont Léberon ou de C. Depéret sur les gisements miocènes de la région lyonnaise, citons les études de J. Viret (1951 et 1961) sur La-Grive-Saint-Alban, de B. Engesser (1972) sur Anwill ...

- synthèses biostratigraphiques à partir de gisements à mammifères ; ce sont les travaux de E. Aguirre (1971 ; 1976 en collaboration avec J. Morales, 1976, M. Crusafont (1974) ; L. Ginsburg (1974) ; C. Guérin & P. Mein (1971) ; P. Mein (1975), L. Thaler (1964) ; E. Thenius (1974).

Le carrefour du Miocène supérieur correspond à la succession des biozones n° 9 à 13 de P. Mein. La fréquente citation dans les listes fauniques de rhinocéros plus anciens m'a amené à étudier les rhinocéros à partir de la zone 6.

Les 5 biozones concernées sont fondées à la fois sur des associations de faune et sur le degré d'évolution atteint par les représentants de certaines lignées zoologiques caractéristiques. De nombreuses corrélations sont possibles avec les biozones à rongeurs établies depuis les travaux de L. Thaler à partir de 1964. Ces biozones ont été définies à l'origine à partir de gisements que l'on a tenté de hiérarchiser dans le temps ; certains de ces gisements ne sont que de simples sites ponctuels mais d'autres correspondent à de véritables formations stratifiées affleurant parfois sur plusieurs dizaines de kilomètres carrés.

Certains gisements ont aussi livré des microflores, et plus rarement des macroflores : dans ces deux cas la paléoécologie peut donc être précisée.

Certains gisements s'intercalent dans des séries marines permettant dès lors des corrélations avec l'échelle stratigraphique internationale.

D'autres gisements se sont constitués en partie avec des matériaux d'origine volcanique ou sont recouverts de coulées volcaniques ; des datations absolues ont donc été possibles bien que malheureusement en nombre insuffisant. J'ai essayé d'exploiter au maximum l'ensemble de ces données.

Les 5 biozones du Miocène supérieur se présentent donc de la façon suivante :

Zone 9

Equivalences :

- avec la zonation à rongeurs : zone de Sabadell pro parte de L. Thaler (1964) ; première sous-zone (non dénommée) de la zone de Sabadell pour J.L. Hartenberger, J. Michaux & L. Thaler (1966).

Quelques gisements repères à rhinocéros :

Saint-Jean-de-Bournay ; Can Llobateres ; Can Ponsic ; Nombrevilla ; Pedregueras ; Eppelsheim ; Höwenegg.

Principaux rhinocéros :

Aceratherium tetradactylum forme évoluée ; A. incisivum ; A. simorreense ; Dicerorhinus sansaniensis forme évoluée ; D. steinheimensis ; D. schleiermacheri ; Brachypotherium goldfussi.

Définition (P. Mein, 1975, modifié pour les rhinocéros)

- formes caractéristiques de lignées évolutives :

Ruscinomys thaleri ; Eumyarion leemani ; Rotundomys sabadellensis ; R. hartenbergeri ; Chalicotherium goldfussi.

- associations :

Hipparion primigenium + Gomphotherium angustidens + Tetralophodon longirostris ; Aceratherium tetradactylum forme évoluée + Dicerorhinus schleiermacheri ; D. sansaniensis forme évoluée + Aceratherium incisivum.

- Apparitions :

Progonomys ; Rotundomys ; Muscardinus ; Machairodus ; Indarctos ; Hipparion ; Microstonyx ; Miotragocerus ; Amphiprox ; Tapirus priscus ; Brachypotherium goldfussi ; Dicerorhinus schleiermachi ; Aceratherium incisivum.

Paléoflores :

H. Méon (1970) a montré l'apparition d'une microflore d'âge vallésien ancien à la base du sondage d'Ambérieu-en-Bugey : elle indique un paysage forestier avec 20 à 60 % de Conifères ailées, des Taxodiacées, des Bétulacées, des Juglandacées, et Liquidambar.

A Eppelsheim, une macroflore a été décrite dès 1921 avec Quercus, Fagus, Laurophyllum, Aralites, Bumalia, Cinnamomum, Taxodium, Sequoia, palmiers, etc. qui traduisent un environnement de forêt humide (Wenz, 1921).

Corrélations marines :

Selon J. A. Van Couvering (1972), la zone 9 correspond à la base du Tortonien.
Pour P. Mein (communication orale) la zone MN 9 correspond :

- . dans la zonation de Blow, à la fin de la zone N 13, à l'ensemble de la zone N 14 et au début de la zone N 15
- . dans la zonation à nannofossiles de Martini, au sommet de la zone NN 7, à l'ensemble de la zone NN 8 et à la base de la zone NN 9.

L'étage marin correspondant est le Serravalien supérieur.

Chronologie absolue :

Höwenegg : entre $12,4 \pm 1$ et $10,8 \pm 0,4$ Ma (Jaeger et alii, 1975).

Zone 10

Equivalences :

Avec la zonation à rongeurs : zone de Sabadell pro parte de L. Thaler (1964) ; 2° et 3° sous-zones (non dénommées) de la zone de Sabadell (Hartenberger, Michaux & Thaler, 1966).

Quelques gisements repères à rhinocéros :

Montredon ; Soblay, Masia del Barbo ; Villadecaballs.

Principaux rhinocéros :

Aceratherium incisivum ; A. simorreense ; Dicerorhinus schleiermachi.

Définition (Mein, 1975, légèrement modifiée) :

- formes caractéristiques de lignées évolutives :

Progonomys hispanicus ; P. lavocati ; Pliopetaurista bressana ; Eliomys hartenbergeri ; Rotundomys bressanus ; R. montisrotundi ; Hipparion depereti.

- associations :

Schizochœrus + Conohyus ; Anchitherium + Ictitherium ; Pliohyrax rossignoli + Aceratherium simorreense.

- Apparitions :

Kowalskia, Pliopetaurista ; Schizochœrus ; Birgerbohlinia ; Samotherium ; Simocyon ; Ictitherium.

Paléoflores :

Dans le bassin de la Seu de Urgell (ou se trouve le gisement à mammifères d'El Firal) A. Sanz de Siria Catalàn a étudié en 1977 une abondante macroflore provenant de plusieurs sites. Il y a une nette dominance arbustive, avec des arbres très nombreux : Alnus, Betula, Carpinus, Ostrya, Fagus, Quercus, Myrica, Juglans, Pterocarya, Populus, Salix, Ficus, Ulmus, Zelkova, Banksia, Cinnamomum, Caesalpinia, Casia, Acer, Sapindus, Ailanthus, Myrsine, Diospyros, Fraxinus ... Parmi les herbacées se trouvent des papilionacées, Andromeda, Typha, Phragmites et Potamogeton. Cette végétation traduit selon l'auteur un climat tropical sec, les végétaux s'étageant autour d'un bassin lagunaire.

A. Azambujeira, C. Texeira & J. Pais (1976) signalent une flore à affinités asiatiques et caractéristique d'un climat humide : Populus tagana, Trappa aff. natans, Phyllites azambugensis, Phyllites sp., Cinnamomum aff. polymorphum et ? Phragmites sp.

Corrélations marines :

Selon P. Mein (communication orale s'appuyant sur les résultats du 6^e congrès du néogène méditerranéen à Bratislava, septembre 1975), les équivalences sont les suivantes :

- . avec les zones de Blow : N 15 supérieure plus N 16 inférieure
- . avec les zones de Martini : NN 9 supérieure et NN 10 inférieure.

Les étages marins correspondants sont le Serravalien terminal et le Tortonien inférieur.

Chronologie absolue :

Il n'en existe pas à ma connaissance.

Zone 11

Equivalences :

Avec la zonation à rongeurs : sommet de la zone de Sabadell (Hartenberger, Michaux & Thaler, 1966).

Quelques gisements repères à rhinocéros :

Priay ; formation de Vienne (Isère) ;

Principaux rhinocéros :

Aceratherium incisivum ; Dicerorhinus schleiermacheri

Définition (Mein, 1975) :

- formes caractéristiques de lignées évolutives :

Protozapus intermedius ; Valerymys vireti ; Parapodemus lugdunensis ; Allospalax plenus ; Epimeriones austriacus.

- Associations :

On n'a pas encore pu en mettre en évidence dans cette zone.

- apparitions :

Dipoides, Protozapus, Allospalax, Parapodemus, Valerymys.

Paléoflores :

A Priay, la microflore étudiée par H. Méon (in R. Combémourel et alii, 1970) montre une dominante forestière avec 30 % de Conifères ailées, des Cupulifères, des Juglandacées, des Myricacées et des Bétulacées. A Orignac une étude de J. Sauvage (1957) met en évidence une forêt à Taxodiacées dominantes, Alnus, des Cupulifères (20 %), des Myricacées et des Juglandacées.

A Mollon, c'est toujours le même type de paysage, avec 5 à 95 % de Conifères ailées, et 5 à 70 % de Taxodiacées (Méon, 1970).

Corrélations marines :

Selon P. Mein (communication orale), les équivalences sont les suivantes :

. avec les zones de Blow : zone N 16 supérieure plus zone N 17 inférieure .

. avec les zones de Martini : zone NN 10 supérieure et zone NN 11 inférieure.

Etage marin correspondant : Tortonien inférieur et moyen.

Chronologie absolue :

Il n'en existe pas à ma connaissance.

Zone 12

Equivalences :

Avec la zonation à rongeurs : partie inférieure de la zone de Teruel (Thaler, 1964); première sous-zone (non dénommée) de la zone de Teruel (Hartenberger, Michaux & Thaler, 1966).

Quelques gisements repères à rhinocéros :

Los Mansuetos.

Principaux rhinocéros :

Aceratherium incisivum forme évoluée ; D. schleiermacheri forme évoluée.

Définition (Mein, 1975) :

- formes caractéristiques de lignées évolutives :

Pseudoruscinomys schaubi, Occitanomys adroveri, Valerymys turolense.

- associations :

Choerolophodon + Enhydriodon

- apparitions :

Choerolophodon, Turicius, Ancylotherium, Helladotherium, Oioceros, Bohlinia, Palaeoryx, Protoryx, Helicophora, Pliocervus, Enhydriodon, Baranogale.

Paléoflores :

Non signalées dans cette zone.

Corrélations marines :

Selon P. Mein (communication orale), les équivalences sont :

. avec les zones de Blow : zone N 17 supérieure.

. avec les zones de Martini : zone NN 11 moyenne.

Etage marin correspondant : Tortonien supérieur.

Chronologie absolue :

Les niveaux inférieurs de Samos ont été datés selon J. A. Van Couvering (1972) entre 9,3 ± 0,7 et 8,5 ± 0,8 Ma.

Zone 13

Équivalences :

Avec la zonation à rongeurs : partie supérieure de la zone de Teruel (Thaler, 1964) ; deuxième sous-zone (non dénommée) de la zone de Teruel (Hartenberger, Michaux & Thaler, 1966) ; sous-zone d'Arquillo de la zone de Teruel.

Quelques gisements repères à Rhinocéros :

Luberon ; Alcoy ; Arquillo ; La Alberca ; Venta del Moro.

Principaux rhinocéros :

Aceratherium incisivum forme évoluée ; Dicerorhinus schleiermacheri forme évoluée ; Diceros pachygnathus.

Définition (P. Mein, 1975) :

- formes caractéristiques de lignées évolutives :

Apodemus primaevus, Cricetus kormosi, Ruscinomys lasallei, Kowalskia lavocati, Pannonicola brevidens, Anomalomys viretschaubi, Hispanolagus crusafonti, Veterilepus hungaricus, Hippopotamus primaevus.

- associations :

Hippopotamus + Machairodus ; Anancus + Dinotherium.

- apparitions :

Apodemus ; Pannonicola ; Amblycoptus ; Paraethomys ; Veterilepus ; Anancus ; Hippopotamus ; Sus ; Paracervulus ; Parabos ; Urmibos.

Paléoflores :

Une microflore a été récemment décrite à Venta del Moro par E. Van Campo (1976) ; parmi ses prélèvements deux correspondent à des niveaux à mammifères. Le premier (NP 1) contient 27,5 % d'arbres (dont 13 % de conifères et des Oléacées, Fagacées, Gnétacées, Ulmacées, Juglandacées), 39,5 % d'herbacées (Graminées, Composées et Plantaginacées surtout) et 11 % de spores d'algues d'eau douce ; il y a moins de 0,5 % d'éléments tropicaux, le milieu est palustre. Le second prélèvement (NP 5) recèle 31 % d'arbres (dont 22,5 % de conifères et des Oléacées et Malvacées), 36,5 % d'herbacées (Graminées, Composées, Vitacées) et 36 % de spores d'algues d'eau douce ; il y a 3 % d'éléments typiquement tropicaux, le milieu est à tendance lacustre. Dans les deux cas il s'agit d'une végétation tropicale subhumide avec tendance lacustre ou palustre.

A Pikermi, J. Mercier & J. Sauvage (1966) mettent en évidence, outre la forêt à Conifères (surtout Abiétacées) dominants et à Angiospermes avec nombreux Quercus, la présence d'herbacées (essentiellement Graminées et Composées) pouvant parfois atteindre un pourcentage très important.

Corrélations marines :

La Alberca (Mein et alii, 1973) : le gisement est intercalé dans les formations marines du Messinien.

La zone 13 a les correspondance suivantes :

- . avec la zonation de Blow, zone N 18.
- . avec les zones de Martini, zone NN 11 supérieure et base de la zone NN 12.

Etage marin correspondant : Tortonien terminal et Messinien.

Chronologie absolue :

Libria, 6,5 à 7 Ma (de Bruijn et alii, 1975).

II

GÉNÉRALITÉS SUR LES RHINOCÉROS DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR

Les restes de rhinocéros du Miocène supérieur d'Europe Occidentale appartiennent à une dizaine d'espèces différentes réparties dans 5 genres. Cinq de ces espèces sont assez fréquentes et de ce fait relativement connues. Les autres sont à peu près ignorées dans le cadre spatio-temporel qui nous importe :

- soit parce que d'origine étrangère et n'apparaissant qu'exceptionnellement en Europe Occidentale : c'est le cas de Diceros pachygnathus, connu essentiellement en Europe Orientale et au Proche-Orient.
- soit parce que rares mais représentant un genre si particulier que n'importe quelle pièce osseuse est immédiatement reconnaissable : c'est le cas du genre Brachypotherium, qui de plus correspond à un biotope bien défini.
- soit parce qu'on ne les connaît toujours qu'exceptionnellement et que les rares restes isolés doivent probablement être rapportés à des survivants de genres ou d'espèces disparus ailleurs au Miocène moyen : c'est le cas de cf. Prosantorhinus.

Le matériel disponible est beaucoup plus rare que celui des périodes plus récentes ; il est plus dispersé ; il provient souvent de collections anciennes et son contexte stratigraphique est alors obscur. Ces faits se traduisent, pour chaque espèce, par une synonymie longue mais généralement simple : toutes ont été confondues entre elles et aussi avec des espèces du Pliocène et du Miocène moyen, pendant que les attributions génériques variaient selon l'époque et surtout le schéma phylogénétique adopté par chaque auteur. Il faut dire que le matériel de comparaison disponible dans les établissements de recherche est fréquemment mal déterminé et que ces fausses déterminations sont souvent authentifiées par les plus grands noms de la paléontologie, ce qui tend à perpétuer les erreurs. J'ai commis une telle erreur il y a quelques années ; j'ai cru reconnaître Dicerorhinus schleiermachi dans quelques dents isolées provenant du nouveau gisement de Priay (Combémoré, Guérin & Méon-Vilain, 1970). Je m'étais fondé sur leur identité avec des éléments homologues provenant du riche matériel de Montredon, déterminé comme tel successivement par C. Depéret, F. Roman puis J. Viret. Il faut remarquer que les deux derniers devaient avoir eu toutefois quelques remords puisqu'ils avaient signalé "Rhinoceros schleiermachi, petite race de Montredon". Beaucoup de temps et une étude minutieuse des holotypes m'ont

permis de comprendre que le rhinocéros de Priay et une bonne part du matériel de Montredon étaient en fait Aceratherium incisivum. L'erreur s'étendait jusqu'à la sous-famille. Je dois ajouter qu'une remarque de K. Heissig avait largement confirmé mes doutes : il m'avait dit être frappé par la ressemblance de mon matériel de Priay et Montredon, avec le Dicerorhinus belvederensis Wang qu'il rapportait par ailleurs au genre Aceratherium (ce qui montre incidemment que la distinction des deux genres -et a fortiori des deux sous-familles- n'est pas aussi évidente qu'on pourrait le croire). De plus K. Heissig me procura un moulage du type de "D". belvederensis qui ne me parut pas différent spécifiquement de Aceratherium incisivum. J'ai donc toutes les raisons d'attribuer maintenant les restes de Priay et une grande partie de ceux de Montredon à A. incisivum.

Toutes les espèces du Miocène supérieur d'Europe Occidentale sont passées en revue ci-après dans l'ordre chronologique de leur apparition à l'intérieur de chaque genre et éventuellement de chaque sous-genre.

1. GENRE ACERATHERIUM KAUP, 1832, 1834

Il s'agit d'un genre abondamment représenté depuis l'Oligocène ; trois espèces existent encore au Miocène supérieur et en sont sans doute les ultimes représentants européens. Ce sont des rhinocéros de taille moyenne ou petite ; les os nasaux sont minces, rectilignes longitudinalement, reculés en arrière et tendant à se raccourcir ; ces os ne supportent pas de corne ; nous verrons plus loin qu'il est traditionnel de leur en attribuer une très réduite mais que cela se discute. Le toit crânien rectiligne est oblique vers l'avant et le bas. La denture frontale est puissante, surtout les défenses inférieures. Les dents jugales brachyodontes montrent une hypertrophie caractéristique de l'étranglement du protocône, s'accroissant de P³ vers les molaires alors que le cingulum interne très fort aux prémolaires tend à décroître aux molaires, sur lesquelles il devient discontinu. Aux prémolaires inférieures le profil en long des vallées antérieures présente un point d'inflexion caractéristique. Le segment distal des membres est allongé. Dans le sous-genre nominal la patte antérieure comporte 4 métacarpiens et 4 doigts fonctionnels.

A. Aceratherium (Aceratherium) tetradactylum (Lartet, 1837, 1839, 1842)

Acérathère de taille moyenne, défini à Sansan, abondant dans les zones 6 et 7 et survivant encore dans la zone 9. J'ai étudié le matériel provenant de 10 gisements ou formations de France, Espagne et Allemagne fédérale ; 4 de ceux-ci (3 en Espagne et un en France) appartiennent à la zone 9 et s'insèrent donc dans le cadre temporel qui nous intéresse.

La synonymie n'appelle pas de remarque particulière sinon que l'espèce, très souvent citée, a été fréquemment confondue avec Dicerorhinus sansaniensis qui est contemporain et de taille voisine, et aussi avec A. incisivum qui lui ressemble et paraît lui succéder partiellement au Vallésien inférieur puis totalement au Vallésien moyen. On se reportera à J. Santafé (1978, p. 202 par exemple) qui donne une synonymie limitée à l'Espagne mais tout à fait exemplaire. K. Heissig (1976, p. 64) donne une synonymie générale très résumée.

B. Aceratherium (Aceratherium) incisivum Kaup, 1832, 1834

Acérathère de taille moyenne à assez grande, dont la stature est très légèrement inférieure à celle de l'espèce précédente ; il est défini à Eppelsheim et dans d'autres gisements géographiquement proches. K. Heissig (1972, p. 59) a attiré l'attention sur les incertitudes d'origine qui obèrent le matériel-type : J. J. Kaup a en effet décrit des pièces provenant pour l'essentiel d'Eppelsheim, mais aussi d'Oppenheim qui doit être de même âge (Wagner, 1947) et également de Budenheim, beaucoup plus

connu comme gisement oligocène (Tobien, 1968) mais qui a toutefois livré aussi une faunule d'âge vallésien (Hünemann, 1968). J. J. Kaup cite aussi d'autres gisements de moindre importance et l'absence d'holotype clairement désigné complique le problème.

A. incisivum apparaît au Vallésien inférieur (zone 9) et persiste jusqu'à la fin du Pikermien (zone 13). J'ai vérifié sa présence dans 23 gisements et formations de France, d'Espagne et d'Allemagne fédérale.

La synonymie ne présente pas de caractère particulier mais elle est exemplaire des confusions interspécifiques et intergénériques classiques dans le Miocène supérieur. Avant d'y ajouter quelques éléments nouveaux, je préciserai que le matériel défini en 1978 par J. Santafé comme "Aceratherium bi-tetradactylum-incisivum nouvelle forme" me paraît être une sous-espèce locale, plutôt primitive et qui trouve peut-être son origine dans un isolement géographique. Dans la synonymie j'inclus Dicerorhinus belvederensis Wang, 1929 et évidemment Aceratherium belvederense (Wang) ; j'inclus également Dicerorhinus schleiermacheri de Montredon et particulièrement lorsqu'il est précisé "petite race de Montredon", in Depéret, Roman, Viret, Guérin et D. schleiermacheri Guérin de Priay. J'en exclus enfin le rhinocéros de Pont-de-Gail, qu'il soit désigné comme Aceratherium sp. Teilhard in Marty ou comme Ac. incisivum et Dic. belvederensis in Ginsburg, 1975.

C. Aceratherium (Alicornops) simorreense (Lartet, 1851)

Petit acérathère aux membres courts dont le statut générique a été sans aucun doute plus fluctuant que pour tous les rhinocéros de cette période. L'espèce a été définie dans la zone 7 avec comme gisement-type Simorre. Après la pulvérisation de l'ancien genre Rhinoceros et sa réévaluation qui le limita aux espèces unicornes d'Asie du Sud-Est, l'espèce fut un certain temps attribuée au genre Dicerorhinus (exemple : J. Viret, 1961, p. 65). C'est dans le travail publié en 1966 de D. A. Hooijer (note infrapaginale, p. 142) qu'elle a été rapportée pour la première fois au genre Aceratherium. L'étude de nombreux exemplaires de rangées dentaires, dont un moulage du type obligeamment donné par L. Ginsburg, m'a rapidement convaincu que nous avons affaire à un Aceratherium, différent cependant du sous-genre nominal entre autres par sa taille et ses proportions. Cette distinction a d'ailleurs tout récemment justifié deux attributions génériques successives :

- d'abord en 1975 par L. Ginsburg qui le range dans le genre Dromoaceratherium Crusafont et Villalta, 1955. Cette attribution qui n'est pas reprise par J. Santafé (1978) ne me paraît pas justifiée : la diagnose originelle de ce genre fait apparaître des éléments très particuliers, avec un mélange de caractères à la fois primitifs (tétradactylie des membres antérieurs) et spécialisés (os des membres extrêmement élancés, autopodes d'allure tapiroïde) que A. simorreense ne présente pas.

- puis en 1976 par K. Heissig qui le range dans le genre Mesaceratherium qu'il avait créé en 1969 comme nouveau sous-genre. Cet auteur, en 1972, ne classe pas A. simorreense dans le sous-genre Dromoaceratherium ; cette même année il remarque que l'espèce doit être classée parmi les acérathères au crâne moderne, ce qui est d'autant plus intéressant qu'on n'a publié aucune véritable description de crâne de A. simorreense. E. Lartet (1851) fait allusion à la découverte d'un crâne sur lequel il ne donne qu'une seule indication : empreinte d'une petite corne sur les os du nez ; je n'ai jamais vu cette pièce et j'ignore où elle se trouve. D'autre part O. Roger (1900, pl. I, fig. 5) figure un fragment d'arrière crâne provenant de Steinheim et conservé à Stuttgart : la très brève description concerne un individu juvénile et en mauvais état de conservation. Je dois ajouter que la diagnose originelle de Mesaceratherium ne me paraît pas susceptible de recouvrir les restes de A. simorreense qu'il m'a été donnés d'étudier. Celle-ci (Heissig, 1969, p. 90-91) se fonde sur les incisives, la symphyse mandibulaire et les dents jugales. En ce qui concerne ces dernières, je ne vois dans la molarisation des prémolaires supérieures rien d'autre qu'un des effets du double gradient qui se traduit par le développement en sens inverse de l'étranglement du protocône et du cingulum interne ; d'autre part il est bien connu que les dents extrêmes de la rangée dentaire (P_1^1 ou $\frac{2}{2}$ et M_3^3 en l'occurrence) sont beaucoup plus variables que les autres, c'est particulièrement évident quand on observe les rhinocéros actuels. K.

Heissig en 1976 s'appuie sur du matériel oligocène (Spillmann, 1969) pour hisser Mesaceratherium au rang de genre et y incorporer A. simorreense. Le complément de diagnose fourni à cette occasion (Heissig, 1976, p. 73 et 74) est fondé sur des caractères crâniens très clairs (sans doute s'agit-il des crânes oligocènes) et des remarques odontologiques. Il n'est fait allusion dans la néodiagnose de l'espèce qu'à des caractères odontologiques vagues ("Backenzähne brachyodont. Obere P. molariforme",...) ou même contradictoires avec ceux que j'ai relevés ("Alle oberen Backenzähne und die unteren P. zeigen die Tendenz zur Bildung eines langen, basalen Aussencingulums"). Il est fait aussi allusion à un raccourcissement marqué des extrémités, il est dit aussi que celles-ci sont élancées, de façon dubitative p. 74 et affirmative p. 101. Certes les métapodes sont courts, mais l'espèce est petite. On verra dans le chapitre "rapports des segments de membres" ce qu'il faut en penser. Enfin K. Heissig attribue à "M. simorreense" de très puissantes défenses inférieures et là je suis entièrement d'accord. Je regrette qu'il n'ait pas discuté la curieuse affirmation de E. Lartet, qui indique que ces défenses sont "quelquefois nulles dans les mâchoires d'individus adultes."

Quoiqu'il en soit L. Ginsburg et moi agréons tout à fait à la nécessité de séparer A. simorreense des Aceratherium au sens strict. Ne pouvant utiliser l'un ou l'autre des deux taxons que je viens de discuter, nous avons proposé en 1979 le nouveau sous-genre Alicornops.

A. (A.) simorreense apparaît dans la zone 6 (Ginsburg, 1975) et perdure jusqu'à la fin du Vallésien moyen, zone 10 (Ginsburg & Guérin, 1979 ; Guérin, 1979). J'ai étudié le matériel de 22 gisements de France, Espagne et Allemagne fédérale ; 14 de ceux-ci sont vallésiens.

La synonymie montre les habituelles confusions d'espèces et, en plus, des confusions de genres. Ces confusions n'ont même pas été empêchées par de grandes différences de taille : on verra lors de la revue des gisements que ce fut entre autres le cas pour le rhinocéros de Saint-Agoulin, dont on fit un D. schleiermacheri. Je rappellerai que l'espèce compte deux synonymes qui lui sont propres, Rhinoceros cimogorrensis Lartet et Rh. elegans Jourdan, et que beaucoup d'auteurs (par exemple O. Roger, 1900, et J. Viret, 1961) regrettent de ne pouvoir utiliser le second qu'ils trouvent particulièrement justifié. On trouvera une synonymie résumée dans K. Heissig, 1976, p. 73.

Finalement l'espèce se révèle relativement fréquente mais est assez rarement citée.

2. GENRE DICERORHINUS GLOGER, 1841

Nous avons vu que ce genre est toujours représenté à l'heure actuelle par une espèce (D. sumatrensis) que tout le monde s'accorde à considérer comme primitive, avec une cloison nasale normalement non ossifiée et une denture antérieure parfaitement développée et fonctionnelle. Les espèces du Miocène supérieur se présentent sous une forme analogue, à la différence de celles du Pliocène et du Pléistocène. Cette conformité avec le génotype m'incite à conserver Dicerorhinus et même à ranger les formes miocènes dans le sous-genre nominal. Dicerorhinus semble apparaître avec D. tagicus (Roman), dès l'Aquitainien. Certes des animaux très divers ont été désignés par ce binôme mais une partie d'entre eux dispose des caractères typiques du genre ; il s'y ajoute bien sûr des caractères spécifiques, dont une taille très petite, mais il reste qu'un Dicerorhinus incontestable est connu dès l'Oligocène terminal et que l'espèce est signalée à plusieurs reprises jusqu'au Miocène moyen (Catzigras, Guérin & Onoratini, 1972).

Caractères généraux du genre (voir la première partie pour plus de détails) : massif facial allongé, avec os nasaux bien développés ; présence de deux cornes dont la postérieure peut être réduite et dotée d'une insertion pouvant être très peu marquée. Toit crânien avec profil longitudinal sinueux. Face occipitale large et haute. Dents jugales moins brachyodontes que chez les Acérathères et montrant une évolution nette vers l'hypsodontie. En principe jamais de cingulum externe. Jugales inférieures avec vallée antérieure à profil longitudinal rectiligne. Aux jugales supérieures l'étranglement du protocône, quand il existe, n'est jamais excessif. Membres tridactyles à segment distal allongé dans les espèces petites et moyennes, tendant à se raccourcir dans les grandes espèces.

Caractères du sous-genre nominal : denture antérieure (I_1^1 et I_2) développée et fonctionnelle. Cloison nasale normalement non ossifiée. Jugales supérieures, particulièrement P^3 et P^4 , avec plis du paracône et du métacône bien marqués et mésostyle présent donnant un profil d'ectolophe en W aplati ; lorsque ces dents sont vierges protocône et hypocône sont souvent isolés en presque file à leur extrémité ventrale (voir à ce propos la remarque de J. Viret in Viret & Mazenot, 1948, pour le D. schleiermacheri ; j'ai retrouvé cela pour d'autres espèces telle D. sumatrensis).

A. Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis (Lartet, 1851)

Ce Dicerorhinus de taille petite à moyenne est défini dans le gisement de Sansan (zone 6). L. Ginsburg (1975) a créé pour lui le nouveau genre Lartetotherium en se fondant sur l'unique crâne connu ; il invoque plusieurs caractères particuliers, dont le plus net me paraît être la hauteur très importante de la face occipitale. L'argument est difficile à contester, encore que l'on puisse faire remarquer que le crâne de Sansan est déformé et aussi que la hauteur de la face occipitale est une des dimensions qui présente dans toutes les espèces actuelles le coefficient de variation le plus élevé (voir tableau 2). Je pense quant à moi que les caractères relevés par L. Ginsburg sont des caractères spécifiques et je préfère placer D. sansaniensis dans le sous-genre Dicerorhinus.

L'espèce est surtout connue dans la zone 6 mais L. Ginsburg (1975) l'a reconnue dans la zone 5 et peut-être même dans la zone 4. Elle survit jusque dans la zone 9 (Guérin, 1979).

J'ai étudié le matériel de 13 gisements de France, Espagne et Allemagne fédérale ; 6 de ceux-ci appartiennent à la zone 9.

La synonymie est tout à fait normale, avec les confusions classiques. Il en ressort que l'espèce est souvent citée dans le Miocène moyen mais très rarement au Miocène supérieur.

B. Dicerorhinus steinheimensis (Jäger, emend. Roger, 1900)

A la suite de J. Viret (1961) et de J. Santafé (1978) je conçois cette espèce de la même façon que O. Roger (1900). Il s'agit d'un Dicerorhinus de taille petite ou très petite. Le crâne n'est pas connu, pas plus que certains os du squelette post-crânien. Les dents jugales sont caractéristiques du sous-genre Dicerorhinus, ce qui confirme une idée émise dès 1924 par F. Roman.

L'espèce est définie à Steinheim (zone 7) et existe encore dans la zone 9. J'ai étudié le matériel provenant de trois gisements de France, Espagne et Allemagne fédérale ; un de ceux-ci est d'âge Vallésien inférieur.

Une synonymie résumée a été publiée par J. Viret en 1961. Un des éléments de base de la synonymie détaillée est bien sûr "Rh. " minutus Cuvier, véritable "binôme-poubelle" où furent rangés tous les rhinocéros de petite taille. L'espèce est finalement rare et tout aussi rarement citée.

C. Dicerorhinus schleiermacheri (Kaup, 1832, 1834)

Dicerorhinus de taille grande à très grande. L'espèce est définie à Eppelsheim, c'est-à-dire dans la zone 9 (où elle apparaît) et se trouve jusqu'à la fin du Pikermien (zone 13). J'ai vérifié sa présence dans 17 gisements de France, Espagne et Allemagne fédérale. Il fait partie du sous-genre nominal.

La synonymie est particulièrement abondante, d'abord parce que l'espèce est fréquente, ensuite parce qu'elle a été plus souvent que les autres confondue avec les autres espèces du Miocène supérieur, voire même avec le D. megarhinus pliocène. Remarquons que D. schleiermacheri paraît limité dans l'espace à l'Europe Occidentale : il est absent des grands gisements d'Europe Orientale, tels Pikermi, Salonique, Halmyropotamos, Samos ; on trouve à sa place Dicerorhinus orientalis qui me

semble en être un vicariant, avec une stature, un port de tête et une hypsodontie identiques, des os des membres assez proches mais des caractères craniaux et dentaires distincts (Ringström, 1924 ; Hooijer, 1966).

3. GENRE DICEROS GRAY, 1821

Ce genre toujours vivant à l'heure actuelle est connu dès le Miocène supérieur, surtout en Europe Orientale mais aussi avec deux autres espèces en Turquie (Osborn, 1900 ; Heissig, 1975 et 1976) et en Afrique du Nord (Guérin, 1966). Un genre voisin, Paradiceros, a été créé par D. A. Hooijer (1968) dans le Miocène moyen d'Afrique Orientale et je l'ai trouvé aussi en Afrique du Nord (Guérin, 1976).

Caractères généraux du genre Diceros : je rappellerai seulement le massif facial court, les os nasaux larges, très épais, peu allongés. Pour le reste on se reportera à la première partie du présent travail.

A. Diceros pachygnathus (Wagner, 1848, 1857)

Ce très grand Diceros est défini à Pikermi où il est très abondant. On le connaît aussi à Salonique et à Samos (Gaudry, 1862-67 ; Weber, 1904 ; Arambourg et Piveteau, 1929 ; Thenius, 1954).

E. Thenius (1956) l'a signalé aussi en Autriche. C'est donc une espèce typiquement d'Europe Orientale, mais j'ai pu la reconnaître dans deux gisements espagnols du Pikermien supérieur (zone 13).

La synonymie est classique, compliquée du fait que les espèces voisines d'Asie Mineure et d'Afrique du Nord ont été souvent confondues avec lui.

4. GENRE BRACHYPOTHERIUM ROGER, 1904

Très gros rhinocéros à crâne volumineux et os nasaux courts inermes ou sub-inermes ; à membres très courts et trapus ; l'allure générale est hippopotamoïde et la convergence avec les Teleoceras américains est remarquable.

Le genre apparaît à l'Aquitainien et plusieurs espèces se succèdent au cours du Miocène. Ces espèces sont quelquefois mal connues. En Europe Occidentale il n'en subsiste plus qu'une au Vallésien inférieur, alors que le genre survit en Asie jusqu'à la fin du Pikermien et en Afrique jusqu'au Pliocène. Les grosses dents, les jugales brachyodontes dont les supérieures sont souvent dotées d'un fort cingulum externe, tous les os du squelette dont la morphologie est très modifiée, sont des caractères immédiatement reconnaissables. Tous les auteurs sont d'accord pour assigner au genre un biotope palustre.

A. Brachypotherium goldfussi (Kaup, 1834)

Ce gros brachypothère est défini à Eppelsheim (zone 9) ; c'est, pour l'Europe Occidentale, une fin de phylum. J'ai étudié le matériel miocène moyen et supérieur (qui comprend au moins deux espèces) d'une huitaine de gisements, dont un seul, Eppelsheim justement, entre dans le cadre spatio-temporel qui nous intéresse.

La synonymie n'est pas longue car l'espèce est rare et les confusions sont moins fréquentes que pour les autres espèces du fait que les restes sont très caractéristiques ; notons que le genre Teleoceras

a souvent été utilisé. Au niveau spécifique il y a des difficultés parce que la distinction entre le B. goldufsi et le B. brachypus Lartet qui le précède dans le temps est parfois plutôt subtile. L'espèce a été très peu signalée.

5. GENRE PROSANTORHINUS HEISSIG, 1974

Il s'agit selon le créateur du genre d'un Téléocératiné de taille petite à moyenne, au toit crânien à profil longitudinal très ensellé, aux os nasaux moyennement allongés et avec des os courts, particulièrement ceux du segment distal des membres. L'espèce-type du genre est P. germanicus (Wang, 1929) et il est dommage que l'appellation de Brachypodella Heissig, 1972 n'ait pu être conservée (le taxon existait déjà pour un insecte, voir Heissig, 1974). J'attribue à ce genre, avec quelques réserves dues au manque de matériel, certains restes trouvés à Montredon.

Pour la synonymie du genre, on consultera le travail de K. Heissig, 1972, p. 65-66.

A. cf. Prosantorhinus sp. D.

Les quelques pièces du matériel de Montredon dont je viens de parler ont été signalées dès 1953 par S. Etiévant comme "Rhinocéros brachypothéroïde de Montredon". Je n'ai pas retrouvé cet animal dans d'autres gisements. Si ma détermination générique est exacte nous serions en présence du plus récent représentant du genre, qui disparaît au Miocène moyen.

6. RHINOCEROS DIVERS, INDETERMINES OU INCLASSABLES

J'ai eu entre les mains plusieurs restes de rhinocéros provenant du Miocène supérieur d'Europe Occidentale et qu'il ne m'est pas possible d'attribuer à une des espèces énumérées ci-dessus. Deux seulement de ces restes sont significatifs du point de vue anatomique malgré l'imprécision de leur origine :

A. Le crâne de la région de Nérac (Bassin Aquitain)

Cette pièce a été décrite et figurée en 1909 par F. Roman, qui en fait un D. sansaniensis, puis discutée en 1973 par K. Heissig (p. 68-69) qui le rapproche de Brachypodella, c'est-à-dire de Prosantorhinus puisque Brachypodella s'est révélé un taxon non utilisable. Elle est conservée au Musée de Nérac et je dispose d'un moulage ; j'estime qu'il s'agit d'un Dicerorhinus d'après ses caractères dentaires ; sa taille intermédiaire entre celles de D. sansaniensis et de D. schleiermachi m'interdit donc toute attribution spécifique. Le gisement est perdu et le niveau stratigraphique est inconnu.

B. La mandibule du Monte delle Picche (région de Rome)

Cette mandibule a été décrite et figurée en 1899 par A. Portis (pl. V) qui lui donnait un âge pontien et l'attribuait à D. schleiermachi. Elle est conservée à l'Université de Rome où j'ai pu l'étudier. Ici encore le gisement exact est perdu et le niveau stratigraphique est inconnu. A mon avis il s'agit d'un Chilotherium car elle comporte une bonne part de la branche horizontale droite avec la série P₂-M₁ et la moitié droite de la symphyse munie d'une puissante I₂ et d'un alvéole correspondant à une I₁ bien développée ; la largeur de la symphyse, les 4 défenses inférieures et l'hypsodontie des jugales me paraissent caractéristiques du genre. Or au Miocène supérieur le genre n'est connu qu'en Cri-

mée et à Samos ; M. T. Antunes a décrit en 1972 une espèce portugaise, Ch. ibericum, plus ancienne (début du Miocène moyen), que K. Heissig rapporte sans démonstration à Hispanotherium matritense (Heissig, 1975, tabl. 6). Dans cette même publication K. Heissig propose en 4 pages et 3 tableaux une trentaine de redéterminations similaires, touchant entre autres aux diverses espèces de Chilotherium ; tout en regrettant l'absence de démonstration, et même de tout exposé des arguments, j'en retiendrai que K. Heissig ne conserve que 4 espèces, Ch. zernowi, Ch. samium, Ch. schlosseri et Ch. kowalewskii là où T. Ringström (1924, p. 85-95) en distinguait 6 ; ces 4 espèces se trouvent à Odessa pour la première et à Samos pour les trois autres ; il y aurait donc un maximum de 5 espèces de Chilotherium dans le Miocène d'Europe et j'ai essayé de savoir si la mandibule présumée du Monte delle Piche pouvait être attribuée à l'une d'entre elles. L'espèce portugaise est exclue car aucune mandibule n'en est décrite ; Ch. samium paraît plus petit (Weber, 1904, p. 358), Ch. kowalewskii paraît différent par la forme de la partie symphysaire en vue latérale (Pawlov, 1913, pl. IV fig. 13 et 14) et par la taille ; les quelques dimensions indiquées par M. Weber (1904, p. 348-349 et pl. VIII fig. 1) pour Ch. schlosseri sont du même ordre que pour la pièce de l'université de Rome ; il ne me paraît cependant pas possible d'en donner une détermination spécifique.

III

ANATOMIE COMPARÉE DES RHINOCÉROS DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR

1. GENERALITES

Malgré le nombre élevé des espèces en cause les études anatomiques concernant les rhinocéros du Miocène supérieur ont été assez peu nombreuses et le plus souvent limitées à l'odontologie.

C'est J. J. Kaup (1832 et surtout 1834) qui publia les premiers travaux approfondis et complets, créant trois espèces et un genre nouveaux. Vers la même époque quelques restes ont été décrits par G. Cuvier puis H. M. D. de Blainville, mais avec des confusions taxonomiques et stratigraphiques importantes.

Un peu plus tard E. Lartet, après plusieurs études préliminaires, donna en 1851 sa diagnose définitive de trois espèces du Miocène moyen dont nous avons vu dans le chapitre précédent qu'elles se trouvent aussi dans quelques gisements du Miocène supérieur ancien ; deux de ces espèces verront leur définition complétée par H. Filhol en 1891.

En 1862-67 et en 1873 A. Gaudry étudia à fond les espèces du Miocène terminal de Pikermi puis du Mont Luberon, complétant entre autres la définition d'une espèce créée en 1848 par A. Wagner sur un matériel d'abord très réduit. Vers 1900 O. Roger travaille sur plusieurs espèces du Miocène moyen et supérieur d'Europe Centrale ; il crée à l'occasion un genre nouveau. A la même époque M. Weber étudia les rhinocéros du Miocène terminal de Samos (1904 et 1905) et F. Bach (1908) ceux de plusieurs gisements d'Autriche. En 1924 et 1927 T. Ringström publie deux études sur des rhinocéros du Néogène de Chine, dans lesquelles il expose incidemment des vues nouvelles sur plusieurs espèces européennes. Enfin K. M. Wang fait paraître en 1928 et 1929 deux notes importantes sur les rhinocéros du Miocène moyen et supérieur de Bavière et d'Autriche.

Parmi les travaux récents (postérieurs à 1945) je retiendrai ceux de E. Thenius (1951 et 1955), de J. Viret (1958, 1961 et aussi 1948 en collaboration avec G. Mazenot), de M. Mottl (1955, 1961), de D. A. Hooijer (1966), C. Guérin (1966), J. Melentis (1967 et 1970), K. Heissig (1972 a et b, 1976), L. Ginsburg (1974) et J. Santafé (1978). Plusieurs de ces travaux concernent des espèces qui ne proviennent pas d'Europe Occidentale mais contiennent à l'occasion d'importantes remarques sur les rhinocéros ouest-européens.

2. LE CRANE (pl. 3, 4, 5, 6)

Les crânes de D. steinheimensis et de cf. Prosantorhinus sp. D sont totalement inconnus et je n'ai disposé d'aucun crâne de A. simorreense. Pour les autres espèces on connaît quelques crânes souvent déformés et fréquemment incomplets, jamais suffisamment nombreux pour justifier une étude statistique ; de plus il arrive qu'ils sortent du cadre spatio-temporel de notre étude car provenant de niveaux plus anciens (A. tetradactylum, D. sansaniensis) ou d'autres régions géographiques (D. pachygnathus, B. goldfussi).

Le matériel disponible est le suivant :

- A. tetradactylum :

Pas de crâne connu au Miocène supérieur, mais plusieurs (4 à ma connaissance, tous incomplets ou déformés) ont été recueillis à Sansan (Ginsburg, 1974) ; l'un de ceux-ci correspond à un individu complet en connexion découvert par F. Crouzel, mais il est tellement déformé qu'il ne permet pas la prise de mesures ; un autre, fragmentaire, a été figuré par H. M. D. de Blainville (1839-1864, Rhinocéros pl. IX).

- A. incisivum :

Deux crânes proviennent d'Eppelsheim et participent à la définition du syntype (Kaup, 1834, pl. X, fig. 2). On en connaît un autre, très déformé, de Montredon. Enfin J. Santafé (1978, pl. XII-XIII) figure un crâne juvénile découvert à Can Llobateres.

- A. simorreense :

Pas de crâne connu au Miocène supérieur. Un fragment en mauvais état provient de Villefranche d'Astarac (zone 8) et E. Lartet (1851) fait allusion à un crâne "récemment découvert" qu'il ne décrit ni ne figure. O. Roger (1900, p. 46) décrit brièvement et figure partiellement un crâne juvénile d'Europe Centrale.

Notons que K. Heissig (1976, p. 73) renvoie à la description par F. Spillmann en 1969 d'un crâne oligocène qu'il rapporte au même genre.

- D. sansaniensis :

Le seul matériel connu au Miocène supérieur est un fragment très abîmé trouvé à Los Canalizos. Les documents du Miocène moyen sont plus riches : H. Filhol (1891, pl. XIII-XIV) figure un crâne de Sansan qui est donc l'holotype de l'espèce puisque E. Lartet n'a pas publié de figuration : c'est ce même crâne que L. Ginsburg (1974, p. 598, fig. 1, 3) reprendra comme générotype de son Lartetotherium.

- D. schleiermacheri :

Deux beaux crânes trouvés à Eppelsheim ont été décrits par J. J. Kaup (1834) et l'un d'eux figuré (pl. X). Ils font partie du syntype de l'espèce.

- D. pachygnathus :

Pas de crâne connu en Europe Occidentale. Plusieurs ont été trouvés dans le Pi kermien de Grèce (Pikermi, Salonique, Samos) et ont été décrits et figurés par A. Gaudry (1862-1867, pl. XXVI-XXVII) et par M. Weber (1903).

- B. goldfussi :

Pas de crâne connu en Europe Occidentale. On en connaît un, très abîmé, trouvé à Augsburg, décrit et figuré par O. Roger (1900, pl. II).

A. Norma lateralis

Le profil général varie d'abord selon les genres, ensuite et à l'intérieur de ceux-ci selon les espèces : on se reportera à la fig. 1 de K. M. Wang (1928) pour la comparaison schématique des profils de 5 espèces européennes d'acérathères parmi lesquelles A. tetradactylum et A. incisivum, à la pl. X de J. J. Kaup (1834) qui compare sous ce même angle A. incisivum et D. schleiermachi, au travail de A. Gaudry (1862-67) pour la comparaison de D. pachygnathus et D. orientalis.

- genre Aceratherium (pl. 3 et 4)

Les deux acérathères sensu stricto se distinguent immédiatement des représentants des autres sous-familles par leur massif facial court, leurs intermaxillaires longs et puissants soulignant la brièveté et la gracilité des os nasaux qui s'insèrent loin en arrière ; l'extrémité rostrale de ceux-ci ne se recourbe pas vers le bas mais est rectiligne chez A. tetradactylum et chez A. incisivum se relève au contraire légèrement ; il n'y a pas trace d'insertion d'une corne nasale et le profil de la partie dorsale du crâne est oblique vers l'avant et le bas, avec chez A. incisivum une très légère convexité au niveau des orbites. L'obliquité en avant du profil supérieur du crâne fait ressortir l'élevation du chignon (grande crête occipitale) qui surplombe légèrement en arrière les condyles occipitaux. Le plan des pariétaux fait un angle aigu avec le plan des frontaux.

L'orbite est assez haute, l'arcade zygomatique puissante. L'échancrure nasale est très largement ouverte en avant. Chez A. tetradactylum le pseudo-méat auditif est fermé vers le bas ; chez A. incisivum les apophyses post-glénoïdes et post-tympaniques ne viennent pas vraiment au contact et le pseudo-méat auditif externe n'est donc pas fermé vers le bas. Il semble que ce méat soit fermé chez A. simorreense (Roger, 1900, p. 47 et pl. I, fig. 5) où les deux apophyses, bien que ne fusionnant pas, viennent au contact (pl. 3).

Il y a peu de différences en norma lateralis entre A. tetradactylum et A. incisivum, d'autant que les deux espèces sont de taille assez proche. H. Filhol les confond d'ailleurs, tout en distinguant la population de Sansan de celle d'Eppelsheim. Une des différences est la petite convexité du toit crânien au niveau des orbites chez A. incisivum. Selon H. F. Osborn (1899) cette convexité porte de faibles rugosités et correspond donc à l'insertion d'une petite corne frontale. H. F. Osborn en tire alors un schéma phylogénétique faisant naître le genre pléistocène Elasmotherium (qui dispose, lui, d'une vraie corne frontale) du genre Aceratherium. Il est amusant de comparer les dessins de H. F. Osborn à ceux de J. J. Kaup : ils n'en sont rien d'autre qu'une copie simplifiée à échelle réduite, sur laquelle on a ajouté les prétendues rugosités qui sont totalement absentes des dessins originels !

Quoiqu'il en soit A. tetradactylum ne possède pas la convexité en question. De plus, malgré l'état fragmentaire ou les déformations des crânes de cette espèce, il semble que le relèvement de la grande crête occipitale soit moins net et l'angle dièdre du chignon moins aigu. Le dessin déjà cité de K. M. Wang (1928, fig. 1) le confirme et montre aussi que le toit crânien de A. tetradactylum est moins oblique, ce que confirme aussi la figuration de H. M. D. de Blainville. Enfin les os nasaux sont moins réduits chez A. tetradactylum.

La région otique chez A. incisivum montre que les apophyses post-glénoïdes et post-tympaniques sont très proches l'une de l'autre à leur extrémité ventrale mais ne se touchent pas ; leur longueur est voisine ; la post-glénoïde est oblique vers l'arrière et la post-tympanique légèrement oblique vers l'avant ; la paroccipitale sensiblement parallèle à la post-tympanique s'étend un peu plus ventralement que celle-ci. Chez A. tetradactylum l'apophyse post-glénoïde est subverticale et plus longue que les autres. Selon O. Roger (1900, p. 47 et pl. I, fig. 5) l'apophyse post-glénoïde chez A. simor-

rense est très puissante, beaucoup plus développée que la post-tympanique avec laquelle elle vient au contact ; toutes deux sont légèrement obliques vers l'avant.

Position relative du fonds de l'échancrure nasale :

A. tetradactylum : milieu de P⁴ à l'avant de M¹ (trois observations)

A. incisivum : de l'avant de P³ à l'avant de P⁴ (deux observations)

A. simorreense : sur l'intervalle P⁴-M¹ (une observation).

Position relative de l'avant de l'orbite :

A. tetradactylum : milieu de M¹ à l'arrière de M² (trois observations)

A. incisivum : avant de M² (deux observations)

A. simorreense : avant de M² (une observation).

- genre Dicerorhinus (pl. 5 et 6)

Les deux espèces dont le crâne est connu ont un massif facial allongé. Les os nasaux volumineux et épais se terminent rostralement par une courbure vers le bas ; chez D. schleiermacheri leur extension antérieure est égale à celle des intermaxillaires qui sont très puissants (chez D. sansaniensis les intermaxillaires ne sont pas connus). La convexité d'insertion de la corne nasale est bien marquée dans les deux espèces ; celle de la corne frontale est nette chez D. schleiermacheri mais faible pour D. sansaniensis (le crâne type est quelque peu déformé à cet endroit). La grande crête occipitale est élevée chez D. schleiermacheri, et elle surplombe vers l'arrière les condyles occipitaux. Elle est très élevée chez D. sansaniensis, et ne s'étend pas plus en arrière que les condyles. La grande élévation du chignon chez D. sansaniensis est l'un des arguments utilisés par L. Ginsburg en 1974 pour faire de D. sansaniensis l'espèce type du nouveau genre Lartetotherium et ce caractère se retrouve chez D. leakeyi Hooijer du Miocène d'Afrique Orientale (Hooijer, 1966, pl. I). Dans les deux espèces européennes l'angle dièdre du plan des frontaux et du plan des pariétaux est aigu ; chez D. sansaniensis la face occipitale est presque verticale, alors qu'elle est faiblement oblique vers l'arrière et le haut pour D. schleiermacheri.

L'orbite est assez basse, plus ronde chez D. sansaniensis que chez D. schleiermacheri. L'arcade zygomatique est puissante, relativement très courte chez D. sansaniensis (encore que cette brièveté soit accentuée par la déformation du crâne type).

Région otique : chez D. sansaniensis les apophyses post-tympaniques sont petites, obliques vers l'avant, et viennent au contact des post-glénoïdes qui sont volumineuses et inclinées vers l'arrière. Le pseudo-méat auditif est donc fermé vers le bas ; les apophyses paroccipitales sont puissantes, légèrement inclinées vers l'arrière, et ne descendent pas aussi ventralement que les post-glénoïdes. Chez D. schleiermacheri la post-tympanique et la post-glénoïde sont très proches ventralement mais ne se touchent pas, le pseudo-méat auditif piriforme reste donc ouvert vers le bas. La post-tympanique est un peu plus longue que la post-glénoïde mais la paroccipitale est la plus étendue ventralement.

Position relative du fonds de l'échancrure nasale :

D. sansaniensis : milieu de P² (une observation)

D. schleiermacheri : avant de P² (deux observations)

Position relative de l'avant de l'orbite :

D. sansaniensis : arrière de M¹ (une observation)

D. schleiermacheri : milieu de M² (deux observations)

- Diceros pachygnathus :

Pour mémoire puisqu'aucun crâne n'est connu d'Europe Occidentale, j'en rappelle les principaux caractères d'après A. Gaudry (1862-1867), E. Thenius (1954) et C. Guérin (1966) : crâne très grand, massif facial relativement court, os nasaux assez courts, bien convexes et très épais, avec insertion bien marquée de la corne antérieure. Toit crânien à profil sub-rectiligne au dessus de l'orbite ; insertion de la corne frontale assez faible ; chignon assez élevé, restant en retrait des condyles occipitaux qui s'étendent plus loin vers l'arrière ; face occipitale oblique vers l'arrière et le bas. Orbite basse, arcade zygomatique longue et très puissante. Région otique avec apophyse post-glénoïde sub-verticale très puissante, apophyse post-tympanique plus oblique vers l'avant et beaucoup plus courte venant au contact de la précédente. Apophyse paroccipitale puissante, oblique vers l'arrière, bien plus longue que la post-tympanique.

Fond de l'échancrure nasale au dessus du milieu de P³. Bord antérieur de l'orbite au dessus du milieu ou de l'arrière de M².

- Brachypotherium :

Autant que je puisse en juger d'après la pl. II de O. Roger (1900), qui est le seul document dont je dispose, le crâne de B. goldfussi rappelle en plus volumineux celui de A. incisivum par son profil général, son toit crânien oblique vers l'avant et le bas, son dièdre frontaux-pariétaux sub-aigu. L'orbite est relativement haute, l'arcade zygomatique est puissante. Les os nasaux sont graciles mais longs, avec une petite convexité ; leur extrémité rostrale atteint presque le niveau de celle des intermaxillaires.

B. Norma verticalis

Ici aussi, les comparaisons des contours crâniens permettent des distinctions d'abord au niveau générique, puis au niveau spécifique. Des comparaisons sous cet angle de vue ont été ébauchées par J. J. Kaup (1834), A. Gaudry (1862-1867) et K. M. Wang (1929).

- genre Aceratherium :

Les deux crânes de A. incisivum d'Eppelsheim (Kaup, 1834, pl. X, fig. 2 a et b) montrent bien, comme le crâne de Montredon, les caractères génériques : minceur et brièveté des os nasaux qui sont dépourvus, tout comme les frontaux, de traces d'insertion de corne (J. J. Kaup insiste d'ailleurs p. 34 sur l'absence de toute trace d'insertion) ; l'extrémité libre des nasaux se situe largement en arrière de l'extrémité libre des intermaxillaires et est en ogive simple ; la suture internasale reste visible. L'élargissement du toit crânien au niveau des orbites atteint son maximum aux processus post-orbitaires. La constriction post-orbitaire est bien marquée. Chez A. tetradactylum il n'y a pas de vrais processus anté-orbitaires. Le chignon relativement étroit, très légèrement déprimé dans son plan sagittal, surplombe faiblement en arrière les condyles occipitaux. Les crêtes occipitales latérales sont bien développées ; dans deux cas sur trois chez A. incisivum (un des crânes d'Eppelsheim et celui de Montredon) elles fusionnent en une seule crête sagittale. Les arcades zygomatiques ne s'étalent que peu vers l'extérieur et restent à peu près parallèles au plan sagittal du crâne.

A. tetradactylum est peu différent sous ce plan de A. incisivum, dont il se distingue surtout par le dessin des nasaux et l'importance des processus anté-orbitaires.

- genre Dicerorhinus :

L'un des crânes de D. schleiermachi d'Eppelsheim a été figuré en norma verticalis par J. J. Kaup (1834, pl. X, fig. I a). Le crâne est massif. Les os nasaux bien développés atteignent en

avant le même niveau que les intermaxillaires et portent de très nettes marques d'insertion pour la corne antérieure ; leur extrémité libre est en ogive large. L'insertion de la corne postérieure est bien visible sous cet angle au niveau de l'avant de l'orbite. Le toit crânien s'élargit au maximum au niveau des processus sus-orbitaires. Les deux crêtes occipitales latérales sont fortes ; dans un cas (crâne d'Eppelsheim, Kaup) elles confluent en une crête sagittale unique. La constriction post-orbitaire est bien marquée. Les arcades zygomatiques puissantes divergent vers l'arrière, où elles atteignent leur largeur maximale. Le chignon est large, légèrement déprimé en son milieu, et surplombe les condyles vers l'arrière de telle façon que ceux-ci sont invisibles sous cet angle.

- Diceros pachygnathus :

Une bonne figuration du crâne en norma verticalis est donnée par A. Gaudry (1862-67, pl. XXVI, fig. 3). L'espèce est remarquable par le fort élargissement des os nasaux, dont l'extrémité rostrale est semi-circulaire, et par la constriction du toit crânien en arrière de l'insertion de la corne antérieure. Un autre caractère distinctif est la vaste échancrure médiane de la grande crête occipitale, analogue à celle des Ceratotherium.

C. Norma frontalis

Aucune des espèces du Miocène supérieur ne possède de cloison nasale ossifiée. Le seul intérêt de cet angle de vue est donc de souligner la différence entre d'une part Aceratherium et Brachypotherium, aux nasaux minces inermes sub-rectilignes ou soulevés vers le haut, ouvrant largement l'échancrure nasale et aux arcades zygomatiques étroites, et d'autre part Dicerorhinus et Diceros aux nasaux épais, convexes tant transversalement que longitudinalement, munis d'une corne antérieure puissante, et aux arcades zygomatiques largement étendues vers l'extérieur. Notons dès à présent l'existence chez D. schleiermachi de deux incisives, dont une vestigiale, à chaque intermaxillaire.

D. Norma occipitalis

- genre Aceratherium :

Le contour de la face occipitale dessine un trapèze dont la petite base, qui correspond au chignon, est assez convexe transversalement et beaucoup moins étendue que la grande base. Cette dernière se situe au niveau des apophyses mastoïdes.

La face est basse chez A. tetradactylum, un peu plus haute chez A. incisivum ; la crête médiane est à peine visible, il n'y a pas de tubercule sagittal et les crêtes obliques sont tout juste esquissées. Les condyles occipitaux paraissent petits par rapport à la taille générale.

- genre Dicerorhinus :

Une bonne représentation de la face occipitale de D. sansaniensis est due à H. Filhol (1891, pl. XIV, fig. 5). Le contour de la face est quasi rectangulaire, le chignon qui est fortement déprimé en son milieu étant presque aussi étendu transversalement que la base de l'arrière crâne au niveau des apophyses mastoïdes. La face est haute par rapport à sa largeur, la crête médiane est bien marquée, les crêtes latérales sont nettes. La position de la ligne de largeur maximale est beaucoup plus basse que chez Aceratherium. Les condyles occipitaux massifs ont leur grand axe très faiblement oblique par rapport au plan basal du crâne.

Chez D. schleiermachi il y a surtout une différence de proportions, la face occipitale étant relativement plus large.

- Diceros pachygnathus :

On se reportera à la fig. 3 de la pl. XXVIII de A. Gaudry (1862-1867). L'inclinaison de la face lui donne une allure large et basse. La dépression médiane du chignon est très forte. Les crêtes latérales sont bien marquées, les condyles sont volumineux.

E. Norma basalis

La rareté du matériel et son mauvais état de conservation ne permettent guère d'observation précise et détaillée. On notera que dans toutes les espèces de ce carrefour les intermaxillaires sont volumineux et à peu près parallèles, et ne viennent jamais au contact l'un de l'autre dans leur partie rostrale.

- genre Aceratherium :

Les arcades zygomatiques sont presque parallèles et ne divergent pratiquement pas vers l'arrière. La carène médiane du sphénoïde est nette, bien prolongée en arrière.

Position relative du fond de l'achancrure post-palatine :

A. tetradactylum : milieu de M^2 (une observation)

A. incisivum : arrière de M^2 (une observation)

- genre Dicerorhinus :

Les arcades zygomatiques sont fortement divergentes vers l'arrière. L. Ginsburg (1974, p. 598) a noté chez D. sansaniensis un contact entre les ailes des ptérygoïdes et le splanchnocrâne beaucoup plus postérieur que dans les espèces actuelles, au niveau des apophyses post-glénoïdes.

Position relative du fond de l'échancrure post-palatine :

D. sansaniensis : arrière de M^2 (une observation)

D. schleiermacheri : avant de M^2 (une observation)

- Diceros pachygnathus :

Arcades zygomatiques puissantes divergeant faiblement vers l'arrière. Pas d'arcades vomérienne. La carène médiane du sphénoïde se prolonge vers l'arrière jusqu'aux condyles occipitaux. Pas de pont osseux entre foramen ovale et trou déchiré antérieur.

Position relative du fond de l'échancrure post-palatine :

de l'arrière de M^1 au milieu de M^3 .

F. Les dimensions du crâne

Elles sont données dans le tableau 45. La rareté du matériel interdit tout calcul statistique. Certaines des dimensions sont données pour mémoire et à titre indicatif, c'est le cas de celles des crânes recueillis en dehors de nos limites spatio-temporelles ; lorsque des crânes de ces espèces seront découverts dans le Miocène supérieur d'Europe Occidentale, il sera logique d'y trouver quelques variations dimensionnelles.

	<i>A. tetradactylum</i>		<i>A. incisivum</i>		<i>D. sansaniensis</i>		<i>D. schleiermacheri</i>		<i>D. pachygnathus</i>	
	n	moyenne mini-maxi	n	moyenne mini-maxi	n	moyenne mini-maxi	n	moyenne mini-maxi	n	moyenne mini-maxi
1 : dist. condyles-avant intermaxil.	1	595	1	estim. 587			1	663	2	695 660 - 730
2 : Long. occipito-nasale	2	569 533 - 605	2	estim. 505 460 - 550	1	estim. 476	2	660,5 654 - 667		
3 : dist. nasal-chignon	3	536,7 535 - 540	2	estim. 500 480 - 525	1	estim. 484	1	679		
4 : L. échancrure nasale	4	177,75 175 - 180	1	125	1	130	2	183,5 175 - 192	2	182,5 155 - 210
5 : largeur AR-crâne	1	env. 99			1	env. 85	1	129		
6 : dist. chignon-proc. post. orbit.	1	272	1	estim. 265	1	estim. 220	2	287,5 285 - 290		
7 : dist. chignon-proc. sus. orbit.	2	295,5 286 - 305	1	estim. 300	1	env. 250	1	estim. 318		
8 : dist. chignon-proc. anté. orbit.			1	estim. 390	1	env. 270	1	estim. 338		
9 : dist. échancr. nasale-orbite	2	71 70 - 72	2	estim. 82,5 50 - 115	1	estim. 95	2	158 154 - 162	2	149 138 - 160
13 : dist. Ar. M3 - condyles	2	261,5 253 - 270	2	estim. 300,5 230 - 305	1	220	2	249 246 - 252		
14 : dist. nasal-orbite	2	240 240 - 240	1	estim. 172	1	estim. 226	2	318,5 312 - 325		
15 : largeur chignon	2	142,5 127 - 158	2	estim. 111,5 85 - 138	1	env. 154	2	159,5 144 - 175		
16 : largeur aux apo. mastoïdes	2	224,25 210,5 - 238	1	estim. 240	1	179				
17 : largeur mini crêtes pariét.	2	23 23 - 23	3	12 0 - 36	1	46	1	0	2	39 35 - 43
18 : largeur proc. post. O.	3	205 185 - 220	1	172			1	200	1	290
19 : largeur proc. sus. O.	2	195 190 - 200								
20 : largeur proc. anté. O.					1	env. 195				
21 : larg. maxi. arc. zygom.	3	289,7 230 - 328	2	estim. 254,5 219 - 290	1	env. 210	2	351,5 343 - 360	3	253 205 - 290
22 : larg. sur éch. nasale	2	114 113 - 115	1	estim. 65	1	env. 106,5	1	146		
23 : Haut. face occipitale	2	127,5 121 - 134	2	estim. 155 154 - 156	2	167 152 - 182	2	163,5 145 - 182	2	200 190 - 210
25 : Haut. crâne niv. P2			1	estim. 130	1	env. 161				
26 : Haut. crâne sur P4 - M1	1	env. 112	2	estim. 138 136 - 140	1	env. 166			2	188,5 177 - 200
27 : Haut. crâne niv. M3	1	104	2	estim. 176 172 - 180						
28 : largeur palais niv. P2			1	estim. 60	1	59,5				
29 : largeur palais niv. P4 - M1			1	estim. 85	2	76,75 74,5 - 79			1	72
30 : largeur palais niv. M3	1	96	2	estim. 90 85 - 95	2	69,5 65 - 74				
31 : DT trou occipital			1	estim. 50	1	44,5				
32 : DT sur l'ext. des condyles occ.	2	129 118 - 140	1	estim. 125	1	113				
Origine et conservation du matériel étudié	Sansan(MNHN, Fac. Catho. Toulouse).		Eppelsheim (Mus. Darmstadt) ; Montredon (FSL)		Los Canalizos (Mus. Madrid) Sansan (MNHN)		Eppelsheim (Mus. Darmstadt)		(Samos, Pikermi, pour mémoire)	

Tabl. 45 – Dimensions comparées des crânes des rhinocéros du Miocène supérieur.

Dans le tableau 45 A. simorreense ne figure pas ; je n'ai mesuré qu'une seule dimension sur le fragment de Villefranche-d'Astarac conservé au British Museum : il s'agit de la largeur aux arêtes zygomatiques (variable n° 21) qui atteint 295 mm.

En ce qui concerne A. tetradactylum les dimensions données sont celles des crânes de Sansan. Il en est de même pour D. sansaniensis ; c'est pour mémoire que sont données celles de D. pachygnathus.

Pour A. incisivum les dimensions ont été mesurées sur les crânes de Montredon et d'Eppelsheim ; elles sont souvent estimées puisque le premier est déformé et les autres sont incomplets. La plupart des dimensions des crânes de D. schleiermachi sont données avec une précision suffisante car l'un des crânes au moins est en bon état.

Le tableau 45 montre que :

- A. tetradactylum et A. incisivum sont des rhinocéros de taille moyenne dont les proportions sont très différentes de tout ce que l'on connaît à l'heure actuelle.
- D. sansaniensis est nettement plus petit que la moyenne des D. sumatrensis, et ce pour la plupart de ses dimensions.
- D. schleiermachi dépasse la moyenne des Diceros bicornis, avec des proportions du même ordre que Dicerorhinus sumatrensis.
- D. pachygnathus dépasse les plus gros D. bicornis. Ses dimensions sont souvent voisines de celles des C. simum actuels, mais les proportions sont différentes.

3. LA MANDIBULE (pl. 3, 4, 5, 6 et 9 A et C)

Parmi les espèces étudiées, il en est trois dont la mandibule n'est pas connue : D. steinheimensis, B. goldfussi et cf. Prosantorhinus sp. D. Pour les autres, le matériel disponible est justiciable des mêmes remarques que les crânes : il est rare, souvent incomplet ou déformé, d'origine très diverse. J'en ai étudié les exemples suivants dont certains ont déjà été figurés :

- A. tetradactylum : 5 mandibules dont 2 complètes (doubles). Les figurations des mandibules de cette espèce sont encore plus rares que celles des crânes ; je n'en connais qu'une, due à K. M. Wang (1928, pl. 7, fig. 2), concernant une pièce du Miocène moyen de Haute-Bavière que je n'ai pas étudiée puisqu'elle se place en dehors du cadre spatio-temporel retenu.

- A. incisivum : 9 mandibules dont 2 doubles. Une d'Allemagne a été figurée par J. J. Kaup (1834, pl. X, fig. 2 et pl. XIV, fig. 9), une autre d'Espagne l'a été par J. Santafé (1978, pl. VIII, fig. 4). Parmi les pièces figurées que je n'ai pas étudiées je mentionnerai deux symphyses mandibulaires découvertes en Europe Centrale et schématisées par O. Roger (1900, pl. I, fig. 3 et 6).

- A. simorreense : 4 mandibules dont 2 doubles ; une seule figuration à ma connaissance, due à J. Santafé (1978, pl. II, fig. 1).

- D. sansaniensis : 1 mandibule seulement. Comme pièce figurée la plus classique est, parmi le matériel type de l'espèce, la mandibule du Miocène moyen de Sansan décrite par H. Filhol (1891, pl. XIV, fig. 1 ; pl. XIII ; pl. XIV, fig. 3) ; signalons aussi deux symphyses schématisées par O. Roger (1900, pl. I, fig. 1 et 2) et récemment, une mandibule du Miocène moyen d'Espagne (Calzada, 1969, fig. 4).

- D. schleiermachi : 10 mandibules dont 2 doubles. Une, qui ressort au syntype de l'espèce, a été représentée par J. J. Kaup (1834, pl. X, fig. I et pl. XI, fig. 8).

- D. pachygnathus : Une mandibule du Pikermien de Grèce, étudiée pour comparaison et figurée par A. Gaudry (1862-67, pl. XXVII, fig. 1).

- B. goldfussi : O. Roger (1900, pl. I, fig. 4) donne le schéma grossier d'une symphyse provenant d'Europe Centrale ; rappelons que je n'ai jamais rencontré de reste mandibulaire de cette espèce.

- La partie mandibulaire de D. schleiermachi n'est pas représentée en face ventrale ; j'ai pu constater que la partie mandibulaire de cette espèce n'est pas représentée en face ventrale.

A. La partie symphysaire

- genre Aceratherium :

La symphyse est longue et tend à s'élargir faiblement en avant ; l'essentiel de son bord antérieur est occupé par les défenses, qui sont les très puissantes I_2 , développées en baïonnettes, pouvant encadrer ou non de petites I_1 . La puissance des I_2 est toujours grande mais apparaît assez variable d'un individu à l'autre au sein d'une même espèce, puisqu'elles arrivent parfois presque au contact l'une de l'autre ; il y a peut être là variabilité sexuelle quoi que rien ne permette de l'affirmer. Rappelons la curieuse remarque de E. Lartet (1851, p. 29) comme quoi les défenses de A. simorreense seraient petites et parfois même absentes chez les adultes ; cette affirmation ne correspond pas à mes observations et j'ai tout lieu de croire qu'elle repose sur une série de confusions.

Les bords supéro-externes sont tranchants et recourbés en dehors, comme l'avait déjà noté J. J. Kaup pour A. incisivum (Kaup, 1834, p. 55).

En vue latérale le bord inférieur de la symphyse est très faiblement oblique sur le bord inférieur de la branche horizontale, paraissant épouser la courbe à très grand rayon que dessine la partie antérieure de ce bord.

Je n'ai pas observé de carène en face ventrale.

La distinction des trois espèces repose essentiellement sur la petite taille et l'absence de I_1 chez A. simorreense, et sur le fait que chez A. tetradactylum la symphyse est sensiblement plus courte et s'étend moins en arrière que chez A. incisivum ; K. M. Wang avait d'ailleurs signalé ce dernier point dès 1928, p. 189.

Position relative du bord postérieur de la symphyse :

- A. tetradactylum : avant de P_2 (1 observation)
- A. incisivum : de l'arrière de P_2 à l'intervalle P_2-3 (3 observations)
- A. simorreense : de l'avant de P_2 à l'avant de P_3 (3 observations).

- genre Dicerorhinus (pl. 9 C) :

La symphyse est longue mais reste de largeur sensiblement constante ; les I_2 sont développées en défenses mais n'atteignent pas la puissance de celle des Aceratherium contemporains. Les bords supérieurs externes ne sont pas tranchants comme pour ces derniers.

Outre la taille, la distinction de D. sansaniensis et D. schleiermachi au niveau de la symphyse mandibulaire est évidente en vue latérale : chez le premier la symphyse est effilée en avant et son bord inférieur s'aligne sur celui de la branche horizontale, ce qui vérifie l'observation de H. Filhol (1891, p. 195) ; chez le second la symphyse massive a un bord inférieur faisant un angle obtus,

de l'ordre de 120°, avec le bord inférieur de la branche horizontale,

Position relative du bord postérieur de la symphyse :

- D. sansaniensis : en avant de P₁ (une observation)
- D. schleiermachi : de l'avant de P₂ à l'intervalle P₂₋₃ (4 observations)

- Diceros pachygnathus :

La symphyse est brève ; en vue verticale elle est rétrécie en son milieu et affecte la forme d'un sablier. Son bord antérieur ne porte pas d'incisives fonctionnelles. En vue latérale son bord inférieur est oblique par rapport au bord inférieur de la branche horizontale.

Position relative de l'arrière de la symphyse :

avant de P₄.

- Brachypotherium :

D'après le schéma déjà cité de O. Roger (1900), la symphyse est longue puisque son bord postérieur se situe au delà de la dernière prémolaire. Il semble que sa largeur soit constante.

B. La branche horizontale

- genre Aceratherium (pl. 3 et pl. 9 A 2) :

La branche horizontale est assez basse, surtout sous les prémolaires. La face externe est faiblement convexe verticalement, avec en avant un système très variable de trous mentonniers : pour A. incisivum, J. J. Kaup (1834, p. 55) en signale une dizaine, avec le plus grand sous l'avant de P₃ ; la mandibule de Montredon n'en porte qu'un, long et bas, sous P₂ et l'avant de P₃. La face interne est concave verticalement chez A. incisivum. La section de la branche est étroite ; K. M. Wang (1928) a mis ce fait en évidence (p. 200, fig. 3) en comparant les sections au niveau de P₃ et de M₁ chez A. tetradactylum et D. handzellensis (en fait un D. etruscus) : la branche est beaucoup plus large chez le Dicerorhinus.

Le bord inférieur est à peu près rectiligne, avec un point d'inflexion au niveau de la P₃, point à partir duquel il devient très légèrement convexe pour rejoindre le bord inférieur de la partie symphysaire.

Il y a peu de différences sous cet angle de vue entre A. tetradactylum et A. incisivum ; A. simorreense est plus petit que les autres, avec une branche relativement plus épaisse et un bord inférieur doté d'un point d'inflexion situé sous P₄-M₁.

- genre Dicerorhinus (pl. 5, 6 et 9 C) :

Avec une section nettement plus large, une face externe convexe et une face interne concavo-convexe, un bord inférieur concavo-convexe, la branche horizontale est bien différente de celle des Aceratherium.

D. schleiermachi se distingue de D. sansaniensis par sa taille beaucoup plus forte et son bord inférieur plus nettement concave, en raison, entre autres, du grand développement du talon vers l'arrière et le bas.

- Diceros pachygnathus :

La branche horizontale est volumineuse, large, pas très haute, avec un bord inférieur légèrement convexe.

C. La branche montante :

- genre Aceratherium (pl. 3 et pl. 9 A 2) :

Le bord antérieur de la branche montante est subvertical et même légèrement oblique vers le haut et l'avant. L'apophyse coronoïde est haute et étroite ; J. J. Kaup (1834, p. 56) note que vers son sommet elle se recourbe brusquement en arrière. L'échancrure sigmoïde est étroite. Le condyle articulaire est assez large, sans cependant être particulièrement étiré vers l'extérieur ; en vue de dessus, l'axe du gond est en forme de S. J. J. Kaup (1834, p. 56) a observé au niveau de l'articulation une "petite saillie en forme de lobe" située en dessous de la facette articulaire externe, et considéré qu'il s'agit là d'une disposition particulière aux acérathères ; je n'ai rien observé de semblable sur la mandibule de Montredon.

En face interne de la branche montante, le trou mandibulaire est proche du niveau du bord alvéolaire de la branche horizontale.

Le talon est épais, arrondi, et dépasse à peine vers l'arrière l'aplomb du condyle.

Le condyle est plus haut chez A. incisivum que chez A. tetradactylum, ainsi que H. Filhol l'avait écrit (1891, p. 202). Chez A. tetradactylum l'angle est moins aigu. Chez A. simorrense le trou mandibulaire débouche nettement plus bas que le bord alvéolaire de la branche horizontale ; il est donc sensiblement plus bas que chez A. tetradactylum et A. incisivum.

- genre Dicerorhinus :

Le bord antérieur de la branche montante est légèrement oblique vers l'arrière. L'apophyse coronoïde est haute, large et franchement recourbée en arrière. L'échancrure sigmoïde est large. Le condyle articulaire est puissant, très large, bien étendu vers l'extérieur ; il constitue un gond à axe horizontal (Filhol, 1891, pl. XIV, fig. 3) chez D. sansaniensis ; chez D. schleiermacheri le gond a un axe transversal perpendiculaire au plan sagittal du crâne, mais ondulé verticalement ; le diamètre du gond croît vers l'extérieur. H. Filhol (p. 202) avait remarqué que la hauteur du condyle est relativement plus forte chez les acérathères.

Le talon épais, arrondi et rugueux dépasse largement vers l'arrière l'aplomb du condyle articulaire. Ce développement est bien plus marqué chez D. schleiermacheri que chez D. sansaniensis. Chez D. schleiermacheri le trou mandibulaire débouche plus bas que le bord alvéolaire de la branche horizontale.

- Diceros pachygnathus :

Le bord antérieur de la branche montante est légèrement oblique vers l'avant. L'apophyse coronoïde est oblique vers l'avant, peu élevée au dessus du condyle, à peu près plate à son sommet. L'échancrure sigmoïde est très large. Le condyle est puissant.

Le talon large et bien arrondi ne dépasse pas vers l'arrière l'aplomb du condyle articulaire.

<i>A. tetradactylum</i>					<i>A. incisivum</i>				
n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
1	1	528			2	486,50	468 - 505		
2	1	408 env.			2	377,50	360 - 395		
3	2	64,50	63 - 66		2	70,50	60 - 81		
4	3	63,50	60 - 66,5		5	72,00	60 - 91	12,845	
5	3	67,33	61,5 - 73,5		6	75,75	65 - 91	10,741	14,1799
6	5	79,30	71 - 93	9,576	10	80,65	71,5 - 99	8,851	10,9742
7	5	82,60	74,5 - 93	7,773	10	84,90	76 - 100	7,651	9,0122
8	4	87,63	79 - 97		9	91,11	82 - 106	8,177	8,9746
9	2	39,00	38 - 40		7	38,50	35,5 - 42	2,398	6,2283
10	3	44,33	40,5 - 51,5		9	40,44	36 - 44	2,242	5,5440
11					2	125,5	118 - 133		
13					3	143,17	128 - 151		
14					4	84,38	72,5 - 97		
15	2	214	202 - 226		4	234,25	221 - 253		
16	1	243			2	300,50	291 - 310		

<i>A. simorreense</i>					<i>D. sansaniensis</i>				
n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
1	1	400			1	468			
2	1	350			1	363			
3	1	60,5			1	53,5			
4	2	59,5	59 - 60		1	55			
5	3	61,67	59 - 65		1	59			
6	3	63,33	55 - 69		1	65			
7	4	70,88	56 - 85		2	74,25	68 - 80,5		
8	3	71,67	61 - 78		2	77,75	73,5 - 82		
9	4	36,25	31 - 42		1	35			
10	4	40,88	32,5 - 46		2	38	38 - 38		
11									
13									
14	1	74							
15	1	203			1	185			
16									

<i>D. schleiermachi</i>					<i>D. pachygnathus</i>				
n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
1	3	552,33	520 - 610						
2	4	445,75	418 - 495						
3	5	81,80	71 - 88	6,834	8,3540				
4	5	87,70	86 - 91	2,110	2,4050				
5	6	90,08	69 - 100	10,782	11,9684				
6	8	95,00	79 - 108	10,236	10,7752	1	97		
7	7	97,14	82,5 - 104	9,304	9,5773	1	97		
8	6	101,92	89,5 - 110	8,369	8,2116				
9	6	50,50	45 - 66,5	7,950	15,7422				
10	8	49,56	45 - 59	4,144	8,3614	1	57,5		
11	3	143,33	143 - 144						
13	3	163,67	144 - 189						
14	3	114,67	107,5 - 120,5						
15	3	275,00	252 - 303						
16	2	286,00	280 - 292						

Origine et conservation du matériel étudié : *A. tetradactylum* : Sansan (Mus. Toulouse, MNHN); Saldana (Mus. Madrid); Polinya (Mus. Sém. Conc. Barcelone); Nombrevilla (Sabadell). *A. incisivum* : Eppelsheim (BMNH); Montredon (FSL); Can Llobateres (Sabadell); Can Ponsic (Sabadell); Venta del Moro (Madrid). *A. simorreense* : Simorre (MNHN, Mus. Bagnères); St-Béron (FSL); Hostalets (Sabadell). *D. sansaniensis* : Can Ponsic (Sabadell); Sansan (MNHN). *D. schleiermachi* : Eppelsheim (BMNH); formation de Vienne (FSL; ML); Aubignas (MNHN); La Alberca (Mus. Madrid).

Tabl. 46 — Dimensions comparées des mandibules des rhinocéros du Miocène supérieur.

D. Les dimensions de la mandibule :

Les dimensions comparées sont données dans le tableau 46 ; la pauvreté du matériel a limité le nombre des calculs statistiques possibles.

Les dimensions de A. tetradactylum et A. incisivum sont assez voisines, avec une branche montante plus haute chez le second ; nous ne sommes pas loin de la moyenne des D. bicornis actuels, la branche horizontale étant toutefois plus basse et plus étroite.

A. simorreense et D. sansaniensis sont plus petits que la moyenne des D. sumatrensis, surtout le premier. D. schleiermacheri atteint le gabarit des actuels C. simum et Rh. unicornis, avec toutefois des proportions différentes.

4. LA DENTURE

A. La denture antérieure :

Elle est présente dans presque toutes les sous-familles de l'époque, en général sous une forme analogue à celle des Rhinoceros et Dicerorhinus actuels. K. Heissig (1969, 1972, 1976) l'a beaucoup étudiée et en fait un élément fondamental de sa classification et de ses diagnostics.

Il y a au plus :

- des I^1 volumineuses, à section elliptique ; l'importance de leur usure chez les individus âgés montre qu'elles doivent avoir un rôle important, probablement dans la coupe des aliments (mais beaucoup d'espèces en sont dépourvues, surtout aux époques plus récentes).

- des I^2 petites, apparemment sans rôle fonctionnel.

- des I_1 en général petites et dont le rôle fonctionnel est réduit ou nul.

- des I_2 puissantes et très développées, que l'abrasion transforme en véritables baïonnettes. Ce rôle d'arme de combat est attesté chez les Dicerorhinus et Rhinoceros actuels. Les I_2 sont le siège d'un dimorphisme sexuel important qui peut se traduire par de grandes différences de taille.

- genre Aceratherium :

Pour A. tetradactylum et A. incisivum, K. Heissig (1976, p. 63-64) indique I^1 moyennes ou absentes (non persistantes chez A. tetradactylum) et I_2 grandes et faiblement courbées, alors que L. Ginsburg (1974) écrit pour A. tetradactylum "incisives supérieures et inférieures très fortes".

Chez A. simorreense les I^1 sont bien développées (c'est un des arguments utilisés par K. Heissig pour classer cette espèce dans un genre à part) et les I_2 très puissantes et très recourbées. Le dimorphisme sexuel paraît très marqué dans les trois espèces, particulièrement chez A. incisivum.

- genre Dicerorhinus :

Chez D. sansaniensis, K. Heissig (1972) note que les incisives inférieures seules sont connues avec certitude, qu'elles sont inclinées vers l'extérieur avec un bord inférieur légèrement courbé vers le haut et un bord supérieur droit, qu'un collet bien marqué les distingue des I_2 des Aceratherium, enfin que le dimorphisme sexuel est faible et porte sur la puissance de la dent mais pas sur sa longueur.

Pour D. schleiermacheri les I¹ sont puissantes, les I² petites mais présentes (entre autres sur le crâne type) les I₂ bien développées n'atteignant pas cependant la puissance relative des A. incisivum mâles.

- genre Diceros :

Pas de denture antérieure. A. Gaudry (1862, p. 189-190) signale un cas d'incisives inférieures, mais très réduites ; T. Ringström (1924) redétermine la mandibule qui les porte comme Dicerorhinus orientalis.

- genre Chilotherium :

Pas d'incisives supérieures ; I₁ pouvant être présentes avec des alvéoles importants ; I₂ puissantes, que M. Borsuk-Bialynicka (1970, p. 82) décrit comme "de grosses défenses divergentes vers le haut et l'extérieur, typiques du genre".

- genre Brachypotherium :

I¹ longues, puissantes, à section elliptique tranchante en avant et bulbeuse en arrière.

I₂ bien développées.

- genre Prosantorhinus :

Selon K. Heissig (1972), I¹ grandes très élargies en arrière, I₁ inconnues mais il y a des alvéoles correspondants, I₂ implantées droit et se courbant ensuite vers le haut. Dans l'espèce type, le dimorphisme sexuel est très marqué à ce niveau, les défenses des femelles sont moitié moins longues.

B. Les dents jugales supérieures :

De tout le matériel d'âge Miocène supérieur, ce sont les jugales supérieures qui ont été les plus étudiées. Le matériel disponible n'est cependant jamais très abondant, il ne permet quelques calculs statistiques que pour A. incisivum, pour D. schleiermacheri et dans une moindre mesure pour A. simorreense. Pour les autres espèces le matériel est rare ou très rare.

Les dimensions sont données dans les tableaux 47 (dents isolées) et 48 (rangées dentaires).

On se reportera aux figures 29, 30 et 31 pour la comparaison des profils des murailles externes, toujours pris à 2 cm du collet.

a) molaires de lait supérieures

- genre Aceratherium :

Comme il est de règle chez les rhinocéros, les molaires de lait reproduisent les caractères des molaires, avec une brachyodontie plus marquée et un émail plus mince.

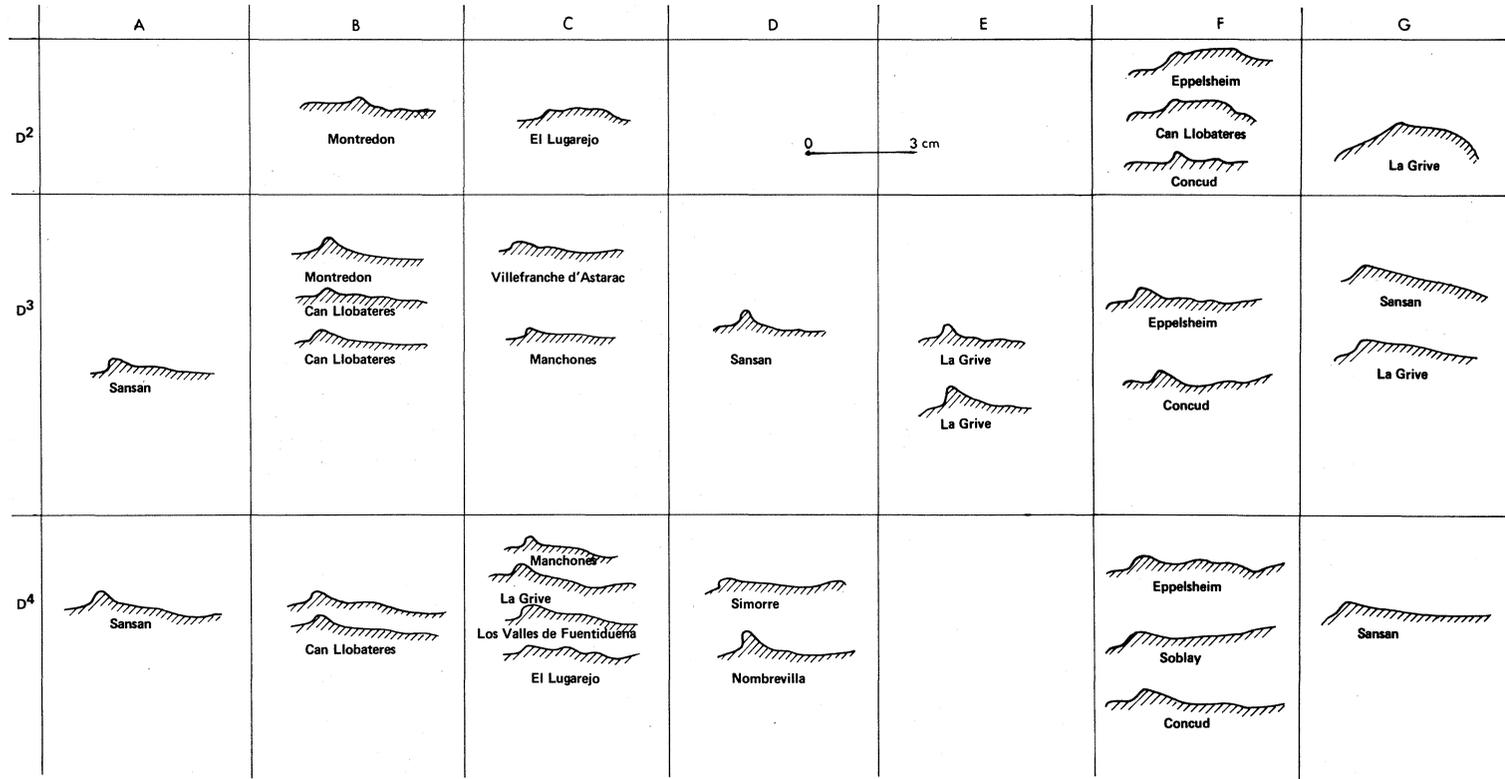


Fig. 29 — Profil des ectolophes des molaires de lait chez les rhinocéros du Miocène supérieur. De haut en bas pour chaque ensemble :

A : D³ et D⁴ de *A. tetradactylum*

B : D², D³ et D⁴ de *A. incisivum*

C : D², D³ et D⁴ de *A. simorreense*

D : D³ et D⁴ de *D. sansaniensis*

E : D³ de *D. steinheimensis*

F : D², D³ et D⁴ de *D. schleiermacheri*

G : D², D³ et D⁴ de *Brachypotherium* sp.

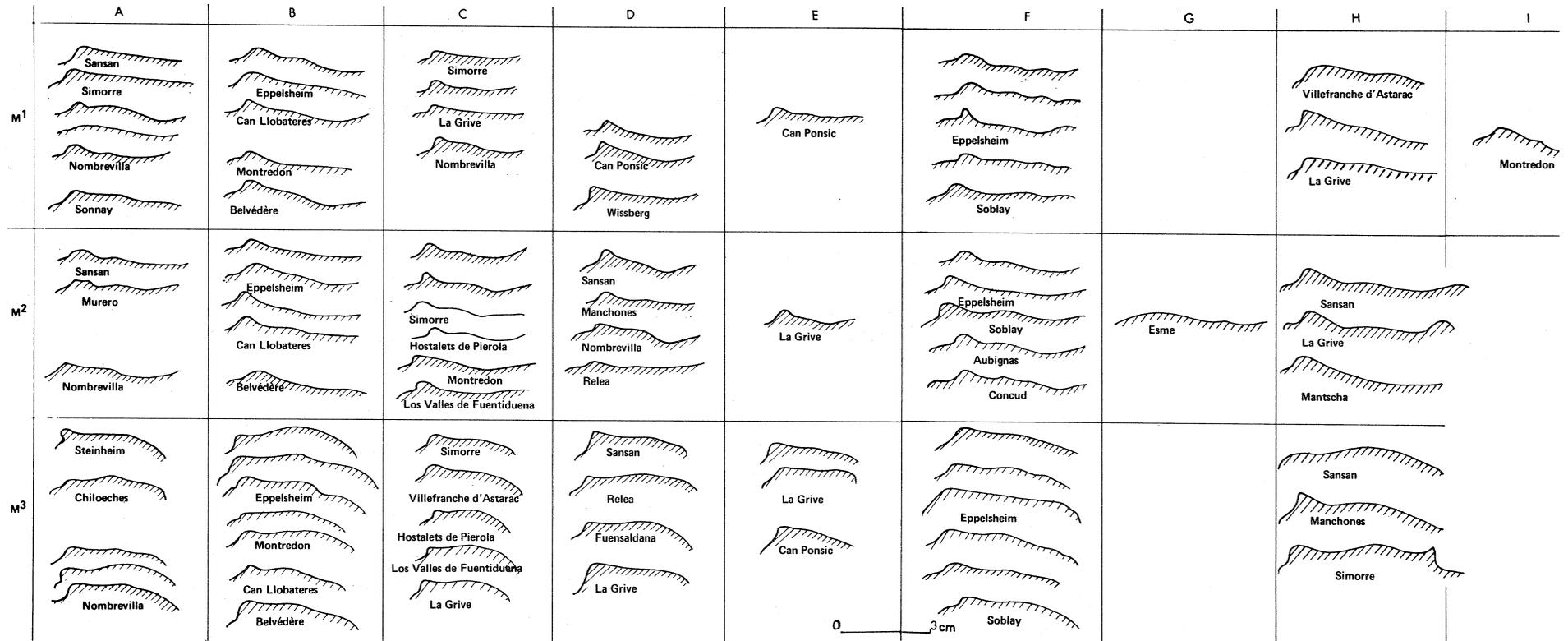


Fig. 30 – Profil des ectolophes des molaires chez les rhinocéros du Miocène supérieur. De haut en bas pour chaque ensemble :

A : M¹, M² et M³ de *A. tetradactylum*

C : M¹, M² et M³ de *A. simorre*

E : M¹, M² et M³ de *D. steinheimensis*

G : M² de *D. pachygnathus*

I : M¹ de cf. *Prosantorhinus* sp. D.

B : M¹, M² et M³ de *A. incisivum*

D : M¹, M² et M³ de *D. sansaniensis*

F : M¹, M² et M³ de *D. schleiermacheri*

H : M¹, M² et M³ de *Brachypotherium*

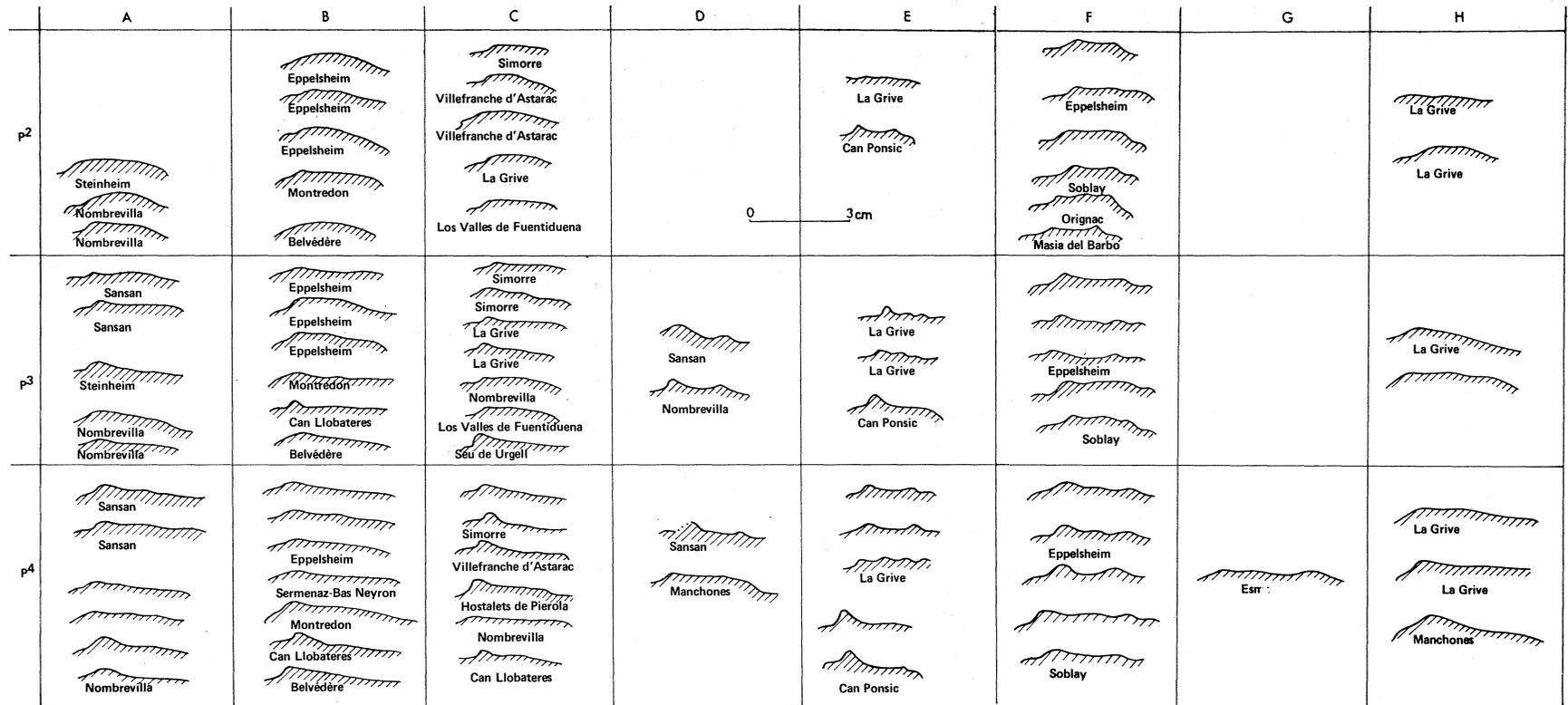


Fig. 3L — Profil des ectolophes des prémolaires chez les rhinocéros du Miocène supérieur. De haut en bas pour chaque ensemble :

A : P², P³ et P⁴ de *A. tetradactylum*

C : P², P³ et P⁴ de *A. simorre*

E : P², P³ et P⁴ de *D. steinheimensis*

G : P⁴ de *D. pachygnathus*

B : P², P³ et P⁴ de *A. incisivum*

D : P³ et P⁴ de *D. sansaniensis*

F : P², P³ et P⁴ de *D. schleiermacheri*

H : P², P³ et P⁴ de *Brachypotherium* sp.

+ A. tetradactylum :

- . D¹ : trois exemplaires. Petite dent à profil convexe, avec une médifossette fermée.
- . D² : muraille externe irrégulièrement convexe, mésostyle à développement moyen ou fort. Crista et crochet présents, anticrochet parfois présent, médifossette normalement fermée. Protocône non étranglé. Cingulum interne toujours présent, normalement continu.
- . D³ : muraille externe avec pli du paracône épais et légère convexité au niveau du mésostyle. Crochet toujours présent, crista présente ou absente, pas d'anticrochet, médifossette plus souvent fermée qu'ouverte, protocône fortement étranglé, cingulum interne variable, pouvant être nul, discontinu ou épais et continu.
- . D⁴ : même type de muraille externe que D³. Crochet toujours présent, crista plus souvent absente, pas d'anticrochet. Pas de médifossette fermée. Très fort étranglement du protocône, cingulum interne aussi variable que pour la D³.

+ A. incisivum :

- . D¹ : deux exemplaires. Dent petite, dépourvue de protolophe. Le seul pli visible est une crista.
Hypsodontie : 103,8 (Höwenegg).
- . D² : dent assez longue. Muraille externe irrégulièrement plane avec mésostyle assez saillant. Crochet toujours présent, crista présente ou absente, pas d'anticrochet, médifossette fermée ou non, protocône étranglé, cingulum interne très variable, présent ou absent.
- . D³ : muraille externe avec fort pli du paracône, toujours très net mais d'importance variable (fig. 29), et parfois léger bombement en position de mésostyle. Crochet presque toujours présent, crista rare, pas d'anticrochet, médifossette fermée ou ouverte. Etranglement du protocône faible à fort. Cingulum interne faible ou nul.
- . D⁴ : muraille externe à allure ondulée avec pli du paracône épais et bombement au niveau du mésostyle. Crochet toujours présent, crista nulle ou très faible, pas de médifossette fermée, pas d'anticrochet. Etranglement du protocône fort ou très fort. Cingulum interne absent ou faiblement amorcé.

+ A. simorrense :

- . D¹ : un exemplaire, bien usé et sans caractères particuliers.
- . D² : petite dent à profil d'ectolophe irrégulièrement convexe, avec un fort point d'inflexion correspondant au pli du paracône. Crochet multiple, crista embryonnaire, pas de médifossette fermée, pas d'étranglement du protocône, cingulum interne continu.
Hypsodontie : 71,2 (El Lugarejo).
- . D³ : muraille externe avec pli du paracône épais mais peu saillant, et à peu près plate en arrière de celui-ci. Crochet toujours présent, crista présente ou absente, médifossette rarement fermée ; pas d'anticrochet ; étranglement du protocône faible à fort. Cingulum interne absent ou faiblement marqué.
- . D⁴ : muraille externe présentant une nette tendance à l'ondulation, avec pli du paracône épais mais d'extension variable, léger bombement au niveau du mésostyle et rentrant précédant le métastyle. Crochet toujours présent, pas de crista ni d'anticrochet, pas de médifossette fermée. Etranglement du protocône fort à très fort. Cingulum interne très variable, de nul à très fort et continu.

- genre Dicerorhinus :

+ D. sansaniensis :

- . D¹ : un exemplaire, sans caractères particuliers.
- . D² : pas d'exemplaire connu avec certitude.
- . D³ : muraille externe avec pli du paracône moins large mais plus saillant que chez Acera-
therium, et avec axe plus incliné en avant. Crochet toujours présent, pas de crista ni
d'anticrochet, pas de médifossette fermée. Etranglement du protocône faible à fort.
Pas de cingulum interne.
- . D⁴ : mêmes caractéristiques que les D³. Un cas de cingulum interne discontinu.
Hypsodontie : 89,2 (Nombrevilla).

+ D. steinheimensis :

Les seules molaires de lait supérieures que je connaisse sont des D³. L'ectolophe a un profil typique du genre avec un pli du paracône relativement étroit mais très étendu transversalement et dont l'axe s'incline obliquement vers l'avant. Crochet toujours présent, pas de crista ni d'anticrochet, pas de médifossette fermée. Etranglement du protocône nul ou très faible. Cingulum interne nul ou faible.

Hypsodontie : 63,4 (La Grive).

+ D. schleiermacheri :

- . D¹ : le protolophe et l'ectolophe n'arrivent pas en contact. Il y a un cingulum interne discontinu. Le seul repli interne est le crochet. Le pli du paracône est net.
- . D² : muraille externe irrégulièrement convexe avec deux points d'inflexion majeurs constitués par les plis du paracône et du métacône. Crochet toujours présent, crista et anticrochet le plus souvent absents, médifossette fermée ou non. Etranglement du protocône présent ou absent. Cingulum interne présent ou absent.
Hypsodontie : 74 (Can Llobateres).
- . D³ : ectolophe nettement ondulé avec fort pli du paracône à axe oblique vers l'avant, mésostyle bombé et un rentrant précédant un métastyle oblique vers l'arrière. Crochet toujours présent, crista rare, pas d'anticrochet, pas de médifossette fermée. Etranglement du protocône faible à fort. Cingulum interne le plus souvent absent.
Hypsodontie : 68,9 (Concud).
- . D⁴ : mêmes caractères généraux que pour D³.
Hypsodontie : 76,4 (Soblay) - 77,3 (Luberon).

- genre Diceros :

+ D. pachygnathus :

Je n'en ai pas observé mais A. Gaudry (1862, p. 178-179) écrit qu'il en a vu plusieurs, que leur variabilité individuelle est très forte, que le cingulum interne est toujours présent. Rappelons que T. Ringström (1924) a redéterminé comme D. orientalis la rangée dentaire lactéale figurée pl. XXVI fig. I.

- genre Brachypotherium :

Les considérations qui suivent se rapportent à B. brachypus autant qu'à B. goldfussi.

Je n'ai jamais observé de D¹ dans le genre.

- . D² : ectolophe très convexe, avec pli du paracône épais et très saillant. Crochet et crista présents, anticrochet fréquent, médifossette généralement fermée, souvent multiple ; pas d'étranglement du protocône. Cingulum interne continu.
- . D³ : muraille externe en V inversé asymétrique, dont la pointe est constituée par un pli du paracône très épais. Le crochet est toujours présent, souvent multiple. Crista faible ou absente, pas d'anticrochet, pas de médifossette fermée. Etranglement du protocône faible ou nul ; cingulum interne continu, cingulum externe fréquent.
- . D⁴ : mêmes caractères que la D³ ; le cingulum externe est souvent plus fort.
Hypsodontie : 86,5 (Sansan).

b) molaires supérieures

- genre Aceratherium :

K. Heissig (1976, p. 63) caractérise les molaires du genre par le développement de leurs replis secondaires, et par l'allongement et la faible hauteur du talon des M³.

Beaucoup d'auteurs (par exemple L. Ginsburg, 1974) considèrent la bordure du sillon vertical marquant en arrière du protolophe l'étranglement du protocône, normalement très fort dans ce genre, comme un anticrochet. On se reportera à la première partie du présent travail pour la définition de ce terme. A mon sens, les caractères généraux des molaires du genre sont donc cet étranglement du protocône, le profil assez mou de l'ectolophe et la brachyodontie.

+ A. tetradactylum (pl. 4) :

- . M¹ : à profil d'ectolophe assez variable, dont le dessin de base est un V inversé très asymétrique, dont la pointe est constituée par le pli du paracône épais mais peu saillant ; il peut y avoir un léger bombement au niveau du mésostyle, et un métastyle divergent vers l'arrière pouvant être précédé d'un léger rentrant.
Le crochet est toujours présent, parfois double, la crista rare (faible dans 10 % de 21 observations) ; je n'ai jamais observé d'anticrochet, ni de médifossette fermée. Le protocône est toujours étranglé, en général très fortement. Le cingulum interne est très variable, de très fort et continu (5 % de 20 observations) à totalement absent (24 % des observations).
Hypsodontie : 109,7 et 115,9 (Arroyo del Val)
105,4 (Nombrevilla).
- . M² : même type de profil de muraille externe que M¹, mais la divergence vers l'arrière et l'extérieur du métastyle est plus accentuée. Mêmes caractères morphologiques, avec une tendance à la disparition du cingulum interne qui n'est jamais continu.
Hypsodontie : 82,4 (Nombrevilla).
- . M³ : ectométalophe fortement convexe, avec pli du paracône toujours épais mais à extension transversale variable, et léger mésostyle. Crochet toujours présent, exceptionnel-

lement double (4 % de 20 observations) ; crista normalement absente, anticrochet jamais observé, médifossette jamais fermée. Protocône étranglé (1 exception sur 20) ; cingulum interne un peu plus souvent présent qu'absent.
Hypsodontie : 75,8 (Steinheim) - 83,1 ; 85,3 ; 80,2 ; 85,3 ; 75 ; 77,6 ; 83,3 et 83,3 (Nombrevilla).

+ A. incisivum (pl. 8 A et B) :

- . M¹ : même type de profil d'ectolophe que A. tetradactylum, avec gros pli épais du paracône et tendance à l'ondulation. Crochet toujours présent, parfois double (5 % de 20 observations), crista et anticrochet exceptionnels (1 cas sur 20) ; médifossette exceptionnellement fermée (1 cas sur 20). Etranglement du protocône toujours présent mais de force variable. Cingulum interne très variable, d'absent à continu mais souvent présent. Un cas observé de cingulum externe.
Hypsodontie : 94,1 (Eppelsheim) - 87 (Höwenegg).
- . M² : dans l'ensemble mêmes caractères que la M¹ ; jamais de crista observée ; un cas d'anticrochet sur 20 observations, un cas de médifossette fermée sur 20. Cingulum interne plus souvent absent que présent. Un cas observé de cingulum externe.
- . M³ : ectométalophe à profil convexe, plus allongé et irrégulier que celui de A. tetradactylum. Pli du paracône toujours présent et épais, dont le saillant est très variable. Crochet toujours présent, crista assez rare (4 cas sur 24), anticrochet exceptionnel, médifossette parfois fermée (4 cas sur 24). Protocône toujours étranglé mais de façon variable. Cingulum interne plus souvent présent qu'absent. Un cas observé de cingulum externe.
Hypsodontie : 88,5 (Can Llobateres).

+ A. simorreense (pl. 7) :

K. Heissig (1976, p. 73-74) indique que les molaires supérieures de cette espèce ont un long crochet en forme de massue, et une tendance à l'acquisition d'un cingulum externe.

- . M¹ : même type de profil de muraille externe que pour les acérathères précédents (fig. 30). Crochet toujours présent, crista rare (2 cas sur 20), anticrochet jamais observé, médifossette jamais fermée. Etranglement du protocône très variable, de très fort à totalement absent. Cingulum interne variable, plus souvent présent qu'absent. Trois cas de cingulum externe observés.
Hypsodontie : 87,5 (Nombrevilla)
104,8 (Los Valles de Fuentiduena).
- . M² : ectolophe de même type que pour la M¹, mais la divergence du métastyle vers l'arrière et l'extérieur devient systématique. Crochet toujours présent, parfois double (3 cas sur 18) ; crista rare (2 cas sur 18), jamais d'anticrochet observé, médifossette rarement fermée (2 cas sur 18). Etranglement du protocône toujours présent, mais d'importance variable. Cingulum interne plus souvent absent que présent. Un cas de cingulum externe observé.
Hypsodontie : 85,7 (Villefranche d'Astarac).
- . M³ : petite dent avec ectométalophe bien convexe, assez régulier, avec pli du paracône large. Crochet toujours présent, crista rare (3 cas sur 19), anticrochet exceptionnel (1 cas sur 19), médifossette fermée exceptionnelle (1 cas sur 19). Etranglement du protocône plus souvent présent qu'absent. Cingulum interne plus souvent absent que présent.

Hypsodontie : 79,8 (La Grive)
92,2 (Los Valles de Fuentiduena).

- genre Dicerorhinus :

Au moins pour ceux de la période de temps considérée le pli du paracône est bien marqué ; le cingulum interne et la brachyodontie sont moins nets que chez les acérathères.

+ D. sansaniensis (pl. 8 C) :

K. Heissig (1976, p. 71) indique dans une néodiagnose que les molaires, petites et très brachyodontes comme les autres jugales, ont un antécrochet distinct et en général pas de cingulum. L. Ginsburg écrit en 1974 que les molaires sont courtes et dépourvues d'antécrochet.

. M¹ : muraille externe avec fort pli du paracône dont l'axe est oblique vers l'avant et nette dépression précédant la divergence du métastyle. Crochet toujours présent, crista présente ou absente, pas d'anticrochet observé, pas de fermeture de médifossette observée. Etranglement du protocône plus souvent présent qu'absent. Cingulum interne plus souvent absent que présent.

Hypsodontie : 84 (Can Ponsic).

. M² : même type de profil d'ectolophe que la M¹, avec tendance à l'acquisition d'un faible bombement correspondant à un mésostyle. Crochet toujours présent, crista et anticrochet jamais observés, pas de médifossette fermée. Etranglement du protocône variable, plus souvent présent qu'absent. Cingulum interne absent ou réduit.

Hypsodontie : 94,7 (Nombrevilla).

. M³ : ectométalophe nettement plus anguleux que pour les acérathères, le pli du paracône qui peut être extrêmement puissant est le seul point d'inflexion du profil. Crochet toujours présent, crista et anticrochet rares, pas de médifossette fermée observée. Etranglement du protocône variable, plus souvent présent qu'absent.

+ D. steinheimensis (pl. 8 D) :

. M¹ : l'ectolophe a les mêmes caractéristiques que celui de D. sansaniensis, avec une taille nettement inférieure. Crochet toujours présent, crista plus souvent absente que présente, pas d'anticrochet, pas de médifossette fermée observée. Le protocône est modérément étranglé ; il n'y a en général pas de cingulum interne.

. M² : ici encore le profil de la muraille externe est semblable à celui de D. sansaniensis, avec une taille plus petite. Les autres caractères qualitatifs sont les mêmes que pour M¹.

. M³ : ectométalophe anguleux en V asymétrique inversé ; la branche longue du V, en arrière du pli du paracône, est à peu près rectiligne. Crochet toujours présent, crista et anticrochet jamais observés, pas de médifossette fermée. Etranglement du protocône modéré ou absent. Cingulum interne présent ou absent.

Hypsodontie : 71,3 et 70,7 (Can Ponsic).

+ D. schleiermacheri :

- . M¹ : ectolophe formé d'une succession d'ondulations d'amplitude décroissante vers l'arrière : gros pli épais du paracône, bombement du mésostyle, pli du métacône pas toujours présent, dépression puis métastyle divergent vers l'arrière. Crochet toujours présent, parfois double ; crista assez rare ; anticrochet assez fréquent ; pas de médifossette fermée observée. Etranglement du protocône moyen à fort. Cingulum interne normalement absent.
Hypsodontie : 89,4 (Concud).
- . M² : mêmes caractères généraux que pour la M¹.
Hypsodontie : 83,3 (Eppelsheim).
- . M³ : l'ectométalophe a une allure générale convexe et ondulée. Crochet presque toujours présent, crista présente ou absente, anticrochet rare, pas de médifossette fermée observée. Etranglement du protocône plus souvent présent qu'absent, mais en général assez faible. Cingulum interne normalement absent.

- genre Diceros :

Muraille externe des molaires presque plate, sans pli du paracône net, avec des ondulations à très grand rayon de courbure. Crochet présent, crista peu développée quand elle existe, anticrochet rare. Etranglement du protocône toujours présent, au moins aux M¹ et M². Cingulum interne faible ou absent.

- genre Brachypotherium :

(B. brachypus et B. goldfussi confondus).

- . M¹ : ectolophe avec gros pli épais du paracône, puis rectiligne en arrière de celui-ci. Crochet toujours présent pouvant être double, crista présente ou absente, pas d'anticrochet observé, ni de médifossette fermée. Etranglement du protocône toujours présent mais d'importance variable. Cingulum interne toujours présent, cingulum externe fréquent.
Hypsodontie : 91,4 (La Grive).
- . M² : ectolophe avec gros pli épais du paracône puis ondulant au niveau du mésostyle avant de diverger vers l'arrière au niveau du métastyle. Mêmes caractères généraux que M¹, mais anticrochet rare.
Hypsodontie : 89,4 (Sansan).
- . M³ : vaste ectométalophe à profil général convexe mais à dessin assez varié, car le pli du paracône est plus ou moins saillant, et il peut y avoir un pli du métacône. Crochet toujours présent mais d'importance variable, crista faible ou nulle, étranglement du protocône toujours présent. Cingulum interne variable mais toujours présent, cingulum externe fréquent.

- cf. Prosantorhinus sp. D. :

Une seule dent connue, d'usure moyenne et abimée : il manque le protolophe. La muraille externe porte un net pli du paracône et est fortement concave ensuite. Le seul repli interne est le crochet. On note une trace d'étranglement en avant du métalophe, donc au niveau de l'hypocône : rappelons que K. Heissig (1972, p. 65) indique l'existence d'un net sillon postérieur sur l'hypocône.

c) prémolaires supérieures

- genre Aceratherium :

K. Heissig (1976) indique que dans le genre les prémolaires sont semi-molariformes ou molariformes, et munies d'un fort cingulum interne. L. Ginsburg (1974) note qu'elles sont quadrangulaires avec un fort cingulum interne. A mon avis leurs caractères généraux résident dans leur pli du paracône faible et leur ectolophe plutôt convexe et dans leur cingulum interne normalement continu.

+ A. tetradactylum (pl. 4) :

- . P¹ : je les ai observées dans environ 20 % des cas. La médifossette est en général fermée par fusion distale du crochet et de la crista. Il y a un cingulum interne continu. Ces dents sont relativement grandes.
- . P² : muraille externe d'allure générale convexe, le pli du paracône plus ou moins développé pouvant ou non constituer une irrégularité dans la courbe. Crochet toujours présent, crista rare, anticrochet jamais observé, médifossette fermée observée exceptionnellement. Protocône normalement étranglé, cingulum interne continu.
- . P³ : ectolophe à profil généralement plat, avec un pli du paracône faible mais épais, et souvent un pli du métacône à peine marqué par un point d'inflexion. Crochet toujours présent, crista aussi souvent présente qu'absente, pas d'anticrochet observé, médifossette fermée dans 4 cas sur 14. Etranglement du protocône aussi souvent présent qu'absent, cingulum interne toujours présent mais d'importance variable.
Hypsodontie : 132,4; 117,9; 121,6 ; 128,8 et 122,9 (Arroyo del Val).
- . P⁴ : le profil de l'ectolophe a les mêmes caractères que pour la P³, avec une allure générale plutôt plate, très faiblement convexe au niveau d'un pli du paracône épais mais peu saillant. Crochet toujours présent, parfois double, crista présente dans 40 % des cas ; anticrochet jamais observé ; médifossette fermée observée dans 40 % des cas. Etranglement du protocône plus souvent absent. Cingulum interne toujours présent mais d'importance variable.

+ A. incisivum (pl. 8 A et B) :

- . P¹ : leur présence est fréquente mais leur morphologie est très variable : il peut y avoir une crista, qui peut être même double, mais dans deux cas il n'y a aucune sorte de repli interne ; dans un autre cas il y a une médifossette fermée. Le cingulum interne est toujours présent mais continu ou discontinu.
- . P² : même type de muraille externe convexe, avec parfois un léger point d'inflexion correspondant au pli du paracône, que pour A. tetradactylum. Crochet presque toujours présent (absent 2 fois sur 17), crista aussi souvent présente qu'absente, pas d'anticrochet observé, médifossette parfois fermée (5 fois sur 17). Etranglement du protocône rare ; cingulum interne toujours présent ; un cas observé de cingulum externe.
- . P³ : même type de profil d'ectolophe que pour les P³ de A. tetradactylum ; le pli du paracône n'est vraiment dégagé qu'une fois. Crochet en général présent (absent dans 2 cas sur 18), crista plus souvent absente, pas d'anticrochet observé ; médifossette rarement fermée (4 cas sur 20). Etranglement du protocône présent ou non, et très variable en importance quand il existe. Cingulum interne toujours présent, en général continu. Deux cas observés de cingulum externe.

- . P⁴ : profil d'ectolophe en général très plat, avec pli du paracône large et très peu saillant. Crochet toujours présent, crista fréquente, anticrochet exceptionnel (1 cas sur 23) ; médifossette parfois fermée (5 cas sur 23). Etranglement du protocône très variable, de très marqué (3 cas) à totalement absent (5 cas). Cingulum interne le plus souvent présent, fréquemment continu. Un cas observé de cingulum externe.
Hypsodontie : 95,5 et 105 (Eppelsheim)
104,4 (Can Llobateres).

+ A. simorreense (pl. 7) :

- . P¹ : assez fréquente, cette prémolaire a une morphologie très irrégulière ; il y a toujours un cingulum interne, le plus souvent épais et continu ; j'ai observé un cas (sur 17) de médifossette fermée. Dans un cas aussi, la racine est triple.
Hypsodontie : 97,4.
- . P² : le profil de la muraille externe est du même type que pour les acérathères précédents, avec toutefois la cassure du pli du paracône beau coup plus nette. Le crochet est presque toujours présent (1 cas d'absence sur 17), la crista presque aussi souvent présente qu'absente, et je n'ai jamais observé d'anticrochet ; il y a une médifossette fermée dans 4 cas sur 17. Le protocône est isolé mais pas étranglé. Il y a presque toujours un cingulum interne, puissant et continu (une exception sur 20 cas).
Hypsodontie : 142,3 et 157,1 (Arroyo del Val).
- . P³ : ici encore, le profil de l'ectolophe est acérathéroïde mais le pli du paracône est plus détaché que pour A. tetradactylum et A. incisivum. Le crochet est presque toujours présent, une fois double, et une fois absent sur 17 cas ; crista assez fréquente, pas d'anticrochet, médifossette rarement fermée (2 fois sur 17). Etranglement du protocône variable, plus souvent nul (11 cas) que faible (2 cas) ou fort (3 cas). Cingulum interne presque toujours présent (1 absence totale sur 25 cas).
Hypsodontie : 133,3 (Arroyo del Val).
- . P⁴ : même type de profil de muraille externe que pour la P³, avec une irrégularité encore accrue par l'accentuation du pli du paracône et l'apparition fréquente d'un mésostyle embryonnaire. Crochet presque toujours présent (1 absence sur 20 cas), crista relativement fréquente, jamais d'anticrochet observé, médifossette exceptionnellement fermée (1 fois sur 20). Etranglement du protocône très variable. Cingulum interne en général présent (1 exception sur 25 cas) ; trois cas observés de cingulum externe.
Hypsodontie : 125,7 (Arroyo del Val)
126,3 (Nombrevilla)
124 (Can Llobateres).

- genre Dicerorhinus :

Même pour les formes brachyodontes les vallées internes débouchent plus loin du collet que chez les acérathères ; le cingulum interne est moins marqué quand il existe, l'ectolophe a un profil plus ou moins ondulé, pour ceux de la période de temps considéré en tout cas.

+ D. sansaniensis (pl. 8 C) :

- . P¹ : une seule observée en place, dépourvue de repli interne et munie d'un cingulum interne discontinu.

- . P² : profil d'ectolophe avec deux points d'inflexion correspondant aux plis du paracône et du métacône. Crochet et crista présents, médifossette fermée dans les cas observés. Protocône isolé sans étranglement. Cingulum interne présent ou absent.
- . P³ : le profil de la muraille externe acquiert l'allure en W (ou même plus exactement en W inversé) due au développement des plis du paracône et du métacône, il n'y a pas trace de mésostyle. Crochet toujours présent, crista aussi souvent présente qu'absente, médifossette aussi souvent fermée qu'ouverte, pas d'anticrochet. Etranglement du protocône faible ou nul. Cingulum interne très variable, de nul à bien développé. Hypsodontie : 102,9 (Nombrevilla).
- . P⁴ : même type de profil de muraille externe que pour la P³ avec en plus développement variable d'un bombement correspondant au mésostyle. Crochet toujours présent, parfois double, crista plus souvent absente que présente, pas d'anticrochet, pas de médifossette fermée observée. Etranglement du protocône faible ou nul. Cingulum interne absent ou sous forme de traces.

+ D. steinheimensis (pl. 8 D) :

Pas de P¹ observée.

- . P² : profil d'ectolophe ondulé avec comme principaux points d'inflexion les plis du paracône et du métacône, mais leur développement est variable. Crochet toujours présent, parfois assez faible ; pas de crista observée, ni d'anticrochet, ni de médifossette fermée. Protocône jamais étranglé, toujours isolé. Cingulum interne très variable, aussi souvent présent qu'absent. Hypsodontie : 85,4 (Steinheim).
96,4 et 100 (Can Ponsic).
- . P³ : profil d'ectolophe ondulé, comme pour la P², avec prépondérance du pli du paracône sur le pli du métacône. Crochet toujours présent, souvent double, crista plus souvent présente qu'absente, parfois double, pas d'anticrochet observé ; médifossette fermée parfois observée, pouvant être multiple. Pas d'étranglement du protocône. Cingulum interne toujours observé. Hypsodontie : 98,5 (Can Ponsic).
- . P⁴ : même type de profil de muraille externe que la P³, tendant souvent vers le W inversé, avec développement possible d'un mésostyle. Crochet toujours présent, crista plus souvent absente que présente, pas d'anticrochet observé ; la médifossette est assez souvent fermée. Pas d'étranglement du protocône. Cingulum interne plus souvent absent que présent. Hypsodontie : 102,9 et 107,2 (Can Ponsic).

+ D. schleiermacheri :

Plusieurs P¹ observées. L'ectolophe est fortement convexe. Il n'y a pas de vrai ectolophe. Cingulum interne continu.

- . P² : ectolophe fortement convexe, avec les plis du paracône et du métacône comme points d'inflexion. Crochet toujours présent, parfois faible, mais aussi parfois double ; crista toujours observée. Pas d'anticrochet. Médifossette parfois fermée. Protocône isolé et non étranglé. Normalement pas de cingulum interne. Hypsodontie : 97,2 (Masia del Barbo).

		<i>A. tetradactylum</i>					<i>A. incisivum</i>					<i>D. steinheimensis</i>		
		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
D ¹	L	3	25,17	22,5 - 27			2	26,25	26 - 26,5					
	H	3	20,17	19 - 21,5			2	19,00	17,5 - 20,5					
D ²	L	3	34,17	33 - 36			3	37,50	36 - 39,5					
	H	3	31,00	29,5 - 32			3	34,17	33,5 - 35					
D ³	L	3	40,33	38,5 - 42			5	39,40	37,5 - 41,5			3	35	33,5 - 36
	H	3	36,33	36 - 37			5	37,40	36 - 38,5			3	32	30 - 33
D ⁴	L	4	44,50	40 - 50			5	45,20	40 - 50			1	22,5	
	H	4	38,63	35 - 42			4	41,63	40,5 - 42,5					
M ¹	L	18	46,39	42 - 50	2,3611	5,0899	11	50,09	46 - 53,5	1,9977	3,9882	2	38,00	37,5 - 38,5
	I	18	48,11	46,5 - 51,5	1,3455	2,7967	12	53,71	47,5 - 59,5	2,9882	5,5639	2	42,25	41,5 - 43
	H	3	50,33	49 - 51			2	44,00	40 - 48					
M ²	L	4	50,00	47 - 51			4	53,88	47 - 63			1	40,5	
	I	4	49,50	44 - 52			5	52,70	47,5 - 56			1	43	
	H	1	42											
M ³	L. abs.	17	49,00	44,5 - 52,5	2,1139	4,3141	20	51,53	45 - 58	3,3422	6,4865	3	40,83	40 - 41,5
	L. anat.	17	40,38	37,5 - 43	1,4740	3,6502	20	42,93	39 - 49	2,9167	6,7949	3	35,00	34,5 - 35,5
	I abs.	17	42,03	36 - 45	2,2253	5,2947	20	45,33	42 - 51	2,7109	5,9811	3	34,83	34 - 36,5
	I anat.	17	44,68	41,5 - 47	1,8535	4,1488	20	48,65	44 - 57	4,0167	8,2564	3	38,83	38 - 40
	H	9	39,33	36 - 43,5	2,6925	6,8455	1	46				2	28,75	28,5 - 29
P ¹	L	12	24,58	21 - 27	1,7816	7,2473	5	24,60	22 - 26,5					
	H	12	19,38	17 - 22	1,5539	8,0204	6	20,58	20 - 21,5					
P ²	L	5	33,90	30 - 36,5			6	35,67	33 - 38,5			5	26,50	24 - 27,5
	H	5	36,80	33 - 41,5			9	39,00	35 - 41,5	2,5980	6,6617	5	26,60	24 - 28,5
P ³	L	13	35,77	32 - 38,5	1,9855	5,5509	6	38,08	34,5 - 41			3	30,00	28,5 - 33
	I	13	45,65	40,5 - 49	2,7867	6,1041	10	46,10	41 - 50	3,1867	6,9127	3	35,33	34 - 37
	H	5	45,20	43 - 47								1	32,5	
P ⁴	L	6	40,25	36,5 - 43			15	43,93	40 - 49	2,6916	6,1267	4	32,75	31 - 34,5
	I	6	48,00	45 - 51,5			16	53,22	49,5 - 57,5	2,4560	4,6150	4	38,88	37 - 40,5
	H						2	44,5	42 - 47			2	36	35 - 37
Origine et conservation		Arroyo del Val (Utrecht) ; Nombrevilla (BMNH, Mus. Madrid, Mus. Sabadell, Utrecht) ; Sansan (FSL, ML, Mus. Toulouse, Fac. Catho. Toulouse) ; Simorre (Mus. Toulouse) ; Sonnay (ML) Steinheim (FSL, Utrecht)					Bermersheim (Utrecht) ; Can Llobateres (Sabadell) ; Can Ponsic (Sabadell) ; Eppelsheim (BMNH, FSL, Darmstadt) ; Esselborn (Utrecht, Francfort) ; Höwenegg (Karlsruhe) ; Los Mansuetos (Sabadell) ; Villadecaballs-la Tarumba (Sabadell) ; Masia del Barbo (Sabadell) ; Montredon (Mus. Toulouse, FSL, ML) ; Priay (FSL) ; Pedregueras (Utrecht) ; St.-Jean-de-Bournay (ML) ; Sermenaz (FSL) ; Soblay (FSL) ; Vienne (ML) ; Weisenau (Mus. Madrid).					Can Ponsic (Sabadell) ; La Grive (FSL, ML) ; Steinheim (BMNH, Utrecht)		

Tabl. 47 - Dimensions des dents jugales supérieures isolées des rhinocéros du Miocène supérieur.

		<i>A. simorrense</i>					<i>D. sansaniensis</i>					<i>D. pachygnathus</i>			
		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	
D ¹	L	1	22,5				1	18,5							
	H	1	15,5				1	16							
D ²	L	1	36,5												
	H	1	26												
D ³	L	3	37,17	36 - 39			3	38,83	35 - 45						
	H	3	33,17	31,5 - 34,5			3	33,67	33 - 35						
D ⁴	L	6	41,00	38,5 - 43			2	42,75	41,5 - 44						
	H	5	38,40	37,5 - 39,5			2	45,00	43,5 - 46,5						
M ¹	L	15	40,10	37 - 45	2,3467	5,8521	8	39,81	36,5 - 42	1,8696	4,6961				
	H	2	39,50	35 - 44	2,1783	4,8479	1	34	40 - 48,5	2,7572	6,2754				
M ²	L	9	46,33	41,5 - 52	3,4550	7,4569	5	48,20	46 - 50,5						
	H	1	39	44 - 53	2,8662	5,9644	5	51,10	49 - 55,5						
M ³	L abs.	7	46,65	42 - 52	3,1978	6,8560	4	50,25	49 - 52						
	L anat.	8	38,94	34,5 - 42	2,2746	5,8418	3	43,33	43 - 43,5						
M ³	L abs.	7	40,86	37 - 46	3,3255	8,1395	4	43,38	42,5 - 45						
	L anat.	8	43,38	39 - 50	3,7583	8,6647	3	46,33	45,5 - 48						
P ¹	L	12	21,08	18,5 - 26,5	2,3044	10,9303									
	H	1	18,5	13,5 - 20	2,4132	14,5158									
P ²	L	12	28,71	24,5 - 31,5	2,3689	8,2516									
	H	2	37,75	27,5 - 37	2,6922	8,2101									
P ³	L	9	33,39	27 - 36	2,6431	7,9161	2	34,25	34 - 34,5						
	H	1	44	33,5 - 41	2,3717	6,1602	2	40,50	40 - 41						
P ⁴	L	16	35,69	30 - 40	2,7560	7,7227	1	38				1	47		
	H	4	46,88	42,5 - 51	2,6367	5,8377	1	43,5				1	53		
Origine et conservation			Arroyo del Val (Utrecht) ; Can Llobateres (Sabadell) ; Can Ponsic (Sabadell) ; El Lugarejo (Mus. Madrid) ; La Grive (ML, FSL) ; La Cisterniga (Madrid) ; Hostalets (Sabadell) ; Montredon (FSL) ; Nombrevilla (Mus. Madrid, Utrecht) ; St Agoulin (Fac. Clermont) ; St.-Jean-de-Bournay (ML) ; Seu de Urgell-El Firal (Sabadell) ; Simorre (Mus. Toulouse) ; Villefranche d'Astarac (Mus. Toulouse) ; Los Valles de Fuentiduena (Sabadell, Mus. Madrid).					Can Ponsic (Sabadell) ; La Grive (ML) ; Murero (Utrecht) ; Fuensaldana (Mus. Madrid) ; Nombrevilla (Mus. Madrid) ; Relea (Mus. Madrid) ; Sansan (Mus. Toulouse) ; Simorre (BMNH) ; Wissberg (Munich, Utrecht)					Pikermi (Montbéliard)		

Tabl. 47 (suite) – Dimensions des dents jugales supérieures isolées des rhinocéros du Miocène supérieur.

		<i>D. schleiermacheri</i>					<i>Brachypotherium</i>			<i>cf. Prosantorhinus sp. D.</i>		
		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi
D ¹	L	2	29,00	27,5 – 30,5								
	I	2	24,25	24 – 25,5								
	H											
D ²	L	5	38,90	37 – 40,5			3	37,17	32 – 42			
	I	5	35,70	34 – 37,5			3	32,67	28,5 – 35			
	H	1	28,5									
D ³	L	4	44,88	42,5 – 46			2	46	46			
	I	4	43,13	38 – 46			2	41	41			
	H	1	31									
D ⁴	L	4	52,63	51 – 55			1	52				
	I	4	47,63	40 – 54,5			1	50				
	H	2	41,50	40,5 – 42,5			1	45				
M ¹	L	9	56,33	50,5 – 61,5	3,2882	5,8371	2	54,50	51 – 58	1	49	
	I	9	60,78	54,5 – 65,5	3,7923	6,2397	3	61,67	56 – 65,5			
	H	1	55				1	53				
M ²	L	4	59,25	54,5 – 61,5			3	61,67	58 – 66			
	I	4	64,13	60 – 69			3	65,00	64 – 66,5			
	H	1	50				1	59				
M ³	L abs.	11	57,41	52 – 61	2,6250	4,5725	2	68,00	67 – 69			
	L anat.	11	49,50	44,5 – 52,5	2,3345	4,7162	2	57	57 – 57			
	I abs.	11	52,32	44 – 56	3,1801	6,0785	2	58,50	56 – 61			
	I anat.	11	56,09	46 – 61	4,0051	7,1403	2	65,50	63 – 68			
	H											
P ¹	L	5	25,30	22,5 – 28			1	23				
	I	5	20,30	18,5 – 21,5			1	20				
	H											
P ²	L	7	36,43	33 – 39	1,9880	5,4574	2	32,50	32 – 33			
	I	7	39,21	33,5 – 43	4,0192	10,2495	2	36,75	36,5 – 37			
	H	1	35									
P ³	L	7	40,29	36,5 – 43	2,3426	5,8151	3	45,00	43,5 – 46,5			
	I	6	49,58	46 – 53,5			3	51,17	47 – 57			
	H											
P ⁴	L	6	45,58	43 – 50			3	48,50	48 – 49			
	I	6	57,83	53 – 62,5			3	66,17	60 – 71			
	H	1	50									
Origine et conservation		Aubignas (MNHN) ; Can Llobateres (Sabadell) ; Concud (FSL, Utrecht) ; Eppelsheim (BMNH, FSL) ; Luberon (MNHN) ; Masia del Barbo (Utrecht) ; Orignac (Bagnères de Bigorre) ; Soblay (FSL)					Mantscha (Mouages Bologne) ; La Grive (ML) ; Sansan (Fac. Toulouse, ML, FSL) ; Simorre (BMNH, FSL) ; Villefranche d'Astarac (Mus. Toulouse).			Montredon (Mus. Toulouse)		

Tabl. 47 (fin) – Dimensions des dents jugales supérieures isolées des rhinocéros du Miocène supérieur.

- . P³ : ectolophe convexe à profil ondulé avec plis du paracône et du métacône larges, et souvent amorce d'un mésostyle. Crochet presque toujours présent, assez souvent double. Crista plus souvent présente qu'absente. Pas d'anticrochet. Médifossette parfois fermée. Protocône le plus souvent non étranglé. Sur les dents vierges ou peu usées, protocône et hypocône sont isolés, comme l'avait remarqué J. Viret (Viret & Mazenot, 1948, p. 41), et comme on l'observe fréquemment sur les D. sumatrensis actuels. Cingulum interne rarement présent.
- . P⁴ : même type d'ectolophe que la P³ mais les plis du paracône et du métacône, toujours aussi épais, sont plus saillants, et on tend vers le profil en W inversé. Les autres caractères sont comme la P³, sauf que je n'ai jamais vu de cingulum interne, et que la crista est souvent double. Protocône et hypocône sont isolés sur les dents fraîches (Viret & Mazenot, 1948, fig. 2).
Hypsodontie : 116,3 (Soblay).

- genre Diceros :

Chez D. pachygnathus, les prémolaires (surtout P³ et P⁴) ont un ectolophe à profil presque plat, avec les plis du paracône et du métacône à peine sensibles. Crochet toujours présent, crista fréquente, pas d'anticrochet, pas de médifossette fermée observée. Pas d'étranglement du protocône. Cingulum interne normalement présent.

Hypsodontie : 106,4 pour une P⁴ de Pikermi.

- genre Brachypotherium :

(B. brachypus et B. goldfussi confondus).

- . P¹ : souvent présentes. Le protolophe peut être absent. Il y a ou non un cingulum interne ; pas de cingulum externe.
- . P² : profil de l'ectolophe faiblement convexe, avec pli du paracône assez faible. Crochet presque toujours présent, crista absente ou faible, pas d'anticrochet, pas de médifossette fermée observée. Protocône normalement isolé et étranglé. Cingulum interne toujours présent et continu, cingulum externe fréquent.
- . P³ : profil d'ectolophe en V inversé asymétrique et largement ouvert, le sommet étant constitué par un large pli du paracône, qui est cependant peu saillant. Crochet presque toujours présent, crista normalement présente, pas d'anticrochet, médifossette fermée rarement observée. Pas d'étranglement du protocône. Cingulum interne normalement présent et continu. Cingulum externe souvent présent.
- . P⁴ : mêmes caractères que la P³.

C. Les dents jugales inférieures :

Elles ont été moins étudiées que les supérieures du fait de leur structure très semblable. Les critères qualitatifs utilisés par les auteurs sont ceux que j'ai énumérés pour les jugales inférieures des rhinocéros actuels ; on a particulièrement insisté sur les cingulum interne et externe car ces formations sont plus fréquentes au Miocène supérieur qu'aux époques plus récentes.

J'ai disposé d'un matériel très réduit pour toutes les dents de lait et aussi pour les jugales définitives de D. sansaniensis, D. steinheimensis, Diceros pachygnathus et Brachypotherium. Il est

		<i>A. tetradactylum</i>			<i>A. incisivum</i>					<i>A. simorreense</i>				
		n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
P1	L	2	23,75	22,5 – 25	6	24,42	21,5 – 29			4	17,00	14,5 – 19		
	I	2	23,75	23,5 – 24	6	21,42	17,5 – 24			5	16,90	14,5 – 22		
P2	L	2	33,25	32 – 34,5	9	34,11	30 – 36	1,7989	5,2737	12	27,33	23,5 – 31,5	2,3094	8,4490
	I	2	37,75	34,5 – 41	9	41,17	37 – 45	2,3848	5,7931	12	34,08	32 – 36	1,3623	3,9971
P3	L	2	38,75	37 – 40,5	9	39,94	36,5 – 43	2,0531	5,1399	12	31,75	30 – 34,5	1,3055	4,1120
	I	2	47,50	45 – 50	9	51,00	47,5 – 55	2,2360	4,3844	12	42,00	38 – 46,5	2,5936	6,1754
P4	L	4	39,75	37,5 – 41,5	8	42,31	40 – 45	1,8310	4,3274	12	35,75	33,5 – 37,5	1,4222	3,9782
	I	4	48,63	44 – 51	8	53,88	51 – 59,5	2,6958	5,0039	12	45,75	42,5 – 51	2,3110	5,0514
M1	L	4	44,63	43 – 45,5	6	49,08	45 – 51			11	40,23	38 – 43	1,5225	3,7848
	I	4	49,63	47,5 – 51	6	55,58	53,5 – 60,5			11	45,73	41 – 49,5	2,5822	5,6471
M2	L	3	47,83	46 – 51	6	50,92	48 – 54			8	42,69	38,5 – 46,5	2,9992	7,0260
	I	3	52,17	51,5 – 52,5	5	57,30	54 – 61			12	47,17	42 – 50,5	2,5966	5,5051
L. abs.		3	50,67	49 – 52	6	53,75	51 – 60			12	45,54	41 – 50	2,7916	6,1299
M³L. anat.		3	42,00	35,5 – 48,5	6	43,67	36 – 47,5			10	36,45	31,5 – 41	3,0226	8,2924
	I	3	47	46 – 48,5	6	51,92	49 – 55			11	42,32	40 – 45,5	2,1595	5,1031
L. RD		1	234		5	250,20	240 – 260			9	202,17	188 – 223	11,7287	5,8015
L.P.		3	110,50	104 – 121	7	124,36	98 – 132,5	12,8831	10,3598	9	97,50	89,5 – 116	8,2953	8,5080
L. P3 - P4		5	71,70	67,5 – 77	8	78,69	71 – 84,5	4,3006	5,4654	10	64,25	60 – 67,5	3,0207	4,7015
L.M.		5	127,15	125 – 129,5	6	137,58	129 – 143	5,9700	4,3392	10	114,60	106,5 – 126	6,5608	5,7249
Origine et conservation		Chiloeches (Mus. Madrid); Nombrevilla (Mines Madrid, Utrecht) ; Sansan (Mus. Toulouse, Fac. Catho. Toulouse)			Can Llobateres (Sabadell) ; Eppelsheim (Darmstadt, BMNH) ; Montredon (FSL) ; Belvédère (Moulage F.S.L.)			Can Ponsic (Sabadell) ; Hostalets (Sabadell) ; La Cister-niga (Madrid); Manchones (Utrecht) ; Simorre (ML , MNHN , Mus. Toulouse) ; Villefranche d'Astarac (MNHN, BMNH, Mus. Toulouse)						

Tabl. 48 – Dimensions des rangées dentaires supérieures des rhinocéros du Miocène supérieur.

		<i>D. sansaniensis</i>			<i>D. steinheimensis</i>			<i>D. schleiermacheri</i>			<i>D. pachygnathus</i>			<i>Brachypotherium</i>		
		n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi
P1	L	1	16,00					1	25,5					3	23,50	21,5 – 26
	I	1	14,50					1	17					3	17,33	15,5 – 19
P2	L	2	24,75	24,5 – 25	2	25	25 – 25	1	32,0		1	34		3	38,33	35,5 – 40
	I	2	31,75	31 – 32,5	1	27,5		1	43,0		1	46,50		3	40,83	40 – 42
P3	L	2	29,50	29 – 30				2	43,50	42 – 45	1	40,50		3	43,17	37,5 – 46
	I	2	40,50	40 – 41				1	56,50		1	53,50		3	52,00	52 – 52
P4	L	2	34,50	34 – 35	2	29,25	28,5 – 30	1	44		2	44,50	43 – 46	3	49,67	42,5 – 54
	I	2	44,00	43,5 – 44,5	2	38,25	37 – 39,5	1	64		2	59,25	58,5 – 60	3	60,83	59,5 – 62
M1	L	2	37,75	37 – 38,5	2	32,25	30,5 – 34	2	50,25	47,5 – 53	2	47,5	43 – 52	3	55,33	51,5 – 58
	I	2	44,75	44,5 – 45	2	39	37 – 41	2	68,25	66 – 70,5	2	59,50	55 – 64	3	60,33	59 – 62
M2	L	2	42,25	41,5 – 43	2	35	35 – 35	2	53,50	52 – 55	2	55,75	51,5 – 60	3	60,00	55 – 63
	I	3	48,67	48 – 50	2	42,75	41 – 44,5	2	69,00	66 – 72	2	60,00	57 – 63	3	60,00	54 – 64
M3	L. abs.	3	46,00	43 – 48,5	2	39,50	38 – 41	2	56,50	56 – 57	2	57,00	54 – 60	2	58,25	53,5 – 63
	L. anat.	3	34,50	31,5 – 36	2	31,25	29 – 33,5	1	42		2	45,25	41,5 – 49	2	47,00	39 – 55
	I	3	46,00	42 – 49	2	38,50	37 – 40	2	57,50	57 – 58	2	53,00	50 – 56	2	54,50	49 – 60
	L. RD	2	202,00	199 – 205	1	173		1	267		3	241,67	228 – 251	2	271,00	253 – 289
	L.P.	2	90,75	83 – 98,5	1	77		1	131		3	105,33	103 – 107	3	141,83	132 – 147,5
	L. P3-P4	4	64,13	61 – 67	2	54,25	53,5 – 55	1	79,5		3	76,00	73 – 80	3	87,33	79 – 93
	L.M.	3	114,83	110,5 – 120	2	99	98 – 100	1	148		4	147,00	130,5 – 155,5	2	153,25	140 – 166,5
Origine et conservation		Sansan (moulage FSL); Los Canalizos (Mus. Madrid); Manchones (Utrecht)			La Grive (ML)			Eppelsheim (Darmstadt)			Pikermi (ML, Bologne); Esme (ML)			La Grive (ML); Manchones (Utrecht)		

Tabl. 48 (suite) – Dimensions des rangées dentaires supérieures des rhinocéros du Miocène supérieur.

moins pauvre pour A. tetradactylum, A. incisivum, A. simorrense, D. schleiermacheri.

Pour les dimensions comparées on consultera les tableaux 49 et 50.

a) molaires de lait inférieures :

- genre Aceratherium :

+ A. tetradactylum :

Pas de caractères bien particuliers en dehors de leurs dimensions et proportions (tableau 49). Je n'ai jamais rencontré de D₁ en bon état.

J'ai observé une D₂ munie à la fois d'un cingulum lingual (interne) et d'un cingulum latéral (externe).

Hypsodontie : D₂ : 70,5 (Sansan)

D₃ : 64,9 (Sansan)

D₄ : 63,2 et 71,3 (Sansan).

+ A. incisivum :

Pas de D₁ observée. D₃ fréquemment avec cingulum discontinu tant sur la face latérale que sur la face linguale.

D₄ avec vallée antérieure en V, vallée postérieure en V large ou en U, différence de niveau variable mais plus souvent faible ou nulle que forte. Cingulum externe parfois présent, cingulum interne en général absent.

Hypsodontie : des D₄ : 69,0 (Eppelsheim)

59,3 (Priay).

+ A. simorrense :

Pas de caractères particuliers en dehors des dimensions et proportions (tableau 49).

- genre Dicerorhinus :

D'une manière générale les deux vallées internes ont un profil transversal en U, mais les dents de lait sont moins brachyodontes què dans le genre précédent.

+ D. sansaniensis :

Très peu de matériel observé. Les D₃ et D₄ ont les vallées en U avec une différence de niveau moyenne. En général pas de cingulum interne ; j'ai observé un cas de cingulum externe discontinu sur une D₄.

+ D. steinheimensis :

Pas de dents de lait inférieures observées.

+ D. schleiermacheri :

Mêmes caractères que pour D. sansaniensis. Je n'ai jamais vu de cingulum, mais j'ai observé à une D₂ et à une D₃ un fort pli vertical sur l'extérieur de la dent, en arrière du crois-sant antérieur.

- Diceros pachygnathus :

Pas de dents de lait inférieures observées.

- Brachypotherium :

Une brachyodontie marquée, une grande taille et un cingulum externe presque toujours présent sont les caractères notables du genre.

Pas de D₁ observée.

D₂ avec vallées en V et pas de différence de niveau sensible entre les deux vallées. Pas de cingulum interne observé. Cingulum externe toujours présent mais de puissance variable.

D₃ : mêmes caractères que D₂ ; j'ai observé un cas de cingulum interne présent mais discontinu.

Hypsodontie : 72,7 (La Grive).

D₄ : vallée antérieure en V large ou en U, vallée postérieure en V large ou en U, différence de niveau faible ou nulle, cingulum interne le plus souvent absent, cingulum externe normalement présent mais de puissance variable.

Hypsodontie : 76 (La Grive).

b) molaires inférieures :

- genre Aceratherium :

Pour K. Heissig (1976, p. 63) les caractères généraux du genre sont l'allongement des jugales inférieures et la brièveté de leur paralophide qui s'ennoie dans le cingulum. Pour L. Ginsburg (1974), la M₃ est plus courte que la M₂, ce que les tableaux 49 et 50 ne confirment que pour la moyenne des dents isolées de A. incisivum. J'ajouterai que d'une façon générale le profil en long de la vallée antérieure n'est pas régulier mais comporte à mi-parcours une sorte de ressaut, donnant à la vallée comme un faux-fond, Ce faux-fond me paraît caractéristique du genre ; de plus, fréquemment, le cingulum antérieur se prolonge quelque peu sur le côté lingual, formant une ride qui barre partiellement l'ouverture de la vallée antérieure.

+ A. tetradactylum :

- . M₁ : vallée antérieure aussi souvent en V qu'en U; vallée postérieure normalement en U, rarement en V large; différence de niveau le plus souvent faible ; en général pas de cingulum interne ; cingulum externe toujours présent mais très variable en puissance.
Hypsodontie : 86,6 ; 88,9 ; 83,5 ; 77,0 (Nombrevilla).
- . M₂ : vallée antérieure deux fois plus souvent en U qu'en V ; vallée postérieure normalement en U ; différence de niveau habituellement réduite, exceptionnellement faible ; cingulum interne jamais observé. Cingulum externe toujours présent mais à puissance variable.
Hypsodontie : 79,1 ; 85,1 ; 81,8 ; 74,4 (Nombrevilla).
- . M₃ : mêmes caractères que la M₂.
Hypsodontie : 80,5 et 74 (Nombrevilla)
69,8 (Arroyo del Val).

+ A. incisivum (pl. 9 A et B) :

- . M₁ : Vallée antérieure toujours en U, comme la vallée postérieure ; différence de niveau faible à moyenne ; cingulum interne absent ou faible ; pas de cingulum externe observé.
- . M₂ : vallée antérieure normalement en U, rarement en V ; vallée postérieure de même ; différence de niveau faible ou moyenne ; cingulum interne le plus souvent présent, mais discontinu ; pas de cingulum externe observé.
Hypsodontie : 75,2 ; 75,2 ; 81,4 (Eppelsheim).
- . M₃ : vallée antérieure aussi souvent en V qu'en U ; vallée postérieure normalement en U, rarement en V ; différence de niveau faible ou nulle ; cingulum interne en principe présent, mais discontinu ; cingulum externe discontinu assez souvent présent.
Hypsodontie : 69,6 (Pedregueras).

+ A. simorreense :

- . M₁ : vallée antérieure et vallée postérieure plus souvent en V qu'en U ; différence de niveau plus souvent faible que moyenne ; pas de cingulum interne observé ; cingulum externe toujours présent, mais de puissance variable.
- . M₂ : comme pour la M₁, le profil transversal des deux vallées est bien plus souvent en V qu'en U ; la différence de niveau est faible ou nulle (dans 13,3 % de 15 observations seulement elle peut être qualifiée de forte) ; en principe pas de cingulum interne (1 cas observé, où il est discontinu) ; cingulum externe assez fréquent, bien que de puissance variable (environ 50 % des cas).
Hypsodontie : 94,7 (Villefranche d'Astarac)
98,7 (La Grive)
76,7 et 93,6 (Los Valles de Fuentiduena).
- . M₃ : vallée antérieure, comme vallée postérieure, plus souvent en V qu'en U ; différence de niveau normalement faible ou nulle ; pas de cingulum interne observé ; cingulum externe souvent absent, et discontinu quand il existe.
Hypsodontie : 90,7 (La Cisterniga)
78,8 (Montredon).

- genre Dicerorhinus :

Les molaires du genre ne présentent jamais de vallée antérieure à faux-fond, ni de barrage partiel de la vallée antérieure par un prolongement du cingulum antérieur ; elles sont d'une façon générale moins brachyodontes que pour Aceratherium : le cingulum externe n'est présent que sous forme de trace.

+ D. sansaniensis (pl. 9 C) :

- . M₁ : vallées en V, avec faible différence de niveau. Pas de cingulum interne ; traces fréquentes de cingulum externe.
- . M₂ : vallées en V, différence de niveau faible ou nulle ; pas de cingulum interne ; un cas observé de cingulum externe discontinu.
Hypsodontie : 98,8 (Can Ponsic).

- . M₃ : vallée antérieure en V, vallée postérieure en V ou en U ; différence de niveau faible ou nulle ; pas de cingulum interne ; un cas observé de cingulum externe discontinu.
Hypsodontie : 78,7 (Murero)
75,3 (Nombrevilla).

+ D. steinheimensis (pl. 9 D) :

Très peu de matériel observé ; pour toutes les molaires les vallées sont en V, la différence de niveau est forte, il n'y a pas de cingulum interne ni externe.

+ D. schleiermacheri (pl. 9 E) :

- . M₁ : vallée antérieure en V ; vallée postérieure normalement en V, exceptionnellement en U ; différence de niveau variable mais plus souvent forte ou moyenne que faible. Jamais de cingulum interne ou externe observé.
Hypsodontie : 92,1 (Soblay).
- . M₂ : vallée antérieure toujours en V, vallée postérieure le plus souvent en V ; différence de niveau normalement moyenne à forte ; pas de cingulum interne ni externe observé.
- . M₃ : vallées antérieure et postérieure normalement en V, exceptionnellement en U ; différence de niveau moyenne à forte, rarement faible ; pas de cingulum interne ni externe.
Hypsodontie : 84,7 (Eppelsheim).

- Diceros pachygnathus :

Le seul exemple que je connaisse d'Europe Occidentale montre deux vallées en V, avec une forte différence de niveau et pas de cingulum externe ou interne.

- genre Brachypotherium :

Je considère comme caractéristique des espèces du Miocène supérieur, leurs proportions, leur brachyodontie, la fréquence du cingulum externe et surtout leur face externe (labiale) pratiquement dépourvue de synclinal vertical.

- . M₁ : vallée antérieure et vallée postérieure plus souvent en V large qu'en U ; différence de niveau moyenne à forte ; pas de cingulum interne ; cingulum externe plus souvent présent qu'absent, mais de puissance variable.
- . M₂ : mêmes caractères que la M₁, mais la différence de niveau des deux vallées est faible ou moyenne, et le cingulum externe aussi souvent absent que présent.
Hypsodontie : 86,5 (La Grive).
- . M₃ : vallées antérieure et postérieure aussi souvent en V large qu'en U ; différence de niveau fréquemment faible ; pas de cingulum interne ; cingulum externe aussi souvent présent qu'absent.

c) prémolaires inférieures :

- genre Aceratherium :

La tendance à la formation d'un faux-fond de la vallée antérieure par inflexion brutale de

son profil en long est très caractéristique des P₃ et P₄ du genre. A un moindre degré le barrage partiel de l'ouverture de cette vallée par un prolongement lingual du cingulum antérieur s'observe fréquemment et est aussi caractéristique.

+ A. tetradactylum :

K. Heissig (1976) note que les P₂ de cette espèce sont minces et raccourcies, ce que notre tableau 49 ne confirme pas.

- . P₁ : il y a toujours un cingulum interne, d'importance variable, et assez souvent un cingulum externe.
Hypsodontie : 100 (Sansan)
114,6 et 119,6 (Arroyo del Val)
107,8 (Nombrevilla).
- . P₂ : petite vallée antérieure en V, vallée postérieure en V, différence de niveau faible ou nulle ; cingulum interne absent ou faible ; cingulum externe présent mais discontinu. Un cas observé de pli vertical en arrière de la paroi externe.
Hypsodontie : 111,7 ; 93,8 ; 105,6 ; 92,9 ; 96,7 ; 105,9 (Nombrevilla).
- . P₃ : vallée antérieure plus souvent en V qu'en U ; vallée postérieure de même ; différence de niveau très variable, de faible à forte ; pas de cingulum interne ; cingulum externe toujours présent mais de puissance très variable, d'une trace faible à un bourrelet épais et continu.
Hypsodontie : 89,5 ; 83,3 ; 85,7 ; 91,7 ; 100 (Nombrevilla).
- . P₄ : vallée antérieure plus souvent en U qu'en V ; vallée postérieure normalement en V, rarement en U ; différence de niveau le plus souvent marquée ; pas de cingulum interne ; cingulum externe normalement présent mais de puissance très variable.
Hypsodontie : 102,7 ; 100 ; 91,3 (Nombrevilla).

+ A. incisivum (pl. 9 A et B) :

- . P₁ : observées à plusieurs reprises, isolées ou incluses dans les rangées dentaires. Pas de caractères particuliers.
- . P₂ : pas de caractère particulier, en dehors d'un cingulum interne extrêmement variable (présent, absent, ou sous forme de trace) ; cingulum externe présent mais variable.
Hypsodontie : 88,7 et 96,4 (Pedregueras).
- . P₃ : vallée antérieure toujours en V ; vallée postérieure plus souvent en V qu'en U ; différence de niveau faible ou moyenne ; cingulum interne présent ou absent ; cingulum externe normalement présent.
Hypsodontie : 98,7 (Montredon).
- . P₄ : vallées antérieure et postérieure plus souvent en V qu'en U ; différence de niveau faible à moyenne ; en principe pas de cingulum interne (1 cas observé où il est discontinu) ; cingulum externe présent mais plus souvent discontinu que continu.
Hypsodontie : 92,0 (Montredon).

+ A. simorreense :

Pour K. Heissig (1976, p. 74) l'espèce se caractérise par des P₂ relativement peu raccourcies, et d'une façon générale par une tendance de toutes les prémolaires à former un cingulum externe.

		<i>A. tetradactylum</i>					<i>A. incisivum</i>					<i>D. sansaniensis</i>		
		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
D ₁	L	1	15									1	12	
	I	1	10									1	7	
	H													
D ₂	L	5	27,80	23 – 30,5	3,2130	11,5584	1	26,5				1	31	
	I	5	15,20	12,5 – 19	2,6598	17,4992	1	15,5				1	16,5	
	H	1	21,5											
D ₃	L	2	35,50	34 – 37			2	38	37,5 – 38,5			1	36,5	
	I	2	17,50	16,5 – 18,5			2	20,25	18,5 – 22			1	20	
	H	1	24											
D ₄	L	3	38,33	37 – 40			5	40,90	35,5 – 45,5	4,3789	10,7064	1	39	
	I	3	20,75	19,5 – 22			5	23,80	22 – 26,5	1,6807	7,0620	1	19,5	
	H	2	26,25	24 – 28,5			2	25,75	24,5 – 27					
M ₁	L	6	41,75	38 – 45	2,4647	5,9035	4	45,50	44 – 47,5					
	I	6	23,08	22 – 23,5	0,5845	2,5322	4	29,25	27,5 – 31,5					
	H	4	35,13	33,5 – 36										
M ₂	L	6	43,08	41 – 44	1,1143	2,5863	3	50,67	50,5 – 51			1	42	
	I	6	26,17	25 – 27,5	0,9309	3,5577	3	27,17	26,5 – 28,5			1	27	
	H	4	34,75	32 – 37			3	39,17	38 – 41,5			1	41,5	
M ₃	L	9	45,17	42 – 50	2,5860	5,7255	9	48,33	46 – 53,5	2,3318	4,8245	2	45,75	44,5 – 47
	I	9	24,06	22 – 25,5	1,0137	4,2143	9	26,72	23 – 33	2,7398	10,2531	2	23,25	21,5 – 25
	H	3	35,17	33,5 – 37			1	32				2	35,25	33,5 – 37
P ₁	L	4	22,38	17 – 25,5			2	17,25	16 – 18,5					
	I	4	14,88	11 – 16,5			2	10,50	9,5 – 11,5					
	H	4	24,88	17 – 25,5										
P ₂	L	10	29,55	27 – 32	1,9357	6,5508	9	30,0	27 – 33	2,3848	7,9494			
	I	10	18,70	16,5 – 20,5	1,2736	6,8110	9	19,28	15,5 – 22	2,4888	12,9105			
	H	6	29,0	26 – 33,5	2,6267	9,0578	2	27,25	27 – 27,5					
P ₃	L	7	35,36	32 – 38	1,9303	5,4595	7	41,07	38,5 – 45	2,5565	6,2245	1	32,50	
	I	7	22,14	20,5 – 24,5	1,2817	5,7885	7	26,21	23,5 – 28,5	1,9548	7,4571	1	22	
	H	5	32,70	30 – 36,5	2,7748	8,4858	1	38,5				1	30,50	
P ₄	L	6	38,08	37 – 40	1,0684	2,8056	6	41,92	39,5 – 46	2,7095	6,4641			
	I	6	24,67	23,5 – 26,5	1,1254	4,5626	6	27,92	26 – 29,5	1,3197	4,7273			
	H	3	37,33	36,5 – 38			1	40,5						
Origine et conservation		Sansan (ML, Fac. Catho. Toulouse) ; Nombrevilla (BMNH, Sabadell, Mus. Madrid, Utrecht); Arroyo del Val (Utrecht)					Eppelsheim (FSL, BMNH) ; Montredon (Mus. Toulouse, FSL); Soblay (FSL) ; Pedregueras (Utrecht) ; Puy Courny (Aurillac); Priay (FSL) ; St Jean de Bournay (ML) ; Ous-siat (FSL) ; Can Llobateres (Sabadell); Villadecaballs (Sabadell).					Can Ponsic (Sabadell) ; Nombrevilla (Madrid); Relea (Madrid)		

Tabl. 49 – Dimensions des dents jugales inférieures isolées des rhinocéros du Miocène supérieur.

		<i>A. simorreense</i>					<i>D. schleiermacheri</i>				
		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
D₁	L	1	8,5				1	17,5			
	I	1	10				1	10			
	H										
D₂	L	1	24				4	32,38	27 – 35		
	I	1	14				4	16,63	16 – 18		
	H										
D₃	L	4	30,50	28,5 – 33			1	40,5			
	I	4	15,88	14,5 – 17,5			1	20			
	H	1	18,50								
D₄	L	2	33,50	33,5 – 33,5			5	42,30	40 – 47	2,8635	6,7696
	I	2	17,50	16 – 19			5	25,90	23 – 29,5	3,0290	11,6950
	H										
M₁	L	3	37,50	37 – 38			7	45,93	43 – 50,5	2,5727	5,6016
	I	3	23,83	22 – 26,5			7	27,36	24 – 30,5	2,4102	8,8104
	H						2	39,50	38 – 41		
M₂	L	16	41,75	38 – 47,5	3,1464	7,5363	6	50,42	49,5 – 51,5	0,7359	1,4597
	I	16	25,69	23 – 31	2,1360	8,3153	6	33,67	32,5 – 35	0,8755	2,6007
	H	5	37,10	34,5 – 40	2,1621	5,8279					
M₃	L	7	43,14	36,5 – 49,5	3,9127	9,0692	6	51,58	50 – 55,5	2,0351	3,9452
	I	7	24,64	22,5 – 30	2,6095	10,5893	6	30,83	29 – 32,5	1,2110	3,9277
	H	2	39	39			1	47			
P₁	L	1	20				2	19,50	19 – 20		
	I	1	10,5				2	11	10,5 – 11,5		
	H	1	15,5				2	17,50	17 – 18		
P₂	L	13	26,88	24 – 30,5	2,0631	7,6739	11	32	28,5 – 36,5	2,2912	7,1602
	I	13	16,92	15,5 – 19	1,1151	6,5896	11	20,73	17 – 23,5	1,8488	8,9198
	H						2	34,50	31,5 – 37,5		
P₃	L	11	34,05	32 – 36	1,6500	4,8466	4	39,38	37,5 – 42		
	I	11	22,27	18 – 25	2,0659	9,2757	4	25,13	24 – 26		
	H	3	29,83	26,5 – 33			3	41,17	38 – 44,5		
P₄	L	8	38,31	34 – 41	2,2980	5,9982	7	45,14	43 – 49,5	2,1353	4,7301
	I	8	25,31	23,5 – 28	1,2799	5,0567	7	27,71	26,5 – 30,5	1,4679	5,2965
	H	2	36,25	33 – 39,5			2	44	44		
Origine et conservation		La Grive (ML, FSL) ; Simorre (BMNH) ; Can Ponsic (Sabadell) ; Villefranche d'Astarac (Mus. Toulouse) ; La Cisterniga (Madrid) ; Manchones (Utrecht) ; Los Valles de Fuentiduena (Sabadell) ; Nombrevilla (ML, Mus. Madrid) ; Montredon (FSL) ; Seu de Urgell (Sabadell) ; Lyon Croix-Rousse (FSL)					Eppelsheim (Darmstadt, BMNH, FSL) ; Aubignas (MNHN) ; Alcoy (éc. mines Paris) ; Vienne (ML) ; Soblay (FSL, ML) ; Montoisson (ML) ; Masia del Barbo (Utrecht) ; Orignac (Bagnères de Bigorre) ; Luberon (MNHN)				

Tabl. 49 (suite) – Dimensions des dents jugales inférieures isolées des rhinocéros du Miocène supérieur.

		<i>D. steinheimensis</i>		<i>D. pachygnathus</i>		<i>Brachypotherium</i>		
		n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	
D ₁	L				1	21,5		
	H				1	11		
D ₂	L				1	33,5	2	28,25
	H				1	18	2	18,50
D ₃	L				1	43	4	40,38
	H				1	24	4	22,88
D ₄	L				1	43	1	32
	H				1	26	3	44,0
M ₁	L	1	29,5				3	44,0
	H	1	20,5				3	24,17
M ₂	L	1	33				1	38
	H	1	20,5				2	45,25
M ₃	L				1	51	2	27,50
	H				1	32,5	3	52,83
P ₁	L						3	31,67
	H						1	45
P ₂	L	2	23,0	22,5 – 23,5			3	59,50
	H	2	13	13			3	30,67
P ₃	L						1	29,5
	H						1	21
P ₄	L	1	28					
	H	1	21					
Origine et conservation		La Grive (ML)			Pikermi (Bologne) ; Los Hornillos (Madrid)		La Grive (ML) ; Simorre (BMNH) ; Sansan (FSL) ; Eppelsheim (BMNH, Fac. Clermont).	

Tabl. 49 (fin) – Dimensions des dents jugales inférieures isolées des rhinocéros du Miocène supérieur.

On a vu que le cingulum externe est fréquent, voire normal, dans les deux espèces précédentes ; quant à la tendance au faible raccourcissement, les tableaux de dimensions montrent qu'elle n'est pas évidente.

- . P₁ : une observation. Pas de caractère particulier.
Hypsodontie : 77,5 (La Grive).
- . P₂ : très petite vallée antérieure, vallée postérieure en V ; cingulum interne normalement absent, parfois présent sous forme de traces ; cingulum externe normalement présent mais variable.
- . P₃ : vallée antérieure plus souvent en V qu'en U ; vallée postérieure normalement en V, exceptionnellement en U, une fois partiellement barrée par un cingulum interne comme c'est souvent le cas pour la vallée antérieure ; différence de niveau très variable, de faible à forte ; cingulum interne normalement absent, parfois présent ; cingulum externe presque toujours présent mais variable.
Hypsodontie : 83,3 et 93,0 (La Grive)
82,8 (La Cisterniga).
- . P₄ : vallée antérieure en V ; vallée postérieure normalement en V, rarement en U ; différence de niveau très variable, de faible à forte ; cingulum interne plus souvent absent que présent, cingulum externe toujours présent mais variant de l'état de trace à celui d'un épais bourrelet.
Hypsodontie : 96,3 (Manchones)
80,5 (Los Valles de Fuentidenua).

- genre Dicerorhinus :

Les prémolaires de ce genre ont toujours ou presque toujours leurs vallées internes en V ; il n'y a jamais de rupture du profil en long de la vallée antérieure, donc jamais d'effet de faux-fond comme aux P₃ et P₄ du genre Aceratherium ; il n'y a pas non plus de barrage de la vallée antérieure.

+ D. sansaniensis (pl. 9 C) :

K. Heissig (1972) écrit que les P₁ et P₂ de l'espèce sont relativement grandes, et L. Ginsburg (1974) que les P₂ et P₃ sont particulièrement trapues. On se reportera aux tableaux 49 et 50 pour savoir ce qu'il en est.

- . P₁ : un exemplaire observé dans une rangée dentaire. Il n'y a pas de cingulum interne ni externe.
- . P₂ : les deux vallées sont en V, la différence de leurs niveaux est faible ; il n'y a pas de cingulum interne ni externe.
- . P₃ : mêmes caractères que la P₂.
Hypsodontie : 93,8 (Can Ponsic).
- . P₄ : mêmes caractères que la P₃.

+ D. steinheimensis (pl. 9 D) :

Pas de P₁ observée. P₂ sans caractère particulier ; P₃ et P₄ avec vallées en V, à différence de niveau moyenne ; pas de cingulum interne ni externe.

+ D. schleiermacheri (pl. 9 E) :

Deux P₁ observées, isolées et sans caractère particulier.

Hypsodontie : 89,5 et 94,7 (Soblay).

- . P₂ : petite vallée antérieure, vallée postérieure en V ; cingulum interne rare ; cingulum externe observé une fois.
Hypsodontie : 108,6 (Soblay)
107,1 (Montoisson).
- . P₃ : vallées antérieure et postérieure en V ; différence de niveau variable, de faible à forte ; jamais de cingulum interne, cingulum externe discontinu observé une fois.
Hypsodontie : 100 (Soblay)
102,5 (Eppelsheim)
106,0 (Montoisson).
- . P₄ : vallée antérieure normalement en V, exceptionnellement en U ; vallée postérieure en V ; différence de niveau faible, parfois moyenne ; pas de cingulum interne ni externe.
Hypsodontie : 95,7 (Eppelsheim).

- Diceros pachygnathus :

La seule prémolaire observée en Europe Occidentale est une P₄ de Los Hornillos, avec deux vallées en V à différence de niveau moyenne, pas de cingulum interne ou externe et une hypsodontie de 104,5.

- genre Brachypotherium :

Les prémolaires des espèces du Miocène supérieur sont grosses, larges, brachyodontes et fréquemment munies d'un cingulum externe. Pas de P₁ observée ; une P₂ dépourvue de cingulum externe et interne ; P₃ et P₄ à vallées en V, faible différence de niveau, pas de cingulum interne, cingulum externe variable, absent, sous forme de trace ou encore sous forme de bourrelet continu.

Hypsodontie des P₄ : 74,8 et 85,6 (La Grive).

D. Conclusion à l'étude de la denture :

La denture antérieure ne me paraît présenter d'intérêt systématique que par sa présence ou son absence : le dimorphisme sexuel superpose une inconnue supplémentaire au problème, déjà très complexe, de la distinction des I¹ et des I₂ selon les genres, les espèces et le degré de l'usure ; la comparaison de ces dents chez les espèces actuelles des genres Dicerorhinus et Rhinoceros montre qu'elles sont extrêmement difficiles à distinguer ; au Miocène supérieur les problèmes se compliquent à un degré tel qu'ils deviennent presque impossibles à résoudre. Quant aux incisives résiduelles (I² et I₁), l'absence de tout rôle fonctionnel et leur état, réminiscence vestigiale d'une disposition anatomique très ancienne,

		<i>A. tetradactylum</i>					<i>D. sansaniensis</i>				
		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi		
P ₁	L						1	15,5			
	I						1	9,5			
P ₂	L						1	22,5			
	I						1	15			
P ₃	L	2	30,50	29,5 – 31,5			1	30,5			
	I	2	22,25	21,5 – 23			1	20,5			
P ₄	L	3	35,17	34 – 37			2	31,75	31,5 – 32		
	I	4	27,50	26 – 30			2	23,25	23 – 23,5		
M ₁	L	4	39,38	38,5 – 41			2	30,75	29 – 32,5		
	I	3	28,67	27 – 31,5			2	24,50	24 – 25		
M ₂	L	4	44,25	41 – 47			2	37,75	35 – 40,5		
	I	4	28,38	27 – 30			2	26	25,5 – 26,5		
M ₃	L	3	46,33	44 – 50			3	40,33	39 – 42,5		
	I	3	26,0	23,5 – 28			3	24,50	22,5 – 26		
L. RD		2	221,50	218 – 225			1	212,5			
L. des P		2	100,50	99 – 102			1	98			
L. des P ₃ -P ₄		7	67,07	62,5 – 75	2,4238	3,6864	1	62			
L. des M		9	128,33	116 – 135	6,0441	4,7242	3	109,33	106,5 – 113,5		
Origine et conservation		Sansan (Fac. Catho. Toulouse ; Mus. Toulouse) ; Steinheim (BMNH) ; Saldana (Madrid) ; Nombrevilla (Sabadell); Polinya (Mus. Concil. Barcelone)					Sansan (moulage FSL) ; Sant Pere de Ribes (Mus. Concil. Barcelone) ; Can Ponsic (Sabadell)				

		<i>A. simorreense</i>					<i>D. steiheimensis</i>				
		n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi		
P ₁	L										
	I										
P ₂	L	5	24,70	21 – 27	2,2803	9,2321					
	I	4	17,63	16 – 19							
P ₃	L	7	28	24,5 – 31,5	2,3452	8,3757	2	27,75	27 – 28,5		
	I	6	21,33	18 – 23,5	2,1369	10,0170	2	18,50	18 – 19		
P ₄	L	8	32,50	30,5 – 34	1,4638	4,5041	3	27,83	27 – 29		
	I	7	23,79	22,5 – 25	1,0350	4,3517	3	19,67	18 – 21		
M ₁	L	11	34,55	31 – 36,5	1,8090	5,2367	3	29,83	28 – 31,5		
	I	10	24,30	21,5 – 28,5	1,9321	7,9513	3	21,17	19,5 – 23		
M ₂	L	10	38,40	33,5 – 41,5	2,2335	5,8166	3	33,67	33 – 35		
	I	9	25	22 – 27,5	1,7853	7,1414	3	21,83	21 – 22,5		
M ₃	L	10	39,35	35 – 42,5	2,3458	5,9613	2	34,25	34 – 34,5		
	I	9	22,78	20,5 – 26,5	1,8559	8,1479	2	21,50	20 – 23		
L. RD		5	193,70	174,5 – 205	11,8511	6,1183					
L. des P		5	84,90	78 – 88,5	4,3214	5,0900					
L. des P ₃ -P ₄		7	60,21	55 – 64	3,4623	5,7501	2	55,25	52 – 58,5		
L. des M		11	111,82	97,5 – 121	6,2099	5,5536	2	97,75	94,5 – 101		
Origine et conservation		Simorre (MNHN, FSL, Bagnères de Bigorre) ; Relea (Madrid) ; Can Ponsic (Sabadell) ; St-Béron (FSL) ; Hostalets (Sabadell) ; St Agoulin (Fac. Clermont) ; Los Valles de Fuentiduena (Sabadell) ; Villefranche d'Astarac (BMNH).					La Grive (ML, FSL)				

Tabl. 50 – Dimensions des rangées dentaires inférieures des rhinocéros du Miocène supérieur.

<i>D. schleiermacheri</i>							<i>Brachypotherium</i>			
	n	moyenne	mini-maxi		écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	
P ₁ L										
I										
P ₂ L	8	31,31	26 – 37		3,2175	10,2756				
I	8	20,63	18,5 – 26		2,4311	11,7876				
P ₃ L	8	38,31	34,5 – 41,5		2,4919	6,5042				
I	8	27,38	26 – 30		1,3296	4,8570				
P ₄ L	9	41,72	38 – 48		3,5276	8,4551	1	48,5		
I	9	31,11	27 – 34,5		2,4338	7,8230	1	31		
M ₁ L	12	46,96	43 – 55,5		3,7261	7,9350	2	48,50	46 – 51	
I	12	34,13	30,5 – 38,5		2,6724	7,8313	2	30,50	30 – 31	
M ₂ L	11	50,95	47,5 – 58,5		3,0858	6,0561	2	50,50	49 – 52	
I	11	34,55	31 – 40		3,2515	9,4124	2	31,25	30 – 32,5	
M ₃ L	8	51,25	46 – 55		3,1847	6,2142	1	55,5		
I	8	31,88	29 – 36,5		2,7091	8,4991	1	32		
L. RD	6	268,42	247,5 – 310		21,7816	8,1148				
L. des P.	8	113,94	102,5 – 129		10,2658	9,0101				
L. des P ₃ -P ₄	8	82,0	75 – 90		6,5465	7,9835				
L. des M	10	151,15	139 – 177		10,7109	7,0863	1	151,5		
Origine et conservation		Eppelsheim (Darmstadt, BMNH, Leyde) ; Vienne (ML) ; Aubignas (MNH) ; Soblay (ML, FSL) ; La Alberca (Madrid)						Sansan (FSL) ; Manchones (Utrecht).		

<i>A. incisivum</i>						
	n	moyenne	mini-maxi		écart-type	v
P ₁ L	1	12				
I	1	9				
P ₂ L	9	30,22	27,5 – 32,5		1,6414	5,4313
I	9	19,94	18 – 22		1,5092	7,5671
P ₃ L	10	34,80	32 – 39		2,3828	6,8471
I	10	26,60	23,5 – 30,5		2,2085	8,3028
P ₄ L	13	37,54	34 – 40		2,0254	5,3957
I	12	27,83	24,5 – 32,5		2,1777	7,8241
M ₁ L	12	41,33	34 – 45		2,9720	7,1905
I	9	28,89	26 – 35		2,9023	10,0465
M ₂ L	14	45,25	38 – 49		2,9005	6,4101
I	12	29,33	26,5 – 34,5		2,0037	6,8310
M ₃ L	14	45,39	40 – 50		2,3466	5,1696
I	13	27,04	24 – 31		2,3669	8,7540
L. RD	8	233,06	207 – 251		14,0113	6,0118
L. des P	9	101,89	93 – 112		5,9779	5,8671
L. des P ₃ -P ₄	11	71,77	64 – 79		4,4405	6,1869
L. des M	12	131,33	112 – 140		7,7995	5,9387
Origine et conservation		Eppelsheim (Darmstadt, BMNH) ; Vienne (ML) ; Montredon (FSL) ; Can Llobateres (Sabadell) ; Can Ponsic (Sabadell) ; Venta del Moro (Madrid) ; Belvédère (moulage FSL).				

Tabl. 50 (suite) – Dimensions des rangées dentaires inférieures des rhinocéros du Miocène supérieur.

leur donnent une variabilité telle qu'il me paraît particulièrement risqué de les utiliser comme critère de reconnaissance spécifique ou générique.

Pour les jugales, je ferai la même remarque concernant les D_1^1 , P_1^1 et même P_2^2 , qui sont des dents en voie de réduction ou de disparition.

Les P_3^3 , P_4^4 et les trois molaires supérieures et inférieures, présentent par contre toute une série de bons caractères distinctifs, tant quantitatifs que qualitatifs (profil longitudinal des murailles externes pour les jugales supérieures, qui permet de distinguer les genres et aussi les espèces, profil en long des vallées antérieures des jugales inférieures qui permet de reconnaître immédiatement les Aceratheriinae).

5. LE SQUELETTE POST-CRANIEN

Les rhinocéros du Miocène supérieur sont surtout représentés en collection par leurs restes dentaires, sous forme de dents isolées ou de rangées incomplètes ; les crânes et les mandibules sont rares et les éléments du squelette post-cranien peu fréquents et presque toujours dispersés. Ces derniers ont donc été assez peu étudiés. G. Cuvier, J. J. Kaup, H. M. D. de Blainville, A. Gaudry, O. Roger les ont plus ou moins décrits et figurés au XIXe siècle mais souvent avec une incertitude majeure quant à leur détermination spécifique : il s'agissait surtout de démontrer qu'il existait des rhinocéros fossiles dans tel ou tel gisement. Plus tard M. Pawlov, T. Ringström, K. M. Wang tenteront d'ajouter à ce catalogue un essai de distinction spécifique ou générique malheureusement limité par le cadre de leurs recherches et par l'insuffisance du matériel de comparaison. Dans les publications modernes le squelette post-cranien est parfois étudié, en général à la suite du matériel crânien et dentaire ; on trouve alors des résultats plus précis comme dans les travaux de J. Viret (1961) ; D. A. Hooijer (1966), J. Melentis (1969), B. Klaitz (1972, 1973), K. Heissig (1972 a et b, 1976), J. Santafé (1978).

Notons encore que les squelettes ou éléments de squelette en connexion sont exceptionnels dans les gisements du Miocène moyen et supérieur : deux individus de A. tetradactylum à Sansan, plusieurs squelettes d'acérathères à Höwenegg, des éléments de membres dans le Vallès Penedès sont les seuls exemples importants que je connaisse en Europe Occidentale. De ce fait les rapports de segments de membres n'auront qu'une valeur moyenne. De plus les résultats de l'analyse statistique pour chaque pièce ostéologique seront limités d'abord parce que l'échantillon est petit, ensuite parce que certaines espèces ont une durée de vie très longue, durée pendant laquelle les espèces ont évolué. Toutefois la stabilité des espèces est attestée par la valeur la plus souvent normale des coefficients de variation.

A. L'omoplate

Je ne connais pas de figuration récente et n'ai eu l'occasion d'étudier qu'un matériel très pauvre : la seule en bon état dont j'ai disposé est une omoplate de A. tetradactylum de Sansan ; je ne donnerai donc pas de description comparée. Ses dimensions principales sont voisines de celles de Rh. sondaicus avec une face articulaire moins développée puisqu'elle est à peine plus grande que celle de D. sumatrensis :

Hauteur : 415 mm
DAP sommet : 212
DAP col : 95
DAP niveau tubérosité : 117,5
DT artic. : 64,5
DAP artic. : 77

Rappelons qu'en 1862 A. Gaudry écrivait que l'omoplate de D. pachygnathus avait la même forme et les mêmes proportions que celle des espèces africaines actuelles.

B. L'humérus (fig. 32, tabl. 51)

Principales figurations récentes :

K. Heissig, 1976, fig. 35 pour B. brachypus

J. Santafé, 1978, pl. V fig. 1 pour A. incisivum

Matériel :

A. tetradactylum : 1 incomplet

A. incisivum : 1 incomplet

D. pachygnathus : 3 dont 2 complets mais déformés et restaurés.

Les origines et les lieux de conservation sont précisés dans le tableau 51.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Je ne dispose que d'une épiphyse distale dont les dimensions sont proches de D. sumatrensis (tabl. 51) avec un diamètre transversal plus fort et un diamètre antéro-postérieur plus faible que les valeurs moyennes de celui-ci.

L'épiphyse distale (fig. 32 A) montre en face postérieure une fosse olécrânienne haute et profonde mais peu étirée latéralement. Il n'y a pas de gouttière nette séparant l'épitrôchlée de l'arrière de la surface articulaire. La poulie articulaire est d'une largeur et d'une obliquité moyennes. Sur la face externe de l'épiphyse la crête antéro-postérieure est courte mais particulièrement saillante dans sa partie la plus proximale.

+ A. incisivum :

Ici encore je ne dispose que d'une épiphyse distale, un peu plus puissante que dans l'espèce précédente (tabl. 51) : le diamètre transversal est proche de la moyenne de D. sumatrensis mais le diamètre antéro-postérieur dépasse les plus grands individus de cette espèce.

L'épiphyse distale (fig. 32 B) montre en face postérieure une fosse olécrânienne grande et profonde, bien étirée latéralement. Il n'y a pas de gouttière nette séparant l'épitrôchlée de l'arrière de la surface articulaire. Sur la face externe de l'épiphyse la crête antéro-postérieure courte est épaisse, saillante surtout dans sa partie distale.

+ D. pachygnathus (pour mémoire) :

L'os est très volumineux, sa longueur dépasse la moyenne des D. bicornis et C. simum tout en restant dans les limites de ces espèces, l'épiphyse distale a ses deux diamètres intermédiaires entre les moyennes relevées chez ces deux espèces (tabl. 51).

A. Gaudry (1862, p. 187) avait relevé des caractères anatomiques proches des espèces africaines actuelles, comme le développement de l'épicondyle, le trochiter peu saillant et le trochin formant une large expansion en avant de la tête.

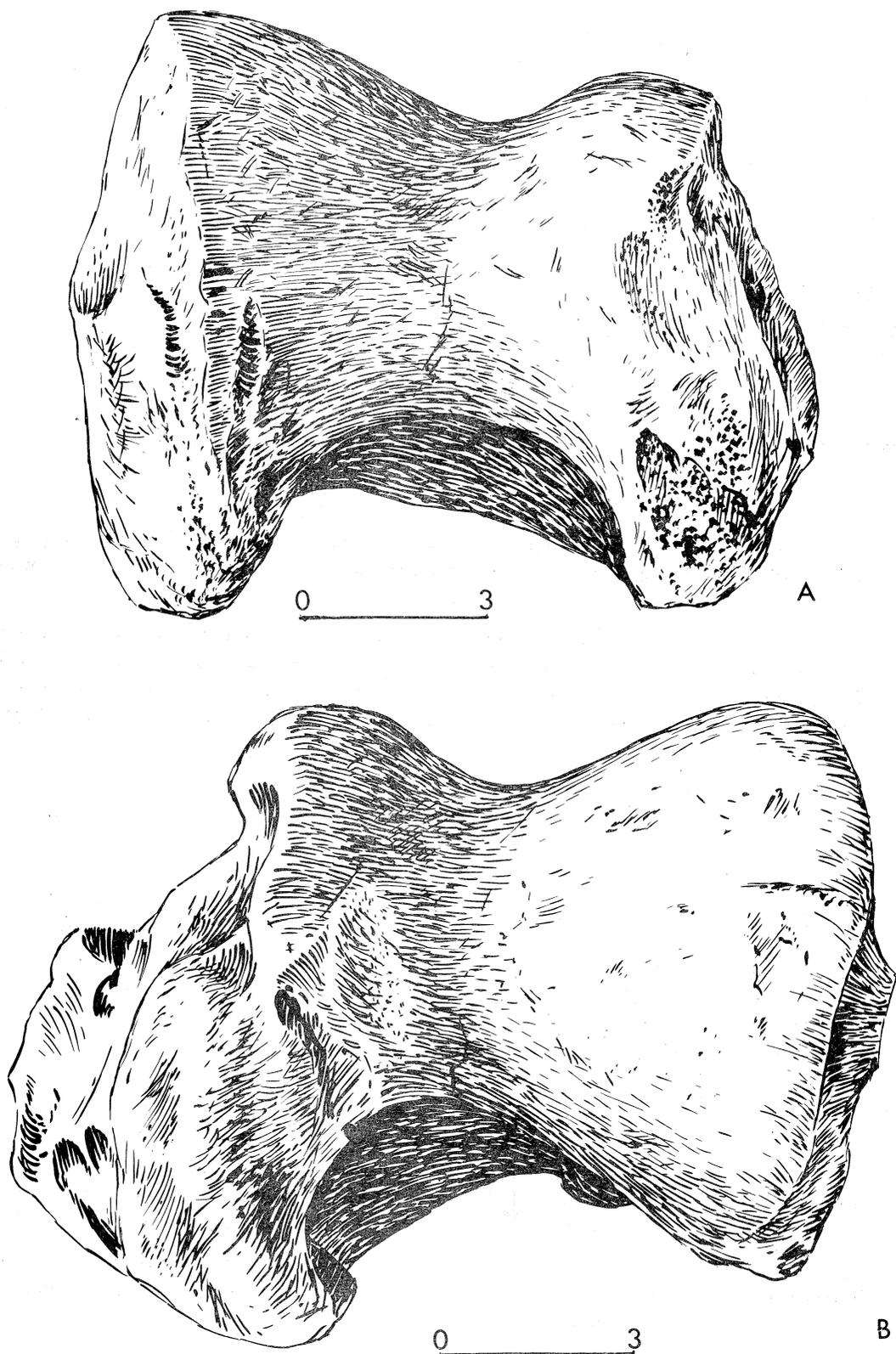


Fig. 32 – Humérus des rhinocéros du Miocène supérieur ; l'articulation distale.
A : *A. tetradactylum*, Sansan, n° 361 V, FSL B : *A. incisivum*, Soblay, n° Sob. 138, FSL

	<i>A. incisivum</i>		<i>D. pachygnathus</i>		<i>A. tetradactylum</i>	
	n	valeur	n	moyenne mini-maxi	n	valeur
L			2	434,50 422 – 447		
DT prox.			1	173		
DAP prox.						
DT mini. dia.	1	60	3	73,33 72 – 74		
DAP dia.			3	79,00 78 – 80		
DT dist.	1	135,5	3	161,00 153 – 176	1	121
DAP dist.	1	93,5	3	117,33 113 – 120	1	90
DT tuber delt.						
Origine et conser- vation du matériel	Soblay (FSL)		Pikermi (Mus. Toulouse, Mus. Florence, Mus. Bologne)		Sansan (FSL)	

Tabl. 51 – Dimensions comparées des humérus des rhinocéros du Miocène supérieur.

	<i>A. tetradactylum</i>		<i>A. simorrese</i>		<i>D. schleiermacheri</i>		<i>D. pachygnathus</i>	
	n	Valeur	n	Valeur	n	Valeur	n	Valeur
L	1	env. 432			1	455	1	430
DT olécr.	2	48 – 63	1	68,5	1	71	1	sup. à 56
DAP olécr.	2	85,5 – 88,5	1	81	2	92 – 100	1	112
DT artic. prox.	2	75 – 81 env.	1	60	1	85	1	88
DAP prox.	2	121 – 135 env.	1	119	1	128	1	146
DT dia.					1	39	1	35
DAP dia.					1	36,5	1	38 env.
DT dist.	1	35			1	47	1	56,5
DAP dist.	1	52			1	45	1	77
Origine et conser- vation du matériel	Sansan (FSL, Fac. Catho. Toulouse)		Montre- don (FSL)		Luberon (MN- HN); Lyon Croix- Rousse (FSL)		Pikermi (Mus. Bologne)	

Tabl. 52 – Dimensions comparées des cubitus des rhinocéros du Miocène supérieur.

C. Le radius (fig. 33, tabl. 53)

Principales figurations récentes :

K. Heissig, 1976, fig. 26 pour A. aff. tetradactylum et fig. 36 pour Brachypotherium.

J. Santafé, 1978, pl. V fig. 2 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 9 dont 4 complets ou sub-complets

A. incisivum : 3 dont 2 complets

A. simorrense : 8 dont 3 complets

D. steinheimensis : 2 incomplets

D. schleiermacheri : 2 dont 1 complet

D. pachygnathus : 7, tous à peu près complets

cf. Prosantorhinus sp. D : 1

Les origines et les lieux de conservations sont précisés dans le tableau 53.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os a la même longueur moyenne que celui de Rh. sondaicus mais il est beaucoup plus gracile (tabl. 53) : le diamètre transversal proximal représente 25,2 % de la longueur. On notera la valeur élevée du coefficient de variation du diamètre transversal de l'épiphyse proximale.

L'articulation humérale (fig. 33 A 1) comporte une facette externe peu étendue transversalement et dont le bord antérieur se situe au même niveau ou même un peu en avant du bord antérieur de la facette interne. Le bord postérieur de la facette externe est nettement concave. Le bord postérieur de l'ensemble de l'articulation proximale a donc un dessin irrégulier, en angle légèrement obtus. Le bord antérieur est sinusoidal avec un fort rentrant au niveau de l'apophyse coronoïde.

En vue de face l'épiphyse proximale montre une tubérosité latérale bien développée, avec un développement maximal situé en dessous du niveau de l'articulation humérale ; du côté médial le bord articulaire atteint le niveau du bord interne de l'épiphyse. L'insertion du biceps brachial est décalée du côté médial.

L'articulation distale n'est pas limitée vers l'arrière par une gouttière transversale, il y a seulement une dépression irrégulière ; le bord articulaire postérieur a un dessin sinusoidal, deux expansions de l'articulation passant sur la face postérieure de l'épiphyse.

Sur la face antérieure de l'épiphyse il n'y a pas de replat précédant le bord articulaire. Les reliefs de la face antérieure sont peu distincts l'un de l'autre et peu saillants.

+ A. incisivum :

Le radius est un peu plus petit que pour l'espèce précédente, sa longueur moyenne étant de l'ordre des plus grands D. sumatrensis et des plus petits Rh. sondaicus (tabl. 53) avec des proportions différentes : le diamètre transversal proximal représente 24,9 % de la longueur moyenne.



Fig. 33 – Radius des rhinocéros du Miocène supérieur. Vues de l'articulation proximale (1) et de la face antérieure de l'épiphyse proximale (2).

A : *A. tetradactylum*, Sansan, Mus. Toulouse, d'après un schéma de terrain

C : *A. simorreense*, La Grive, L Gr 840, ML

D : *D. steinheimensis*, La Grive, L Gr 3328, ML

F : *D. pachygnathus*, Mus. Toulouse, d'après un schéma de terrain

B : *A. incisivum*, Montredon, n° 210385 (ex-Mtn 93), FSL

C' : *A. simorreense*, Montredon, 210374, FSL

E : *D. schleiermacheri*, Luberon, FSL, 887 V

G : cf. *Prosantorhinus* sp. D, MNHN, d'après un schéma de terrain

<i>A. tetradactylum</i>						<i>A. incisivum</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	4	346,25	343 – 348			2	331,0	316 – 346
DT prox.	7	87,14	77 – 100	8,9847	10,3103	3	82,33	78,5 – 88,5
DAP prox.	7	54,71	50,5 – 59,5	3,1735	5,8002	3	53,17	51,5 – 54
DT dia.	4	50,25	47 – 52,5			2	44,50	44 – 45
DAP dia.	4	39,75	36 – 42,5			2	34,25	33 – 35,5
DT dist.	4	88,25	75 – 103,5			2	79,00	78 – 80
DAP dist.	5	54,80	50 – 61	4,4944	8,2015	2	53,75	51,5 – 56
DT artic. dist.	3	72,67	68,5 – 79,5			2	72,50	69 – 76
DAP artic. dist.	3	39,00	36,5 – 42,5			2	38,25	37 – 39,5
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse , FSL , Mus. Toulouse ; Mus. Bordeaux);Manchones (Utrecht);Polynia (Mus. Concil. Barcelone).					Montredon (FSL);Can Ponsic (Sabadell)		

<i>A. simorrese</i>						<i>D. steinheimensis</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	3	296,33	294 – 300			2	72,5	67 – 78
DT prox.	5	81,00	74 – 85	4,1833	5,1645	2	44,5	42 – 47
DAP prox.	5	48,40	47 – 50,5	1,5572	3,2174			
DT dia.	2	45,00	42 – 48					
DAP dia.	2	27,00	25 – 29					
DT dist.	6	79,67	75 – 91,5	5,9553	7,4753			
DAP dist.	6	49,58	44 – 52,5	2,9226	5,8943			
DT artic. dist.	4	68,88	63,5 – 73,5	4,1508	6,0265			
DAP artic. dist.	4	36,63	34 – 40	2,6887	7,3411			
Origine et conservation	Simorre (FSL);La Grive (ML);Höwenegg (Karlsruhe);Benavente (Mus. Madrid); Montredon (FSL)					La Grive (ML)		

<i>D. pachygnathus</i>						<i>D. schleiermacheri</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	7	362,57	342 – 372	9,9307	2,7389	1	351,5	
DT prox.	7	99,07	95 – 102	2,5236	2,5473	1	101	
DAP prox.	7	65,36	55 – 72	6,0670	9,2829			
DT dia.	7	59,00	55 – 63	2,8431	4,8188	1	57	
DAP dia.	7	38,00	33 – 44	3,5472	9,3349	1	40,5	
DT dist.	7	102,93	95 – 109,5	4,6853	4,5520	2	86,5	86 – 87
DAP dist.	7	65,50	60 – 71,5	3,9581	6,0429	2	61	61
DT artic. dist.						1	70 env.	
DAP artic. dist.						1	38 env.	
Origine et conservation	Pikermi (Mus. Montbéliard , Mus. Toulouse , Mus. Florence, Mus. Bologne, Mus. Turin)					? Luberon (FSL);Orignac (Mus. Bagnères de Bigorre)		

<i>"Prosantorhinus" sp. D.</i>	
	n valeur
L	1 328
DT prox.	1 88
DAP prox.	1 62,5
DT dia.	1 56
DAP dia.	1 35
DT dist.	1 94
DAP dist.	1 56,5
DT artic. dist.	
DAP artic. dist.	
Origine et conservation	Montredon (MNHN)

Tabl. 53 – Dimensions comparées des radius des rhinocéros du Miocène supérieur.

L'articulation humérale (fig. 33 B 1) possède une facette externe peu étendue transversalement, beaucoup moins que la facette interne. Son bord antérieur est un peu en retrait par rapport au bord antérieur de la facette interne, son bord postérieur peu concave est faiblement oblique sur l'horizontale ; le bord postérieur de l'ensemble de l'articulation dessine donc un angle beaucoup plus obtus que pour A. tetradactylum. Le bord antérieur de l'articulation est nettement moins ondulé, le rentrant au niveau de l'apophyse coronoïde étant assez faible.

En vue de face (fig. 33 B 2) l'épiphysse proximale montre une tubérosité latérale assez puissante avec un maximum situé bien en dessous de l'articulation. Du côté médial le bord articulaire est au même niveau que le bord médial de l'épiphysse, donnant à celui-ci une allure générale assez rectiligne. L'insertion du biceps brachial toujours bien marquée est nettement décalée du côté médial.

Au niveau de la diaphyse le relief oblique sur la moitié proximale de la face antérieure est peu marqué. Sur la face postérieure le trou nourricier de la diaphyse est proche du bord latéral.

L'épiphysse distale a la même allure que pour l'espèce précédente avec des reliefs de la face antérieure peu saillants et pas franchement séparés.

J. Santafé (1978, p. 290-291) distingue la forme particulière de Can Ponsic par son articulation humérale aux deux facettes dont le bord antérieur est moins décalé, et qui font un angle dièdre plus fort, ainsi que par ses facettes cubitales au dessin différent.

+ A. simorreense :

Le radius est plus petit que celui des espèces précédentes (tabl. 53) : la longueur est celle d'un petit D. sumatrensis, les épiphyses atteignent la moyenne de cette espèce, la diaphyse est moins large mais plus profonde. Le diamètre transversal de l'épiphysse proximale représente 27,3 % de la longueur moyenne. Les coefficients de variation ont des valeurs normales.

L'articulation humérale (fig. 33 C 1 et C'1) possède une facette externe relativement plus développée transversalement que chez les deux acérathères précédents, mais qui reste toutefois moins large que la facette interne. Le bord antérieur de la facette externe se situe au même niveau que celui de la facette interne. Le bord postérieur de la facette externe est faiblement concave, incliné dans l'ensemble à 45 ° sur l'horizontale. Le bord postérieur de l'ensemble de l'articulation dessine donc un angle largement obtus, et le bord antérieur est sinusoidal avec un net rentrant au niveau de l'apophyse coronoïde.

En vue de face (fig. 33 C 2) la tubérosité latérale est nette, avec son développement maximal bien en dessous de l'articulation. Du côté médial le bord articulaire surplombe très légèrement le bord médial de l'épiphysse, lui donnant un contour très faiblement concave. L'insertion du biceps brachial est souvent très puissante, formant un trou vaste et profond ; cette insertion est légèrement décalée du côté médial.

Sur l'avant de la diaphyse le relief proximal oblique est peu marqué. En face postérieure le trou nourricier principal touche presque le bord latéral.

L'articulation distale, dont la partie médiale déborde largement sur la face postérieure de l'épiphysse n'est pas limitée en arrière par une gouttière mais par une large dépression au dessin et aux limites très irréguliers. Vers l'avant, c'est un léger replat qui limite l'articulation. Les reliefs de la face antérieure de l'épiphysse distale sont assez mous mais bien séparés par une large dépression médiane.

+ D. steinheimensis :

Les deux seuls éléments dont je dispose sont deux épiphyses proximales de La Grive-Saint-Alban, dont les deux diamètres sont inférieurs ou égaux à ceux des plus petits individus de D. sumatrensis qu'il m'ait été possible de mesurer.

L'articulation humérale (fig. 33 D1) a sa facette externe très étendue transversalement, elle est pratiquement aussi large que la facette interne. Le bord antérieur de cette facette externe est nettement en retrait par rapport au bord antérieur de la facette interne ; son bord postérieur presque rectiligne est faiblement oblique sur l'horizontale, de telle façon que le bord postérieur de l'ensemble de l'articulation dessine un angle très obtus. Le bord antérieur de l'ensemble de l'articulation est bien ondulé avec un fort rentrant au niveau de l'apophyse coronoïde.

En vue de face (fig. 33 D2) l'apophyse coronoïde a une tubérosité latérale très faible, dont le développement maximum se situe bien au dessous de l'articulation. Du côté médial le bord articulaire surplombe légèrement le bord médial de l'épiphyse, qui a une allure concave. L'insertion du biceps brachial est peu marquée et à peu près dans l'axe de l'os.

+ D. schleiermacheri :

Le radius est d'une taille proche de celui de Rh. sondaicus, avec une épiphyse distale plus étroite (tabl. 53). Le diamètre transversal de l'épiphyse proximale représente 28,7 % de la longueur.

L'articulation humérale (fig. 33 E 1) rappelle, par son contour, l'espèce précédente ; la facette externe est moins étendue transversalement que la facette interne, son bord antérieur est nettement en retrait, l'ensemble du bord antérieur de l'articulation forme deux fortes convexités séparées par un rentrant bien marqué au niveau de l'apophyse coronoïde. Le bord postérieur de la facette externe est sub-rectiligne et d'une obliquité moyenne, le bord postérieur de l'ensemble de l'articulation dessine donc un angle fortement obtus.

En vue de face l'épiphyse proximale montre une tubérosité latérale assez forte dont le maximum de développement est proche du niveau de l'articulation. Du côté médial le bord articulaire surplombe le bord médial de l'épiphyse, lui donnant un contour concave. L'insertion du biceps brachial est très vaste et à peu près médiane.

Sur l'avant de la diaphyse le relief proximal oblique est bien marqué.

La surface articulaire distale n'est pas précédée d'un replat ni suivie d'une gouttière bien marquée. Les deux reliefs de la face antérieure de l'épiphyse distale sont larges, peu saillants, séparés par une dépression large et peu profonde.

A. Gaudry (1873, p. 25) avait signalé des proportions identiques à celles de D. megarhinus, avec une taille plus faible, et une certaine ressemblance avec D. bicornis.

+ D. pachygnathus :

L'os est un peu plus petit que la moyenne des D. bicornis (tabl. 53) avec des proportions du même ordre : le diamètre transversal proximal représente 27,3 % de la longueur moyenne. Les coefficients de variations sont normaux, souvent bas.

L'articulation humérale (fig. 33 F 1) a une facette externe très étendue transversalement, quoi qu'un peu moins large que la facette interne. Le bord antérieur des deux facettes est au même niveau ; le bord antérieur de l'ensemble de l'articulation est faiblement ondulé, le rentrant qui correspond à l'apophyse coronoïde est peu marqué. Le bord postérieur de la facette externe est rectiligne, moyennement oblique ; le bord postérieur de l'ensemble de l'articulation dessine un angle largement obtus.

A. Gaudry (1862, p. 188) écrit que le radius a des proportions intermédiaires entre celles de C. simum et D. bicornis, qui sont plus proches de celles de cette dernière espèce, ce qui est exact.

+ cf. Prosantorhinus, sp. D. :

L'os a presque la longueur moyenne de celui de A. incisivum, mais il est nettement plus trapu (tabl. 53). Le diamètre transversal proximal représente 26,8 % de la longueur.

L'articulation humérale (fig. 33 G 1) possède une facette externe beaucoup moins étendue transversalement que la facette interne ; le bord antérieur des deux facettes est sensiblement au même niveau, le bord antérieur de l'ensemble de l'articulation est pratiquement rectiligne et le rentrant correspondant à l'apophyse coronoïde est à peine sensible. La facette externe a son bord postérieur en S, le bord postérieur de l'ensemble de l'articulation s'inscrit dans un angle faiblement obtus.

D. Le cubitus (fig. 34, tabl. 52)

Principales figurations récentes :

K. Heissig, 1976, fig. 27 pour A. aff. tetradactylum

Matériel :

A. tetradactylum : 2 dont 1 complet

A. simorreense : 1 fragmentaire

D. schleiermacheri : 2 dont 1 complet

D. pachygnathus : 1

Les origines et les lieux de conservation sont donnés dans le tableau 52.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Le cubitus est un peu plus court que la moyenne des Rh. sondaicus actuels (tabl. 52), mais il est beaucoup plus grêle.

L'olécrâne est assez allongé (20,1 % de la longueur de l'os), et d'une largeur plutôt moyenne (en moyenne de 2 individus très différents l'un de l'autre, 12,8 % de la longueur). Son bord antérieur relativement mince est d'une obliquité moyenne sur l'horizontale (fig. 34 A 2). Le sommet pointu est un peu recourbé médialement, le bord postérieur est à peu près vertical, la tubérosité latérale est réduite.

En vue de face (fig. 34 A 1) l'articulation proximale est assez large à sa base (18,1 % de la longueur) mais étroite dans sa partie haute. Elle est fortement oblique et dépourvue de rentrant au niveau du bec.

+ A. incisivum :

Je n'ai pas vu de cubitus de cette espèce. Rappelons qu'en 1873 A. Gaudry (p. 29) le décrivait comme muni d'un olécrâne large, peu élevé, avec un fort crochet postérieur, d'une diaphyse grêle et d'une face carpienne étroite.

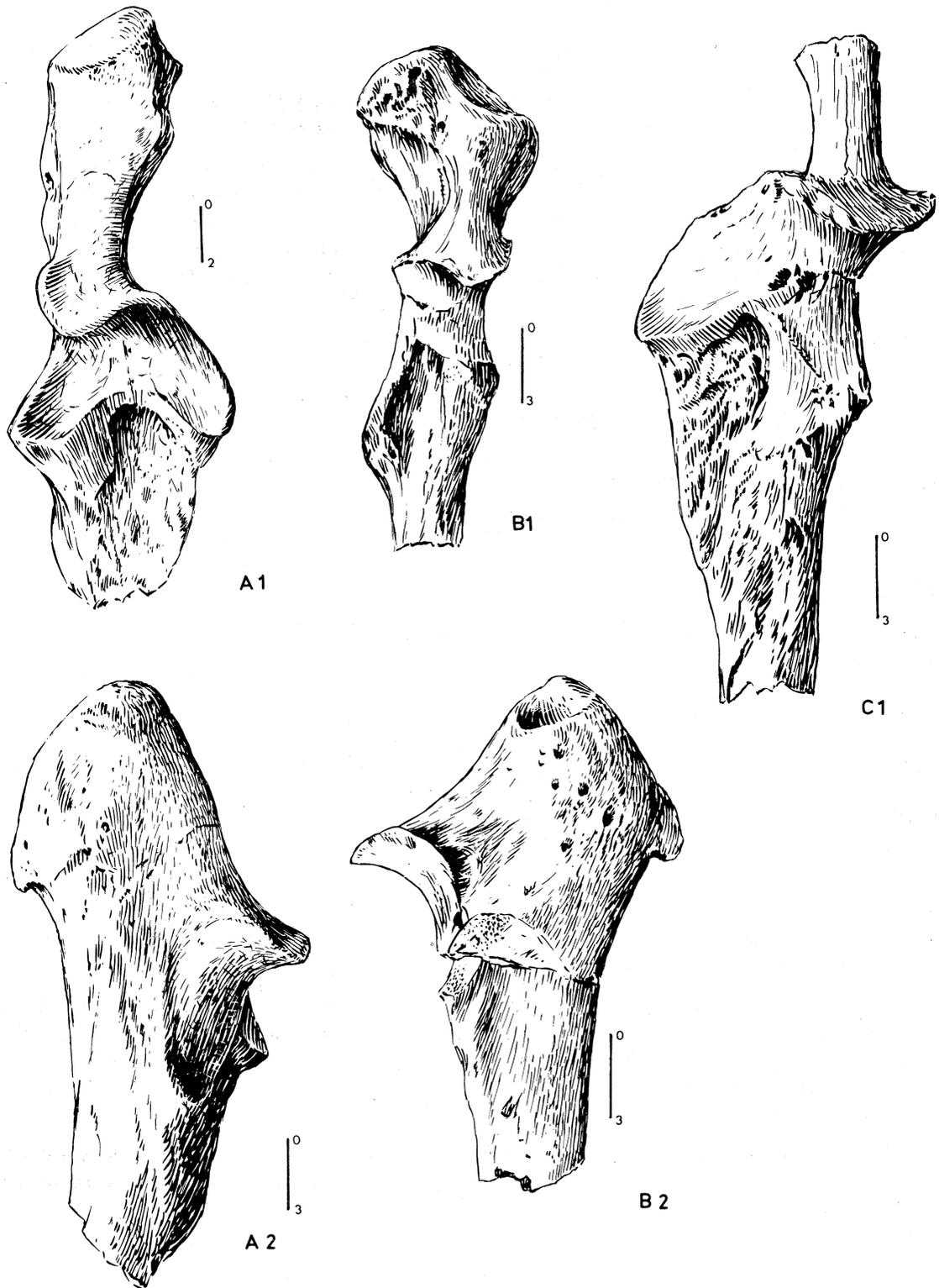


Fig. 34 – Cubitus des rhinocéros du Miocène supérieur. Vues de l'articulation proximale (1) et de la face latérale de l'épiphyse proximale (2).

A : *A. tetradactylum*, Sansan, FSL n° 345 V
 C : *D. schleiermacheri*, Lyon-Croix Rouse, FSL

B : *A. simorreense*, Montredon, FSL n° 210377
 ex Mtn 91

+ A. simorrense :

Je n'en connais qu'une épiphyse proximale. Elle est plus petite que chez A. tetradactylum (tabl. 52).

L'olécrâne est relativement puissant, allongé, avec un bec saillant (fig. 34 B 2). Son bord antérieur mince est fortement oblique. Le sommet est pointu, relativement épais avec une forte tubérosité latérale et une courbure médiale nette. Le bord postérieur est presque vertical.

En vue de face (fig. 34 B 1) l'articulation proximale est haute et étroite, moyennement oblique et munie d'un rentrant au niveau du bec.

+ D. schleiermacheri :

Le cubitus a une longueur qui se situe entre les moyennes de Rh. sondaicus et de D. bicornis, et ses proportions sont du même ordre (tabl. 52).

L'olécrâne est assez allongé (21,1 % de la longueur de l'os) et surtout large (15,6 % de la longueur). Son bord antérieur n'est pas très large, et d'une obliquité moyenne. Je n'ai pas disposé d'exemplaires à sommet bien conservé. Le bord postérieur est concave.

En vue de face l'articulation proximale (fig. 34 C 1) est large (18,7 % de la longueur) à sa base, et reste remarquablement large dans sa partie haute, au niveau du bec. Elle est fortement oblique. Il y a l'amorce d'un très faible rentrant au niveau du bec.

+ D. pachygnathus :

L'os est un peu plus court mais nettement plus trapu que dans l'espèce précédente (tabl. 52).

L'olécrâne présente les mêmes caractères que chez D. bicornis, en plus allongé (26 % de la longueur de l'os), ce qu'avait déjà remarqué A. Gaudry (1862, p. 188). Il en est de même pour l'articulation proximale, très large (20,5 % de la longueur).

E. Le carpe

a) Le scaphoïde (fig. 35, tabl. 54)

Principales figurations récentes :

B. Klaitis, 1973, pl. 1, fig. 1, 2 et 3 pour A. tetradactylum, D. sansaniensis et Brachypotherium.

J. Santafé, 1978, pl. V, fig. 5-6 et pl. XI, fig. 4 pour A. incisivum, pl. XVIII fig. 5 pour D. sansaniensis.

Matériel :

A. tetradactylum : 7

A. incisivum : 5

A. simorrense : 2

D. sansaniensis : 1

D. schleiermacheri : 2

D. pachygnathus : 2

Brachypotherium : 1

Les origines et les lieux de conservation sont donnés dans le tableau 54.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est sensiblement aussi long mais plus étroit et plus haut que celui de l'actuel D. sumatrensis (tabl. 54). Les coefficients de variation sont normaux, sauf celui de la largeur qui atteint une valeur anormalement élevée.

La face antérieure (fig. 35 A 1) a son bord médial convexe, mais de façon variable : la convexité peut être régulière avec le point d'inflexion à mi-hauteur, ou irrégulière avec le point d'inflexion décalé vers le haut. Le bord latéral de la face a un profil en S et se termine par une apophyse plus ou moins arrondie. L'ensellure du bord proximal est plus ou moins large mais toujours asymétrique. La hauteur médiale est nettement plus forte que la hauteur latérale.

La face articulaire proximale (fig. 35 A 2) est triangulaire, sa plus grande extension transversale (en fait de l'avant vers l'arrière de la main) se situe au milieu de la facette ou légèrement plus près du bord médial.

B. Klaitis (1973, p. 318) note que la facette palmaire pour le semi-lunaire (c'est-à-dire la facette située sur l'angle antéro-inférieur de la face postérieure) a un contour en goutte d'eau, à la différence de D. sansaniensis et de Brachypotherium.

+ A. incisivum :

Les proportions et la taille sont proches de l'espèce précédente mais l'os est en moyenne un peu moins étroit (tabl. 54).

La face antérieure montre des caractères voisins avec un bord médial à convexité faible mais plus régulière, et un bord latéral également en S mais moins prolongé en bas et en avant. Ici aussi la hauteur médiale est beaucoup plus forte que la hauteur latérale.

La face articulaire proximale est très proche de celle de A. tetradactylum.

A. Gaudry (1873, p. 29) avait noté l'allure générale "grêle et comprimée" de l'os. J. Santafé (1978, p. 273) explique que chez la forme type la facette médiale de la face articulaire distale est entièrement comprise dans les limites de cette face, alors que dans la forme de Can Ponsic elle s'étend aussi sur la face antérieure de l'os ; il remarque aussi que la facette inférieure répondant au semi-lunaire est bilobée dans la forme type et simple, en demi-ellipse, à Can Ponsic. Il reconnaît enfin (p. 440-441) des caractères génériques parmi lesquels il retient, comme typiques d'Aceratherium, et par opposition à Dicerorhinus, d'une part l'allure plus symétrique et plus convexe de la facette distale pour le trapézoïde, d'autre part l'absence d'articulation pour le semi-lunaire au niveau de la protubérance centrale de la face postérieure.

+ A. simorreense :

Les dimensions sont proches de celles de l'actuel D. sumatrensis mais l'os est un peu plus étroit (tabl. 54).

La face antérieure (fig. 35 B 1) a son bord médial très élevé, faiblement mais régulièrement convexe ; le bord latéral est faiblement déprimé ; l'ensellure du bord proximal est asymétrique. La hauteur médiale est beaucoup plus forte que la hauteur latérale.

La face articulaire proximale est triangulaire avec un élargissement maximal situé à peu près en son milieu.

En face postérieure l'articulation antéro-inférieure pour le semi-lunaire est très allongée.

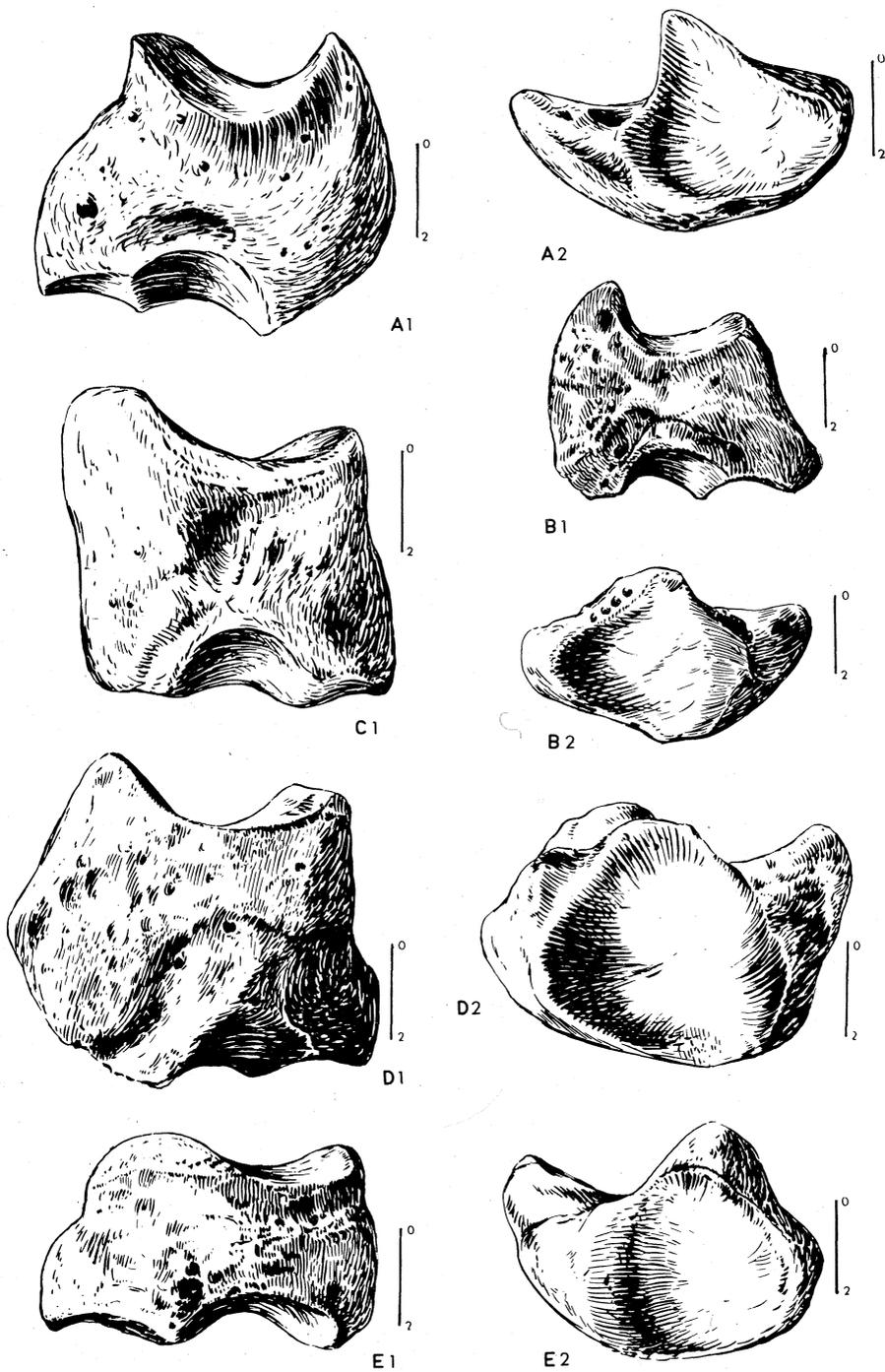


Fig. 35 – Scaphoïdes des rhinocéros du Miocène supérieur. Vues antérieures (1) et proximales (2).
 A : *A. tetradactylum*, Sansan, Fac. Catho. Toulouse, d'après un schéma de terrain.
 B : *A. simorreense*, Montredon, FSL, n° 210361
 C : *D. sansaniensis*, Sansan, Mus. Toulouse, d'après un schéma de terrain
 D : *D. schleiermachi*, Eppelsheim, n° Rh 1 moulage, Univ. Strasbourg
 E : *Brachypotherium* sp., La Grive, n° LGR 786, ML

+ D. sansaniensis :

L'os est un peu plus long et un peu plus haut mais nettement plus étroit que pour les espèces précédentes (tabl. 54).

La face antérieure a son bord médial faiblement convexe, pouvant être ou non échancré dans sa partie distale. Le bord latéral, déprimé en S ou très oblique et presque vertical, s'étend moins en avant que chez nos trois acérathères. L'ensellure du bord proximal est presque symétrique (fig. 35 C 1).

B. Klaitis (1973, p. 318) a noté que la facette répondant au semi-lunaire et située sur l'angle antéro-inférieur de la face postérieure est à contour rectangulaire.

+ D. schleiermacheri :

Le scaphoïde de cette espèce est grand, il atteint en effet la taille de celui d'un grand D. bicornis actuel, avec des proportions voisines (tableau 54) mais en un peu plus long et un peu plus haut.

La face antérieure (fig. 35 D 1) a un bord médial qui dessine un angle obtus, le sommet de l'angle se situant soit à mi-hauteur, soit un peu en dessous. Le bord latéral est en S avec des inflexions bien marquées. L'ensellure du bord proximal est à peu près symétrique. La hauteur médiale est un peu plus faible que la hauteur latérale.

La face articulaire proximale (fig. 35 D 2) est en triangle, sa plus grande extension transversale plus proche du bord médial formant du côté interne un angle moins aigu et moins saillant que pour Aceratherium.

J. J. Kaup (1834, p. 43) a noté l'existence en face distale d'une très petite facette pour le trapèze, suivie d'une facette pour le trapézoïde vaste et bien séparée de la facette suivante qui répond au magnum. D. A. Hooijer (1966, p. 162) a écrit que le rapport des hauteurs médiale et latérale (qu'il appelle antérieure et postérieure) est du même ordre que chez D. sumatrensis.

+ D. pachygnathus (pour mémoire) :

Le scaphoïde très massif, d'allure globuleuse, rappelle en plus grand les D. bicornis et C. simum actuels (tableau 54). Dès 1862 A. Gaudry remarquait p. 189 qu'il existe sur la face interne "un grand prolongement . . . au delà de la facette trapézoïdienne . . . donnant une forme plus élargie que dans les autres rhinocéros".

+ Brachypotherium :

L'os est plus large, plus bas et plus plat que dans les autres espèces (tabl. 54).

La face antérieure (fig. 35 E 1) a un bord médial presque vertical, un bord latéral en S d'allure générale convexe, un bord proximal dont l'ensellure est très large et peu profonde. Hauteur médiale et hauteur latérale ont des valeurs très voisines.

La face articulaire proximale (fig. 35 E 2) est elliptique, allongée, assez faiblement élargie du côté médial.

O. Roger (1900, p. 19) a signalé l'important développement de la face interne et B. Klaitis (1973, p. 318) insiste sur le contour rectangulaire de la facette antéro-inférieure pour le semi-lunaire et sur la convexité générale du bord latéral de l'os.

<i>A. tetradactylum</i>						<i>A. simorrense</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	6	72,67	68 – 76	2,8047	3,8597	1	73	
l	6	41,92	36 – 47,5	4,2943	10,2450	1	42,5	
H	7	57,36	52 – 61,5	3,1452	5,4836	1	55	
L art. sup.	5	44,30	42 – 46,5	1,7888	4,0380	1	49	
l art. sup.	5	43,90	35 – 57,5	8,3695	19,0651	1	40	
L art. inf.	4	60,0	50 – 65			2	61,5	61 – 62
l art. inf.	3	27,0	26 – 28			2	30,75	28,5 – 33
Origine et conservation	Sansan (Fac. Toulouse, Fac. Catho. Toulouse, Mus. Bordeaux); Nombrevilla (Utrecht)					Montredon (FSL)		

<i>A. incisivum</i>						<i>D. sansaniensis</i>	
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	valeur
L	5	71,40	69,5 – 73	1,5572	2,1810	1	75,5
l	5	44,60	40 – 48	2,9453	6,6038	1	38,5
H	5	57,20	54,5 – 62	2,9068	5,0819	1	60,5
L art. sup.	5	46,20	43 – 55	5,0695	10,9729	1	50
l art. sup.	4	43,0	41,5 – 46,5			1	38,5
L art. inf.	3	62,33	56,5 – 70,5			1	62
l art. inf.	4	25,0	22 – 28				
Origine et conservation	Can Llobateres (Sabadell); Can Ponsic (Sabadell); Höwenegg (Karlsruhe)					Sansan (Mus. Toulouse)	

<i>D. schleiermacheri</i>				<i>D. pachygnathus</i>			<i>Brachypotherium</i>	
	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	n	valeur
L	2	79,0	76 – 82	2	85,5	80 – 91	1	env. 68
l	2	49,0	48 – 50	2	56,25	55,5 – 57	1	55
H	2	63,25	57 – 69,5	2	62,25	60 – 64,5	1	44
L art. sup.	2	50,0	48 – 52	2	52,75	41 – 64,5	1	56
l art. sup.	2	46,75	46,5 – 47	2	49,75	47,5 – 52	1	38,5
L art. inf.	2	66,75	66 – 67,5	2	68,75	67,5 – 70		
l art. inf.	2	31,5	30 – 33				1	38
Origine et conservation	Eppelsheim (moulage Fac. Strasbourg); Masia del Barbo (Utrecht)			Pikermi (Mus. Toulouse ; Mus. Turin)			La Grive (ML)	

Tabl. 54 – Dimensions comparées des scaphoïdes des rhinocéros du Miocène supérieur.

<i>A. tetradactylum</i>						<i>A. incisivum</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	6	63,42	61 – 65,5	1,8280	2,8825	4	60,88	57 – 66
l	6	43,92	41 – 49	2,8533	6,4972	3	44,0	41,5 – 45,5
H	6	49,42	47 – 51	1,7440	3,5292	4	47,38	43 – 49,5
H ant.	3	51,17	48,5 – 53	2,3629		4	48,50	45 – 50,5
Origine et conservation	Sansan (Mus. Toulouse, Fac. Catho. Toulouse, Mus. Bordeaux)					Eppelsheim (moulage MNHN); Höwenegg (Karlsruhe)		

<i>A. simorrense</i>					<i>D. sansaniensis</i>		<i>D. pachygnathus</i>	
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	valeur	
L	4	52	50 – 56			1	58	
l	5	35,8	34 – 37,5	1,3509	3,7735	1	42	
H	5	38	34,5 – 42	3,3726	8,8754	1	48,5	
H ant.	3	39,17	37 – 41,5	2,2546	5,7564	1	49	
Origine et conservation	La Grive (ML); La Cisterniga (Mus. Madrid); Can Llobateres (Sabadell)					Sansan (Fac. Toulouse)		Pikermi (Mus. Toulouse, Mus. Turin)

Tabl. 55 – Dimensions comparées des semi-lunaires des rhinocéros du Miocène supérieur.

b) Le semi-lunaire (fig. 37 A 1 - C 1, tabl. 55)

Principales figurations récentes :

B. Klaitis, 1973, pl. 1, fig. 4-9 pour A. tetradactylum, D. sansaniensis et B. brachypus.
J. Santafé, 1978, pl. III, fig. 4 pour A. simorreense.

Matériel :

A. tetradactylum : 6
A. incisivum : 4
A. simorreense : 5
D. sansaniensis : 1
D. pachygnathus : 2

Les origines et les lieux de conservation sont donnés dans le tableau 55.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Le semi-lunaire est de la longueur de celui de Rh. sondaicus mais il est un peu plus bas et nettement plus étroit (tabl. 55) : largeur et hauteur représentent 69,3 et 77,9 % de la longueur. Les coefficients de variation sont normaux.

La face antérieure (fig. 37 A 1) a son extrémité distale élargie et arrondie ; il y a dans certains cas une petite angulation arrondie du côté médial de la courbure. Le bord proximal est assez faiblement élargi, on ne distingue pas à son extrémité latérale de pan coupé qui répondrait au cubitus.

En face latérale la facette proximale pour le pyramidal est un triangle orienté pointe en avant, le plus souvent petit mais dont l'extension antéro-postérieure est très variable. La facette distale est d'une seule pièce, en croissant, d'allongement médiocre : dans un cas elle était moins allongée que la facette proximale.

En face médiale l'articulation proximale avec le scaphoïde est une bande assez étroite et allongée sur une bonne partie de la longueur de l'os. L'articulation distale est une grande facette semi-circulaire.

+ A. incisivum :

L'os est un peu plus court que dans l'espèce précédente et ses proportions (tabl. 55) sont quelque peu différentes : la largeur et la hauteur représentent 72,3 et 77,8 % de la longueur.

Les caractères qualitatifs sont très proches de ceux de l'espèce précédente.

+ A. simorreense :

Les dimensions moyennes du semi-lunaire (tabl. 55) sont, pour la longueur et la largeur, celles des plus petits D. sumatrensis observés, avec une hauteur bien plus réduite : la largeur et la hauteur représentent 68,8 et 73,1 % de la longueur.

La face antérieure (fig. 37 B 1) a son extrémité distale progressivement rétrécie jusqu'à former un angle aigu à son point le plus bas. Malgré une extension relativement faible le bord supérieur paraît de ce fait bien élargi ; on ne peut y reconnaître à son extrémité latérale aucune individualisation d'une facette pour le cubitus.

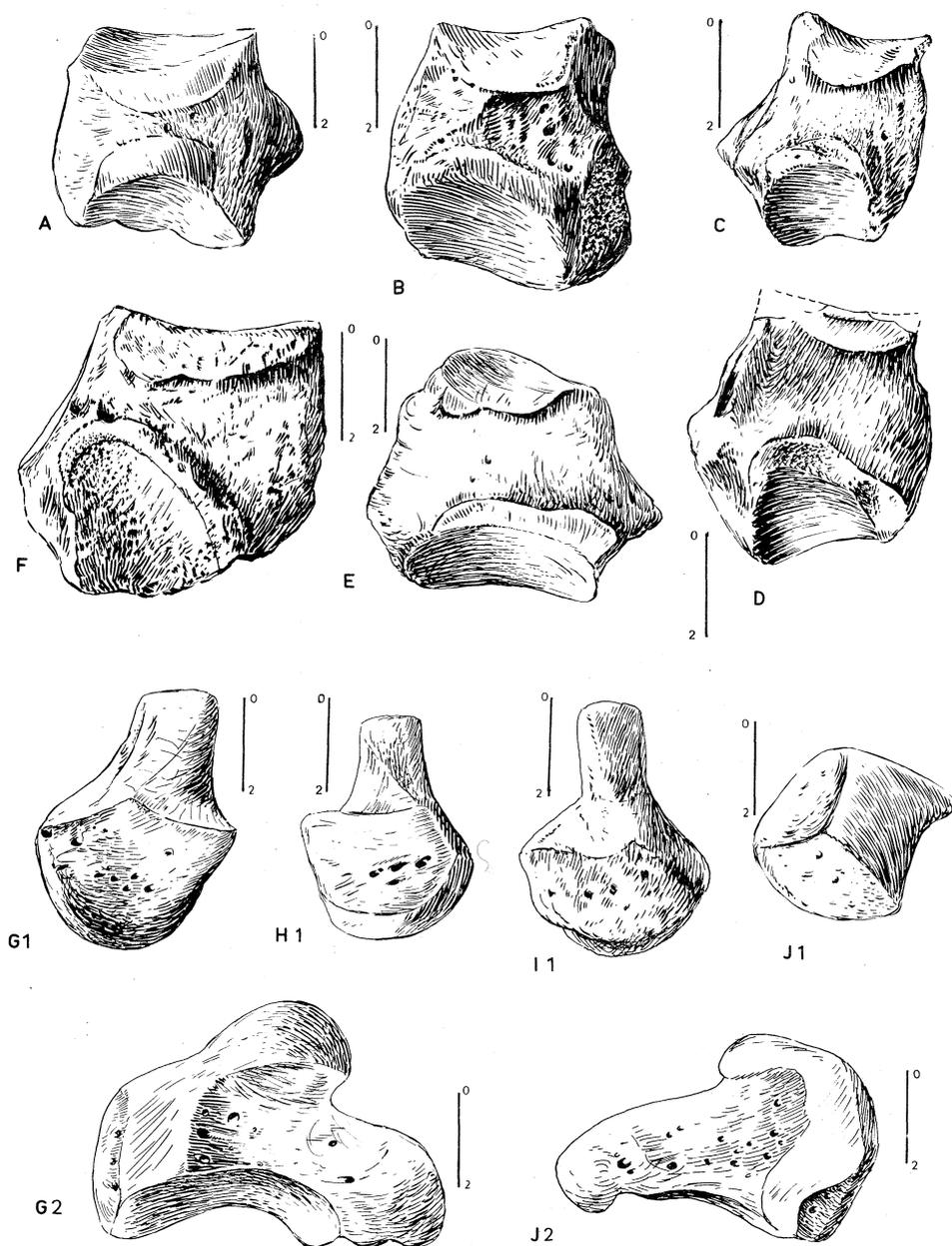


Fig. 36 — Pyramidaux et magnums des rhinocéros du Miocène supérieur. A-F, pyramidaux vue postéro-médiale ; G-J, magnums, 1 vue antérieure, 2, vue latérale.

A : *A. tetradactylum*, Sansan, Mus. Bordeaux, d'après un schéma de terrain

D : *A. simorreense*, Montredon, n° 210367 ex Mtn 127, FSL

F : *Brachypotherium* sp., La Grive, n° L Gr 3344, ML

H : *D. steinheimensis*, Steinheim, BMNH, d'après un schéma de terrain

I : *A. incisivum*, Montredon, n° 210287, FSL

J : *Brachypotherium* sp., Pontigné, Mus. Angers, d'après deux schémas de terrain

B : *A. incisivum*, Montredon, n° MR 38, ML
 C : *A. simorreense*, La Grive, n° LGr 3243, ML
 E : *D. schleiermacheri*, Concud, d'après un schéma de terrain

G : *A. tetradactylum*

G 1 : Sansan, Fac. Catho. Toulouse, d'après un schéma de terrain

G 2 : Sansan, Mus. Toulouse, d'après un schéma de terrain

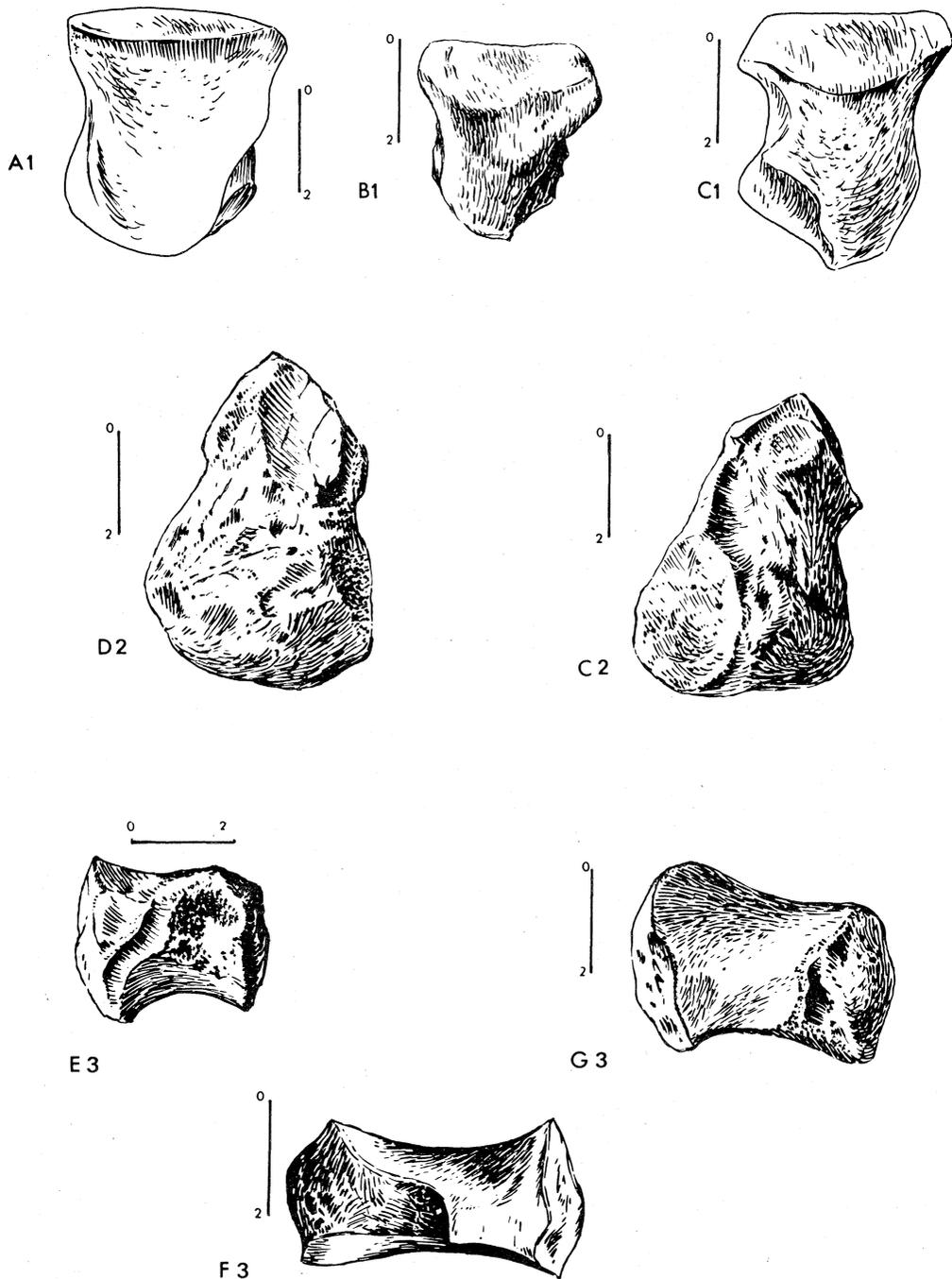


Fig. 37 — Semi-lunaires, pisiformes et trapézoïdes des rhinocéros du Miocène supérieur.

1 : semi-lunaire, vue rostrale

2 : pisiforme, vue externe

3 : trapézoïde, vue latérale

A 1 : *A. tetradactylum*, Sansan, Mus. Bordeaux, d'après un schéma de terrain

B 1 : *A. simorrense*, La Grive, n° L Gr. 3200, ML

C 1 : *D. sansaniensis*, Sansan, Univ. Toulouse, d'après un schéma de terrain

C 2 : *A. simorrense*, Montredon, n° 210300, FSL

D 2 : *A. incisivum*, Montredon, n° 210306, FSL

E 3 : *A. incisivum*, Montredon, n° 210173 (ex Mtn 341) FSL

F 3 : *D. schleiermacheri*, Concud, Mus. Sabadell, d'après un schéma de terrain

G 3 : *Brachypotherium* sp., Sansan, n° 2257, FSL

En face latérale la facette proximale pour le pyramidal a une surface très variable, elle est en demi ellipse basse et pointue en avant. La facette distale est en rectangle aux angles arrondis, assez variable en hauteur et jamais très longue.

En face médiale l'articulation proximale avec le scaphoïde est très allongée, avec un bord supérieur suivant sur toute sa longueur le bord supérieur de l'os ; son bord inférieur est variable, pouvant soit être parallèle au bord supérieur, soit muni d'un rentrant médian qui donne l'impression qu'il y a deux facettes reliées par un pont étroit. L'articulation distale est une grande facette triangulaire ou trapézoïdale.

Sur la face inférieure il y a un très fort décalage en longueur entre les deux facettes, celle pour l'onciforme étant beaucoup plus courte que celle pour le magnum ; il n'y a pas, en avant de cette dernière, de petite facette antérieure pour le magnum.

+ D. sansaniensis :

Le seul semi-lunaire examiné est aussi volumineux que celui d'un grand D. sumatrensis (tabl. 55). Sa largeur et sa hauteur représentent 72,4 et 83,6 % de sa longueur.

La face antérieure (fig. 37 C 1) a son extrémité distale d'abord élargie puis brusquement amincie pour se terminer par un dièdre tranchant. Le bord proximal est bien élargi.

En face latérale la facette proximale pour le pyramidal est grande, semi-circulaire. La facette distale est faite de deux lobes successifs, à peu près aussi importants l'un que l'autre.

En face médiale l'articulation proximale avec le scaphoïde est faite de deux facettes bien séparées, l'antérieure trapézoïdale et la postérieure semi-circulaire. L'articulation distale est assez grande, triangulaire.

Notons que J. Santafé (1978, p. 446) retient comme caractères de distinction entre Aceratherium et Dicerorhinus le caractère bilobé de la facette distale pour le pyramidal et les deux facettes scaphoïdiennes proximales chez le second genre.

+ D. pachygnathus :

Le semi-lunaire est aussi long, un peu plus étroit et nettement plus bas que la moyenne de ceux de C. simum (tabl. 55). La largeur et la hauteur représentent 71,3 et 66,7 % de la longueur.

La figuration pl. XXVIII fig. 5 de A. Gaudry (1862-67) est trop réduite pour être vraiment utilisable ; elle montre toutefois le bord distal de la face antérieure élargi et subrectiligne à la façon des D. bicornis actuels.

+ Brachypotherium (pour mémoire) :

O. Roger (1900, p. 19) insiste sur sa taille et son allure trapue, ainsi que sur l'écartement des facettes distales. B. Klaitz (1975, p. 318-319 et pl. 1 fig. 3, 6, 9) montre que l'os est bas avec en face latérale une facette proximale pour le pyramidal longue et basse, et une seule facette distale, allongée et en demi-cercle. En face médiale il y a deux facettes proximales distinctes pour le scaphoïde.

c) Le pyramidal (fig. 36 A-F, tableau 56)

Principales figurations récentes :

B. Klaitz, 1973, pl. 2 fig. 8-10 pour A. tetradactylum, D. sansaniensis et B. brachypus.

		<i>A. tetradactylum</i>			<i>A. incisivum</i>				
		n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
DAP		4	36,0	33,5 – 38	9	37,78	31,5 – 43	3,5453	9,3847
DT		4	51,75	48,5 – 55	9	53,33	46,5 – 58,5	4,6904	8,7945
H		4	51,38	48,5 – 53,5	9	50,0	44 – 55	4,2426	8,4852
Origine et Conservation		Sansan (Mus. Toulouse, Mus. Bordeaux, Mus. Bagnères)			Montredon (FSL, ML) ; Can Llobateres (Sabadell) Höwenegg (Karlsruhe)				
		<i>D. sansaniensis</i>			<i>A. simorrense</i>				
		n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
DAP		3	31	26 – 34	7	30,21	28 – 35	2,2519	7,4533
DT		3	48,67	48 – 50	6	43,17	40,5 – 44,5	1,4719	3,4099
H		3	45,33	43,5 – 46,5	6	40,83	34 – 43,5	3,5166	8,6121
Origine et Conservation		Sansan (Mus. Toulouse); Can Ponsic (Sabadell)			La Grive (ML, FSL); La Cisterniga (Madrid); Can Llobateres (Sabadell); Montredon (FSL)				
		<i>D. schleiermacheri</i>			<i>D. pachygnathus</i>				
		n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi		
DAP		3	45,67	42 – 49	2	44,0	41 – 47		
DT		3	59,0	55 – 63,5	2	57,75	57,5 – 58		
H		3	51,50	47 – 54	2	50,50	50 – 51		
Origine et Conservation		Luberon (MNHN); Conclud (Sabadell)			Pikermi (Mus. Toulouse, Mus. Turin)				
		<i>Brachypotherium</i>							
		n	moyenne	mini-maxi					
DAP		2	43,50	41 – 46					
DT		2	64,50	63,5 – 65,5					
H		2	54,25	54 – 54,5					
Origine et Conservation		La Grive (ML); Steinheim (BMNH)							

Tabl. 56 – Dimensions comparées des pyramidaux des rhinocéros du Miocène supérieur.

K. Heissig, 1976, fig. 37 pour B. brachypus.

J. Santafé, 1978, pl. III fig. 6 pour A. simorreense, pl. VI fig. 8 pour A. incisivum, pl. XVIII fig. 8 et 9 pour D. schleiermacheri.

Matériel :

A. tetradactylum : 4

A. incisivum : 9

A. simorreense : 7

D. sansaniensis : 3

D. schleiermacheri : 3

D. pachygnathus : 2

Brachypotherium : 2

Les origines et les lieux de conservation sont donnés dans le tableau 56.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Le pyramidal a les dimensions de celui d'un petit Rh. sondaicus (tabl. 56).

La face antéro-externe est sensiblement plus large que haute; La distance du niveau de largeur maximale au bord distal est assez variable.

En face postéro-interne (fig. 36 A) la facette proximale à contour semi-elliptique est assez allongée, et de hauteur moyenne; la facette distale est sensiblement aussi longue que la proximale, pas sensiblement plus haute latéralement que médialement; sa hauteur est du même ordre que celle de la facette proximale.

+ A. incisivum :

L'os est en moyenne un peu plus long, un peu plus large et un peu plus bas que dans l'espèce précédente; mais les coefficients de variation ont des valeurs élevées.

La face antéro-externe est sensiblement plus large que haute.

En face postéro-interne (fig. 36 B) la facette proximale a un contour trapézoïdal; elle est assez allongée, relativement haute, sa hauteur est à peu près constante. La facette distale est allongée en une bande légèrement arquée qui suit le bord distal; elle est un peu plus longue mais plus basse que la facette proximale.

La face proximale a un contour trapézoïdal avec le bord latéral plus court que le bord médial.

La face articulaire distale est en demi-ellipse avec la pointe du côté médial.

+ A. simorreense :

Le pyramidal est nettement plus petit que dans les espèces précédentes (tabl. 56): il atteint en moyenne les dimensions des plus petits D. sumatrensis observés. Les coefficients de variation ont des valeurs relativement élevées pour la longueur et la hauteur.

La face antéro-externe est nettement plus large que haute, le niveau de largeur maximale varie légèrement d'un individu à l'autre.

En face postéro-interne (fig. 36 C et D) la facette proximale a un contour semi-elliptique. Sa hauteur est très variable, de l'ordre du simple au triple. La facette distale un peu plus

longue que la proximale est plus ou moins rectangulaire, suivant le bord distal. Sa hauteur est inférieure ou égale à celle de la facette proximale.

La face proximale a un contour plus ou moins losangique, le bord latéral n'étant pas sensiblement plus court que le bord médial.

La face articulaire distale est ovoïde ou en triangle arrondi avec la pointe la plus nette en direction du côté médial.

+ D. sansaniensis :

Le pyramidal a des dimensions moyennes de l'ordre de celles de D. sumatrensis (tabl. 56).

La face antéro-externe est un peu plus large que haute.

En face postéro-interne la facette proximale a un contour rectangulaire, elle est bien allongée et de hauteur constante. La facette distale est en croissant irrégulier, à peu près aussi longue que la proximale ; sa partie latérale est aussi haute que la facette proximale, sa partie médiale est beaucoup plus basse.

+ D. schleiermacheri :

Le pyramidal dépasse la moyenne de ceux de D. bicornis pour la longueur et la largeur ; la hauteur est la même (tabl. 56).

La face antéro-externe est nettement plus large que haute.

En face postéro-interne (fig. 36 E) la facette proximale pour le semi-lunaire est petite, semi-elliptique, décalée vers le bord médial de la face. La facette distale est longue, beaucoup plus haute que la proximale, plus haute dans sa partie latérale que dans sa partie médiale. Cette facette distale a la même allure que celle de D. sansaniensis, bien différente de ce que l'on observe chez nos trois acérathères. Il y a là un élément de distinction générique qui avait été relevé par B. Klaitz (1973, p. 319) et souligné par J. Santafé (1978, p. 441-442).

La face proximale a un contour sub-rectangulaire.

+ D. pachygnathus :

L'os est un peu moins gros que celui de l'espèce précédente, avec des proportions différentes (tabl. 56). Les deux exemplaires de Pikermi que j'ai pu étudier sont aussi hauts, plus longs et plus larges que la moyenne des pyramidaux de D. bicornis. A. Gaudry (1862, p. 189) écrivant que les pyramidaux sont en général plus massifs, plus larges et moins hauts que ceux des espèces africaines actuelles, il est évident qu'il disposait d'un échantillon comprenant des individus beaucoup plus gros.

+ Brachypotherium :

Les pyramidaux sont très volumineux : un peu moins longs que la moyenne de ceux de C. simum, ils sont aussi larges et aussi hauts (tabl. 56).

La face antéro-externe est bien plus large que haute ; une profonde gouttière souligne l'extrémité de l'articulation proximale.

En face postéro-interne (fig. 36 F) la facette proximale pour le semi-lunaire s'étend tout le long du bord proximal ; elle est haute, à contour trapézoïdal. La facette distale n'est pas plus longue que la proximale et est beaucoup plus basse.

La face proximale est sub-rectangulaire, assez allongée ; la prolongation de l'articulation sur la face antéro-externe est divisée par une très forte crête située dans le prolongement du bord latéral de l'articulation.

La face articulaire distale est en triangle aux angles arrondis.

O. Roger (1900, p. 19) avait remarqué la grande largeur de l'os et les particularités de l'articulation proximale et de son prolongement : il compare le contour de la facette pour le pisiforme à un écusson gothique.

d) Le pisiforme (fig. 37 C 2 - D 2, tableau 57)

Je n'en connais pas de figuration récente.

Matériel :

A. tetradactylum : 1

A. incisivum : 1

A. simorrense : 1

Les origines et les lieux de conservation du matériel sont donnés dans le tableau 57.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Le seul spécimen que j'ai eu l'occasion d'observer est plus long et aussi épais que la moyenne de ceux de D. bicornis ; il est par contre beaucoup plus haut (tabl. 57).

Il ne présente pas de caractères particuliers et a comme chez la plupart des rhinocéros un contour en raquette. Rappelons que B. Klaitz (1973, p. 320) a noté que la partie postérieure de l'os est en arc orienté de l'extérieur vers l'intérieur, alors qu'elle est plate transversalement chez D. sansaniensis.

+ A. incisivum :

L'os est un peu plus long, plus bas et plus étroit que dans l'espèce précédente : ses dimensions sont proches de celles de Rh. sondaicus (tabl. 57). Il est massif, en raquette, avec ses bords supérieur, postérieur et inférieur bien convexes (fig. 37 D 2). Le col est bien développé verticalement. Le bord postérieur est épais transversalement. Les deux facettes articulaires sont longues, en demi-ovale, la supérieure étant beaucoup plus développée que l'inférieure.

+ A. simorrense :

Le pisiforme n'est qu'à peine plus court et plus bas que chez A. incisivum ; il est plus mince mais sa torsion transversale plus accentuée fait que son diamètre transversal est du même ordre (tabl. 57). Les trois bords sont convexes (fig. 37 C 2) mais avec des lignes plus droites que pour l'espèce précédente. Le col est épais, l'articulation proximale en demi-ellipse est plus longue et beaucoup plus large que l'articulation distale triangulaire.

+ D. pachygnathus (pour mémoire) :

A. Gaudry (1862, p. 189) note qu'il est plus comprimé que dans les espèces actuelles africaines, plutôt proche des asiatiques.

	<i>A. tetradactylum</i>		<i>A. incisivum</i>		<i>A. simorreense</i>		Tabl. 57 – Dimensions comparées de trois pisiformes de rhinocéros du Miocène supérieur.
	n	valeur	n	valeur	n	valeur	
L	1	60,5	1	65,5	1	62	
I	1	27,5	1	25,5	1	25,5	
H	1	48,5	1	45	1	41	
Origine et conservation	Sansan (Mus. Toulouse)		Montredon (FSL)		Montredon (FSL)		

	<i>A. tetradactylum</i>			<i>A. incisivum</i>			<i>D. schleiermacheri</i>		<i>Brachypotherium</i>	
	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	n	valeur	n	valeur
L	2	37,5	35,5 – 40	2	37	36 – 38	1	51,5	1	51,5
I	2	22	20,2 – 23,5	2	27,25	26,5 – 28	1	29,5	1	36
H	2	30,75	29,5 – 32	2	32	30 – 34	1	37	1	36
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Bordeaux)			Montredon (FSL)			Concud (Sabadell)		Sansan (FSL)	

Tabl. 58 – Dimensions comparées de quelques trapézoïdes de rhinocéros du Miocène supérieur.

	<i>A. tetradactylum</i>					<i>A. incisivum</i>				
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v
L	8	78,50	72 – 86	4,4320	5,6458	4	78,13	75,5 – 83,5		
I	7	41,07	40 – 43	1,0965	2,6698	5	41,50	39 – 44	2,0000	4,8192
H	8	54,88	51,5 – 57,5	1,9226	3,5036	3	52	50,5 – 53		
H artic.	1	52				4	50,75	49,5 – 52		
Origine et conservation	Sansan (Fac. Toulouse, Mus. Toulouse, Fac. Catho. Toulouse, Mus. Bordeaux)					Eppelsheim (moulage BMNH); Can Llobateres (Sabadell); Höwenegg (Karlsruhe); Montredon (FSL)				

	<i>A. simorreense</i>		<i>D. sansaniensis</i>		<i>D. steinheimensis</i>		<i>D. schleiermacheri</i>		<i>D. pachygnathus</i>		<i>Brachypotherium</i>		
	n	valeur	n	valeur	n	valeur	n	valeur	n	moyenne	mini-maxi	n	valeur
L	1	63	1	86,5	1	74	1	90	2	99,25	96 – 102,5	1	67
I	1	48	1	38	1	36,5	1	45	2	53,50	53 – 54	1	36,5
H			1	54	1	48,5			2	66	65 – 67	1	41,5
H artic.			1	49								1	37
Origine et conservation	La Cister-niga (Mus. Madrid)		Can Ponsic (Sabadell)		Steinheim (BMNH)		Luberon (MNH)		Pikermi (Mus. Toulouse, Mus. Turin)		Pontigné (Mus. Angers)		

Tabl. 59 – Dimensions comparées des magnums des rhinocéros du Miocène supérieur.

e) Le trapézoïde (fig. 37 E - G, tableau 58)

Principales figurations récentes :

B. Klaits, 1973, pl. 2, fig. 1, 2, 3 pour A. tetradactylum et D. sansaniensis.

Matériel :

A. tetradactylum : 2

A. incisivum : 2

D. schleiermacheri : 1

Brachypotherium : 1

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 58.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Le trapézoïde est presque aussi long et haut que la moyenne de ceux de D. sumatrensis, mais il est nettement plus étroit (tabl. 58). La largeur représente 58,7 % et la hauteur 82 % de la longueur.

Sur la face médiale la facette pour le trapèze atteint vers l'arrière un niveau très proche de celui du bord postérieur de la face ; elle occupe toute la hauteur de l'os et s'étend longitudinalement sur sa moitié postérieure.

La face supérieure est un peu plus large en avant qu'en arrière.

La face inférieure, fortement concave d'avant en arrière, a un contour à peu près rectangulaire.

B. Klaits (1973, p. 320) estime que la face antérieure est caractéristique par son contour à bord supérieur oblique.

+ A. incisivum :

L'os est très légèrement plus court, mais plus large et plus haut que dans l'espèce précédente (tabl. 58). La largeur et la hauteur représentent 73,6 et 86,5 % de la longueur.

En face médiale (fig. 37 E3) le dessin est à peu près identique à celui de A. tetradactylum. La face supérieure a un contour trapézoïdal, un peu plus large en avant qu'en arrière.

La face inférieure est également à contour trapézoïdal, et fortement concave d'avant en arrière.

+ D. sansaniensis (pour mémoire) :

D'après B. Klaits (1973) il est plus haut que chez A. tetradactylum, avec des dimensions du même ordre que dans cette espèce, et une face antérieure à bords proximal et distal droits et parallèles.

+ D. schleiermacheri :

Le trapézoïde est bien plus grand que celui des espèces précédentes, il est presque aussi long que celui de Rh. unicornis mais plus bas et moins haut (tabl. 58). La largeur et la hauteur représentent 57,3 et 71,8 % de la longueur (fig. 37 F3).

+ Brachypotherium :

Le seul exemplaire observé est très massif (tabl. 58) pour une longueur analogue à celle de D. schleiermacheri. La largeur et la hauteur représentent toutes deux 69,9 % de la longueur.

Sur la face médiale (fig. 37 G 3) la facette pour le trapèze s'étend sur toute la hauteur de l'os et, disposée au milieu de la face, en occupe presque toute la longueur.

La face supérieure a un contour pentagonal, elle est beaucoup plus large en avant qu'en arrière.

La face inférieure est réniforme avec pan coupé en arrière.

O. Roger (1900, p. 20) avait noté la face antérieure plus large que haute et les faces articulaires moins ensellées d'avant en arrière que chez les autres espèces. Cette faible concavité a été aussi relevée par B. Klaitis (1973, p. 320), qui ajoute que la surface est pratiquement plate transversalement.

f) Le magnum (fig. 36 G - J, tableau 59)

Principales figurations récentes :

B. Klaitis, 1973, pl. 2, fig. 5, 6, 7 et 11 pour A. tetradactylum et D. sansaniensis.
J. Santafé, 1978, pl. V fig. 8 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 8
A. incisivum : 6
A. simorreense : 1
D. sansaniensis : 1
D. steinheimensis : 1
D. schleiermacheri : 1
D. pachygnathus : 2
Brachypotherium : 1

Les origines et les lieux de conservation sont indiqués dans le tableau 59.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Le magnum est un peu plus grand que la moyenne de ceux de D. sumatrensis (tabl. 59). La largeur représente 52,3 % de la longueur totale, et la hauteur 69,9 %. Les coefficients de variation sont normaux.

La face antérieure (fig. 36 G 1) a un contour relativement simple, avec bord supérieur en V inversé (la branche médiale étant légèrement déprimée), bord médial et bord latéral arrondis. L'extension transversale médiale est faible.

En face latérale la facette oncififormienne est beaucoup plus haute que longue, avec un contour trapézoïdal (fig. 36 G 2).

La face articulaire distale est à contour trapézoïdal, élargie en avant, avec une concavité faible et régulière de son bord latéral.

B. Klaitis (1973, p. 320) a relevé par rapport à D. sansaniensis la hauteur de la face antérieure et la plus faible largeur de la face distale. Le même auteur note également que le bord postérieur de l'articulation distale est rectiligne.

+ A. incisivum :

Le magnum a des dimensions très proches de celui de l'espèce précédente mais il est un peu moins haut (tabl. 59). La largeur et la hauteur représentent respectivement 53,1 % et 66,6 % de la longueur moyenne;

La face antérieure (fig. 36 I1) a un contour proche de celui de A. tetradactylum avec un bord proximal en V inversé qui coiffe une structure en U devenant un peu moins régulière du côté médial. L'extension transversale médiale est assez faible.

En face latérale (fig. 36 I2) la facette onciformienne beaucoup plus haute que longue a un dessin polygonal ; cette facette est nettement plus étroite en son centre qu'à ses bords proximal et distal.

La face articulaire distale est allongée, bien élargie en avant, avec un bord latéral faiblement échancré dans ses deux derniers tiers. Le bord antérieur de la face est plus ou moins convexe.

J. Santafé (1978, p. 231) a montré que la variabilité individuelle se manifestait dans l'angle de la facette pour le semi-lunaire, dans la plus ou moins grande largeur de l'apophyse postérieure et dans le contour plus ou moins triangulaire de l'articulation distale.

+ A. simorrense :

La seule pièce dont j'ai disposé est incomplète. L'os est plus court que celui des autres acérathères et que celui de toutes les espèces actuelles (tabl. 59), mais il est très large : la largeur représente 76,2 % de la longueur.

+ D. sansaniensis :

Ici encore je n'ai pu étudier qu'un seul exemplaire de magnum. L'os est plus long, plus étroit et aussi haut que celui de A. tetradactylum (tabl. 59). La largeur et la hauteur représentent 43,9 et 62,4 % de la longueur.

La forme générale et la disposition des facettes rappellent beaucoup D. sumatrensis. On pourra voir dans le travail de B. Klaitis (pl. 2, fig. 11) que la face articulaire distale est un trapèze régulier, au bord antérieur faiblement élargi et légèrement convexe, au bord postérieur fortement et régulièrement convexe, et dépourvu d'échancrure sur le bord latéral. Le même auteur (p. 320) note toutefois que la face dans son ensemble est plus large que pour A. tetradactylum.

+ D. steinheimensis :

Un seul exemplaire étudié, plus petit que les magnums de toutes les autres espèces vallésiennes et pikermiennes (tabl. 59). La largeur représente 49,3 % et la hauteur 65,5 % de la longueur.

La face antérieure (fig. 36 H1) a un contour qui dessine un V inversé très asymétrique pour le bord supérieur (la branche latérale est courte et rectiligne, la branche médiale est longue et légèrement flexueuse), coiffant un arrondi en U. L'extension transversale médiale est faible.

+ D. schleiermacheri :

Le seul exemplaire dont j'ai disposé est incomplet : par sa longueur et sa largeur l'os dépasse la moyenne des D. bicornis et atteint presque celle des Rh. sondaicus (tabl. 59). La largeur représente 50 % de la longueur. L'allure générale est proche, en beaucoup plus volumineux, de celle de D. sumatrensis.

+ D. pachygnathus :

Le magnum est bien plus long, un peu plus étroit et un peu plus haut que la moyenne de ceux de C. simum (tabl. 59). La largeur et la hauteur représentent 53,9 % et 66,5 % de la longueur. A. Gaudry (1862-67, p. 189) a écrit que l'os ressemblait tantôt à celui de D. bicornis, tantôt à celui de C. simum, ce qui me paraît exact et met en évidence les points communs dus à l'identité des sous-familles ; on peut d'ailleurs vérifier le fait, au moins pour la face antérieure, sur la pl. XXVIII fig. 5 du même auteur, malgré une réduction trop importante.

+ Brachypotherium :

Le seul magnum dont j'ai disposé provient d'un gisement sans doute Miocène moyen mais d'un niveau bien inférieur à celui de Sansan. Il suffit néanmoins à mettre en évidence les caractères génériques de cet os : allure plate et large, face antérieure basse, avec une apophyse supérieure presque aussi large qu'elle, face latérale avec facette onciformienne haute et étroite, en croissant convexe vers l'avant (fig. 36 J1 et 36 J2).

O. Roger (1900, p. 21) a insisté sur la tendance générale à l'élargissement, à l'aplatissement des surfaces articulaires, à l'asymétrie de l'apophyse supérieure en vue de face, à l'échancrure du bord latéral de l'articulation distale.

g) L'onciforme (fig. 38, tableau 60)

Principales figurations récentes :

B. Klaitis, 1973, pl. 3 fig. 1 à 9 pour A. tetradactylum, D. sansaniensis et Brachypotherium.
J. Santafé, 1978, pl. 5 fig. 7 pour A. incisivum et pl. 18 fig. 10 pour D. schleiermacheri.

Matériel :

A. tetradactylum : 8

A. incisivum : 12

A. simorrense : 7

D. sansaniensis : 3

D. steinheimensis : 1

D. schleiermacheri : 3

D. pachygnathus : 2

Brachypotherium : 1

Les origines et lieux de conservation sont précisés dans le tableau 60.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

La largeur et la hauteur sont proches de celles du D. sumatrensis actuel mais les longueurs sont plus fortes (tabl. 60), la largeur représente 74,7 % et la hauteur 60 % de la longueur absolue moyenne.

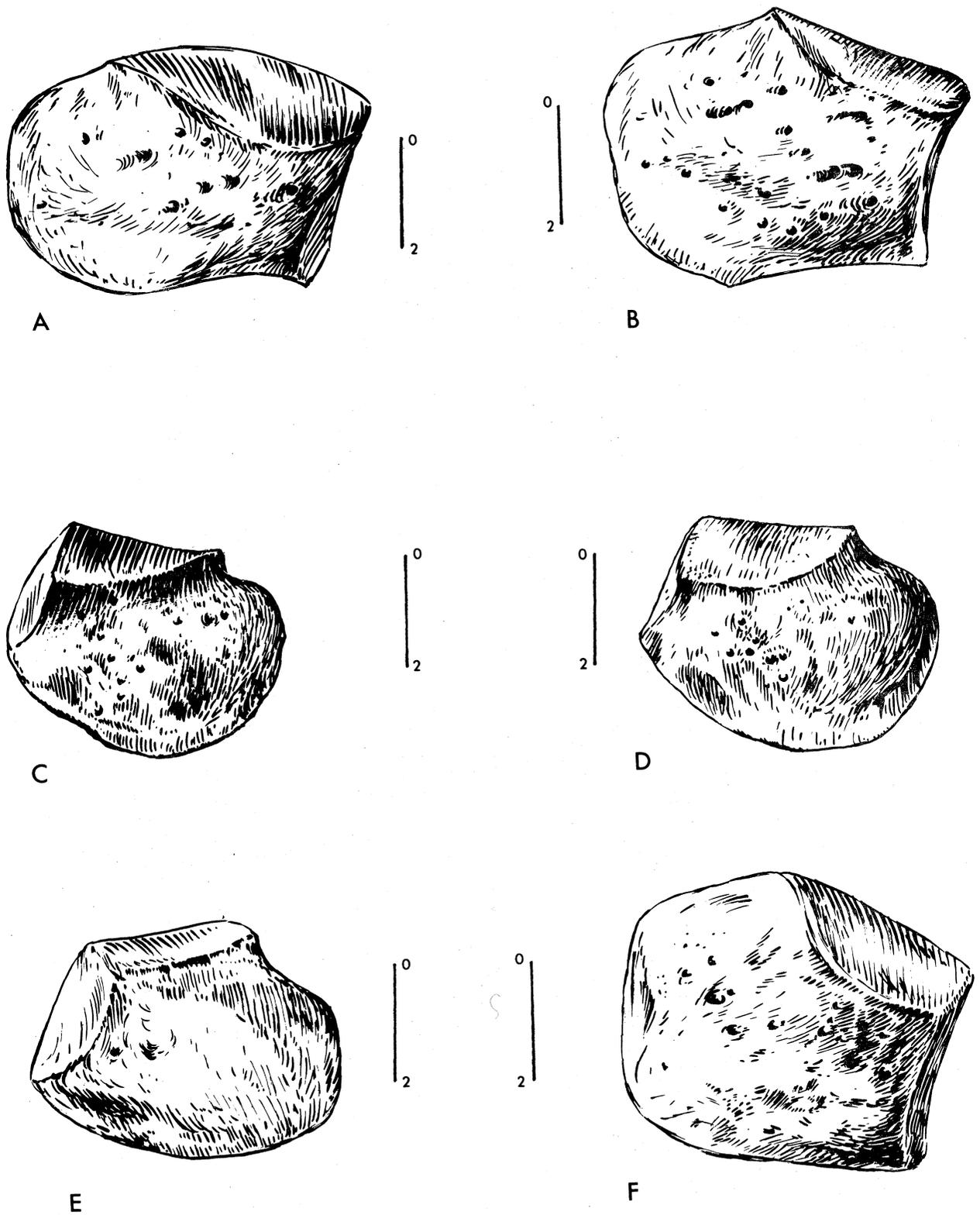


Fig. 38 — Onciformes des rhinocéros du Miocène supérieur, vue antérieure.

A et B : *A. tetradactylum*, Sansan, Fac. Catho. Toulouse, deux formes extrêmes d'après des schémas de terrain.

C : *A. simorreense*, Montredon, n° 210304 + 210175, ex Mtn 119, FSL

D : *A. incisivum*, Montredon, n° 210304, FSL

F : *D. schleiermacheri*, Can Llobateres, Mus. Sabadell, d'après un schéma de terrain

E : *D. sansaniensis*, Nombrevilla, Mus. Madrid, d'après un schéma de terrain

	<i>A. tetradactylum</i>					<i>D. sansaniensis</i>			
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	
L abs.	8	78,38	71 – 86,5	4,2907	5,4746	2	63,0	54,5 – 71,5	
L anat.	8	56,38	50,5 – 60	2,8877	5,1224	2	49,0	47 – 51	
I	8	58,56	55 – 63	2,8590	4,8820	2	54,25	52,5 – 56	
H	8	47,0	43,5 – 52	2,7516	5,8545	3	42,67	41,5 – 44,5	
Origine et conservation	Sansan (Mus. Toulouse, Fac. Catho. Toulouse, Mus. Bordeaux)					Sansan (Fac. Toulouse); Los Canalizos (Mus. Madrid); Nombrevilla (Mus. Madrid)			
	<i>A. incisivum</i>					<i>D. steinheimensis</i>			
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	valeur		
L abs.	11	75,68	68 – 85	5,0312	6,6479	1	74		
L anat.	11	56,45	52 – 63,5	3,9651	7,0236	1	55		
I	12	54,79	48 – 63	4,7885	8,7395	1	53,5		
H	12	42,88	38 – 47	3,1051	7,2423	1	43,5		
Origine et conservation	Eppelsheim (moulage Fac. Strasbourg); Höwenegg (Karlsruhe); Can Ponsic (Sabadell); Montredon (FSL)					Steinheim (BMNH)			
	<i>A. simorreense</i>					<i>D. schleiermachi</i>			
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	
L abs.	5	67,0	59 – 77,5	9,0069	13,4431	3	95,33	92 – 102	
L anat.	5	49,70	42 – 56	5,9329	11,9375	3	68,33	64 – 73	
I	7	47,36	43 – 51,5	3,2623	6,8888	3	69,67	63 – 74	
H	7	38,93	34 – 44	3,8452	9,8776	3	53,33	52 – 54,5	
Origine et conservation	Simorre (BMNH); La Grive (ML); Arroyo del Val (Utrecht); La Cisterniga (Mus. Madrid); Montredon (FSL)					Can Llobateres (Sabadell); Luberon (MNHN)			
	<i>D. pachygnathus</i>					<i>Brachypotherium</i>			
	n	moyenne	mini-maxi			n	valeur		
L abs.	2	95,75	95 – 96,5			1	100		
L anat.	2	71,75	69,5 – 74						
I	2	71,0	71 – 71			1	65		
H	1	47				1	63,5		
Origine et conservation	Pikermi (Mus. Turin, Mus. Toulouse)					Steinheim (BMNH)			

Tabl. 60 — Dimensions comparées des oncifomes des rhinocéros du Miocène supérieur.

La face antérieure (fig. 38 A et B) est nettement plus haute du côté latéral que du côté médial ; son bord distal est convexe dans sa moitié latérale et déprimé dans sa moitié médiale. Le bord latéral est convexe, souvent même globuleux dans son angle supérieur.

L'articulation médiale est grande, à contour trapézoïdal. Elle peut occuper parfois toute la hauteur de la face.

En vue supérieure il y a contact entre la facette pour le pyramidal et la facette pour le Mc V, mais ce contact se situe bien en arrière du bord antérieur de la face proximale.

B. Klaitz (1973, p. 320-321) écrit que l'angle supéro-externe de la face antérieure est régulièrement oblique entre la facette pour le pyramidal et la facette pour le Mc V ; pour ma part j'observe à ce niveau une dépression qui précède le renflement globuleux dont j'ai parlé plus haut.

J. Santafé (1978, p. 442) note à titre de caractère générique que la limite postérieure de l'articulation proximale est courbe chez Aceratherium.

+ A. incisivum :

Les dimensions sont un peu plus faibles que dans l'espèce précédente (tabl. 60) et les proportions sont assez voisines, la largeur représentant 72,4 % et la hauteur 56,7 % de la longueur absolue moyenne.

La face antérieure (fig. 38 D) est plus haute du côté latéral que du côté médial ; son bord distal est nettement et régulièrement convexe ; l'angle supéro-latéral de la face est arrondi.

L'articulation médiale est assez grande, à contour trapézoïdal, avec un bord postérieur pouvant être droit ou arrondi.

En face supérieure le contact de la facette pour le pyramidal et de la facette pour le Mc V se fait comme dans l'espèce précédente, bien en arrière du bord antérieur de la face. La limite postérieure de l'articulation proximale a un dessin assez variable (elle est plus ou moins décalée en arrière du côté médial) mais toujours courbe.

+ A. simorrense :

L'os est plus petit que pour les deux espèces précédentes et ses proportions sont différentes (tabl. 60) : la largeur représente 70,7 % et la hauteur 58,1 % de la longueur absolue moyenne.

La face antérieure (fig. 38 C) est un peu plus haute du côté latéral que du côté médial ; son bord distal est irrégulièrement convexe, avec souvent un pan coupé du côté médial ; le bord latéral porte une forte convexité dans sa partie supérieure.

L'articulation médiale est vaste, à contour triangulaire. En vue supérieure le contact de la facette pour le pyramidal et de la facette pour le Mc V se fait en arrière du bord antérieur de la face, comme pour les espèces précédentes.

+ D. sansaniensis :

Les dimensions et proportions de l'onciforme sont bien distinctes de celles du genre précédent : pour une longueur voisine de celle de A. simorrense (tabl. 60) l'os est relativement plus large (86,1 % de la longueur) et plus haut (67,7 %).

La face antérieure est un peu plus haute du côté latéral que du côté médial (fig. 38 E) mais cette différence de hauteur est moins nette que pour les espèces précédentes ; le bord distal est faiblement et régulièrement convexe ; l'angle supéro-latéral est échancré.

L'articulation médiale est haute, presque rectangulaire, peu étendue d'avant en arrière.

En vue supérieure il y a contact entre les facettes pour le pyramidal et pour le Mc V.

B. Klaitis (1973, p. 320-321) signale l'existence d'un renflement au niveau de l'angle latéro-supérieur de la face antérieure, correspondant au contact de la facette pour le pyramidal avec la facette pour le Mc V ; ce renflement me paraît en fait beaucoup plus évident chez les acérathères, où il est très net à côté du contact des deux facettes.

+ D. steinheimensis :

Le seul oncifforme qu'après étude je puisse attribuer à cette espèce ne me paraît pas pouvoir être déterminé en toute certitude : par ses dimensions cet os (provenant de Steinheim) rappelle un petit A. tetradactylum (tabl. 60) avec une largeur atteignant 72,3 % et une hauteur 58,3 % de la longueur absolue. Toutefois les caractères qualitatifs (forme de la face antérieure et allure de l'articulation médiale) sont plus conformes au genre Dicerorhinus.

+ D. schleiermachi :

L'os est de grande taille (tabl. 60) et se situe près des Rh. sondaicus actuels, entre les moyennes des D. bicornis et C. simum. La largeur représente 73,1 % et la hauteur 58,8 % de la longueur absolue moyenne.

La face antérieure (fig. 38F) est à peine plus haute du côté latéral que du côté médial ; son bord distal est presque rectiligne.

L'articulation médiale est haute, à contour elliptique et peu étendue d'avant en arrière : le grand axe de cette facette est plus vertical que pour les acérathères.

+ D. pachygnathus :

L'oncifforme est en moyenne encore plus gros que celui de D. schleiermachi, mais avec des proportions bien différentes (tabl. 60) : la largeur représente 74,2 % et la hauteur 49,1 % de la longueur absolue moyenne.

En vue de face le bord proximal montre que la facette pour le pyramidal est très oblique, avec comme conséquence une hauteur latérale bien supérieure à la hauteur médiale (Gaudry, 1862-67, pl. XXVIII fig. 5).

Ce même auteur a relevé (1862, p. 189) une "épaisseur" intermédiaire entre celles des deux espèces africaines actuelles.

+ Brachypotherium :

L'oncifforme est grand, large et haut (tabl. 60). Les proportions sont très particulières puisque largeur et hauteur représentent respectivement 65 et 63,5 % de la longueur.

O. Roger (1900, p. 22) a remarqué que les facettes pour le pyramidal et le Mc V sont plus plates que pour les autres espèces. B. Klaitis (1973, p. 320-321) a noté que les facettes pour le Mc IV et le Mc V sont distinctes, la première étant plate et étroite dans le sens vertical.

F. Le métacarpe

a) Le Mc II (fig. 39 et 40, tableau 61)

Principales figurations récentes :

B. Klaits, 1973, pl. 4 fig. 3 à 6 pour A. tetradactylum et D. sansaniensis.

K. Heissig, 1976, fig. 31 pour A. simorreense.

Matériel :

A. tetradactylum : 2 dont 1 complet

A. incisivum : 2

A. simorreense : 2

A. schleiermachersi : 2 dont 1 complet

D. pachygnathus : 5

Les origines et lieux de conservation sont précisés dans le tableau 61.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Le Mc II est proche par sa longueur et plusieurs autres dimensions de celui de D. bicornis (tabl. 61). Le diamètre transversal proximal maximal représente 23,1 % de la longueur, le diamètre transversal de la diaphyse 22,4 % et le diamètre transversal distal maximal 27,1 %.

L'exemplaire de Sansan figuré par B. Klaits (1973, pl. 4, fig. 3 et 6) correspond parfaitement au matériel que j'ai étudié.

L'épiphyse proximale ne montre pas de tubérosité postérieure particulièrement développée.

L'articulation proximo-latérale n'est pas échancrée dans sa partie inférieure, et la plus distale des deux facettes est donc d'un seul tenant. Cette facette est bien plus basse que la facette proximale dont elle se distingue très bien sur toute sa longueur.

La section de la diaphyse (fig. 40 A) dessine une ellipse assez régulière dotée d'une petite crête sur le bord latéral.

B. Klaits (1973, p. 321) a noté que l'articulation proximo-latérale avec le Mc III est faite d'une seule facette faiblement convexe, et que sur la face médiale de l'épiphyse proximale il n'y a pas d'articulation distincte pour le trapèze.

+ A. incisivum :

Le Mc II est nettement plus petit et trapu que dans l'espèce précédente, la longueur maximale observée restant très légèrement inférieure à celle des plus petits D. sumatrensis (tabl. 61). Les trois diamètres transversaux pris en exemple représentent respectivement 29 %, 27,4 % et 29,6 % de la longueur.

Rappelons que J. J. Kaup (1834, p. 57 et pl. XV fig. 5) en signale un exemplaire à épiphyse proximale abîmée ; les deux dimensions qu'il donne (dont la longueur) et que j'ai vérifiées sur un moulage déposé à l'Université de Strasbourg correspondent bien au matériel que j'ai vu par ailleurs.

<i>A. tetradactylum</i>				<i>A. incisivum</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi
L	2	147,5	147 – 148	2	124,0	120,5 – 127,5
DT prox. artic.	1	32		2	34,5	33 – 36
DT prox. maxi.	1	34		2	36,0	33 – 39
DAP prox.	1	40		2	29,75	29,5 – 30
DT dia.	1	33		2	34,0	32 – 36
DAP dia.	1	21,5		2	17,5	17 – 18
DT maxi dist.	1	40		2	36,75	36 – 37,5
DT artic. dist.	1	36		2	34,5	34 – 35
DAP dist.	1	38,5		2	34,0	32 – 36
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse); Polinya (Mus. Conc. Barcelone)			Höwenegg (Karlsruhe)		

<i>A. simorrense</i>				<i>D. schleiermacheri</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi
L	2	117,75	107 – 128,5	1	171	
DT prox. artic.	2	24,75	22,5 – 27	2	42,5	40 – 45
DT prox. maxi.	1	32		2	42,5	40 – 45
DAP prox.	2	30	27 – 33	1	44	
DT dia.	2	28,0	25,5 – 30,5	2	37,25	34 – 40,5
DAP dia.	2	17,0	14 – 20	2	20,75	18,5 – 23
DT maxi dist.	2	31,5	30 – 33	1	40	
DT artic. dist.	2	29,0	26 – 32	1	39	
DAP dist.	2	31,0	29 – 33	1	40	
Origine et conservation	Relea (Mus. Madrid); Los Valles de Fuentiduena (Ec. Mines Madrid)			Lyon Croix-Rousse (ML); Luberon (MNHN)		

<i>D. pachygnathus</i>			
	n	moyenne	mini-maxi
L	5	156,30	147 – 163
DT prox. artic.	5	41,60	37 – 47
DT prox. maxi.	5	47,0	43 – 51,5
DAP prox.	4	45,5	40 – 52
DT dia.	5	40,30	33,5 – 44,5
DAP dia.	5	25,0	24 – 26
DT maxi dist.	5	48,10	40 – 52
DT artic. dist.	5	42,90	34,5 – 48,5
DAP dist.	5	41,80	39,5 – 44
origine et conservation	Pikermi (ML, Mus. Montbéliard, Mus. Toulouse, Florence, Bologne)		

Remarque : *D. pachygnathus* est la seule espèce justifiant un calcul statistique. Ce calcul a été fait mais n'est pas donné car l'échantillon ne provient pas d'Europe Occidentale et les échantillons des autres espèces ne sont pas suffisants pour permettre une comparaison.

Tabl. 61 – Dimensions comparées des Mc II des rhinocéros du Miocène supérieur.

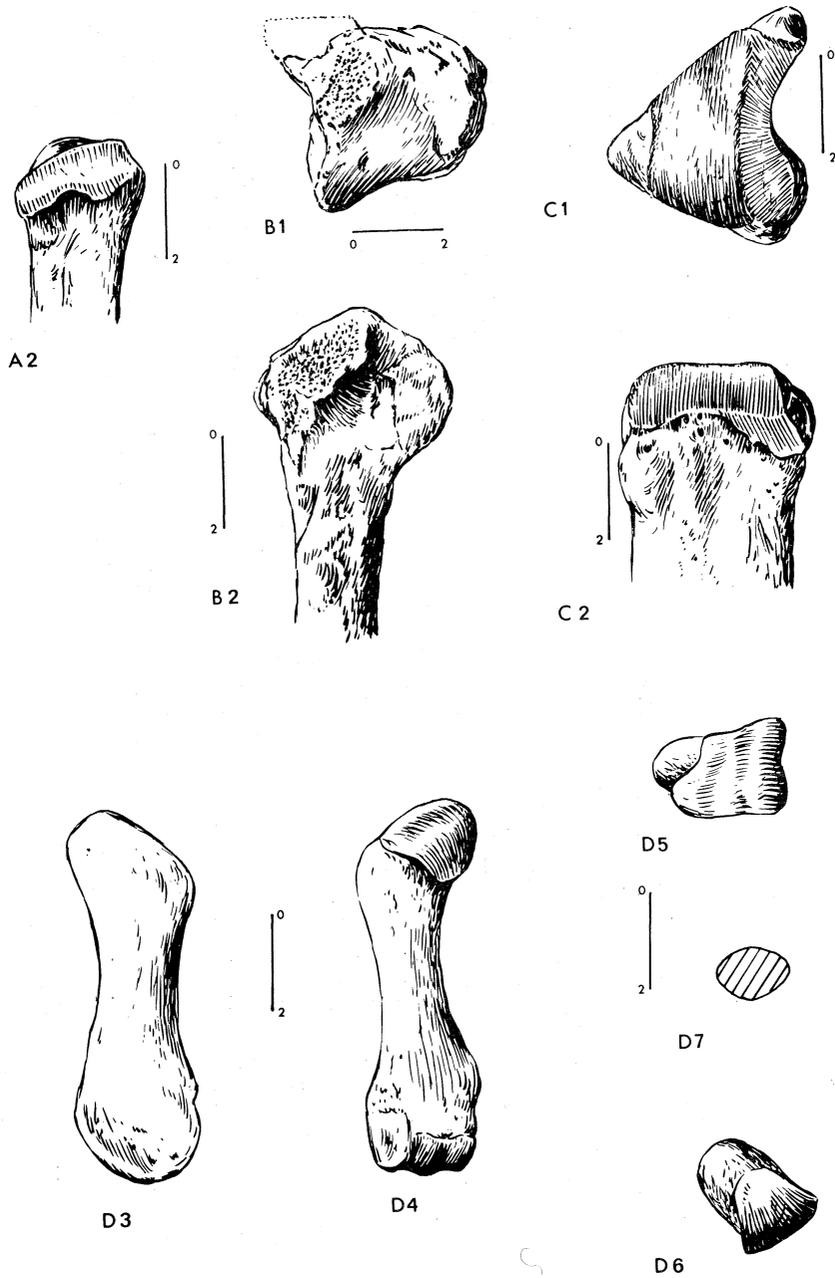


Fig. 39 — Mc II des rhinocéros du Miocène supérieur, (A-C), vue proximale (1) et latérale (2) ; Mc V de *A. tetradactylum* (D).

A : *A. simorrense*, Relea, Mus. Madrid, d'après un schéma de terrain

C : *D. pachygnathus*, Pikermi, Mus. Toulouse, d'après un schéma de terrain

B : *D. schleiermacheri*, Lyon-Croix Rousse, n° CR 17 + 18, ML

D : *A. tetradactylum*, Sansan, Fac. Catho. Toulouse, d'après des schémas de terrain :

- 3. vue de face
- 4. vue postéro-latérale
- 5. articulation distale (avant vers le haut)
- 6. articulation proximale (avant vers le haut)
- 7. section de la diaphyse

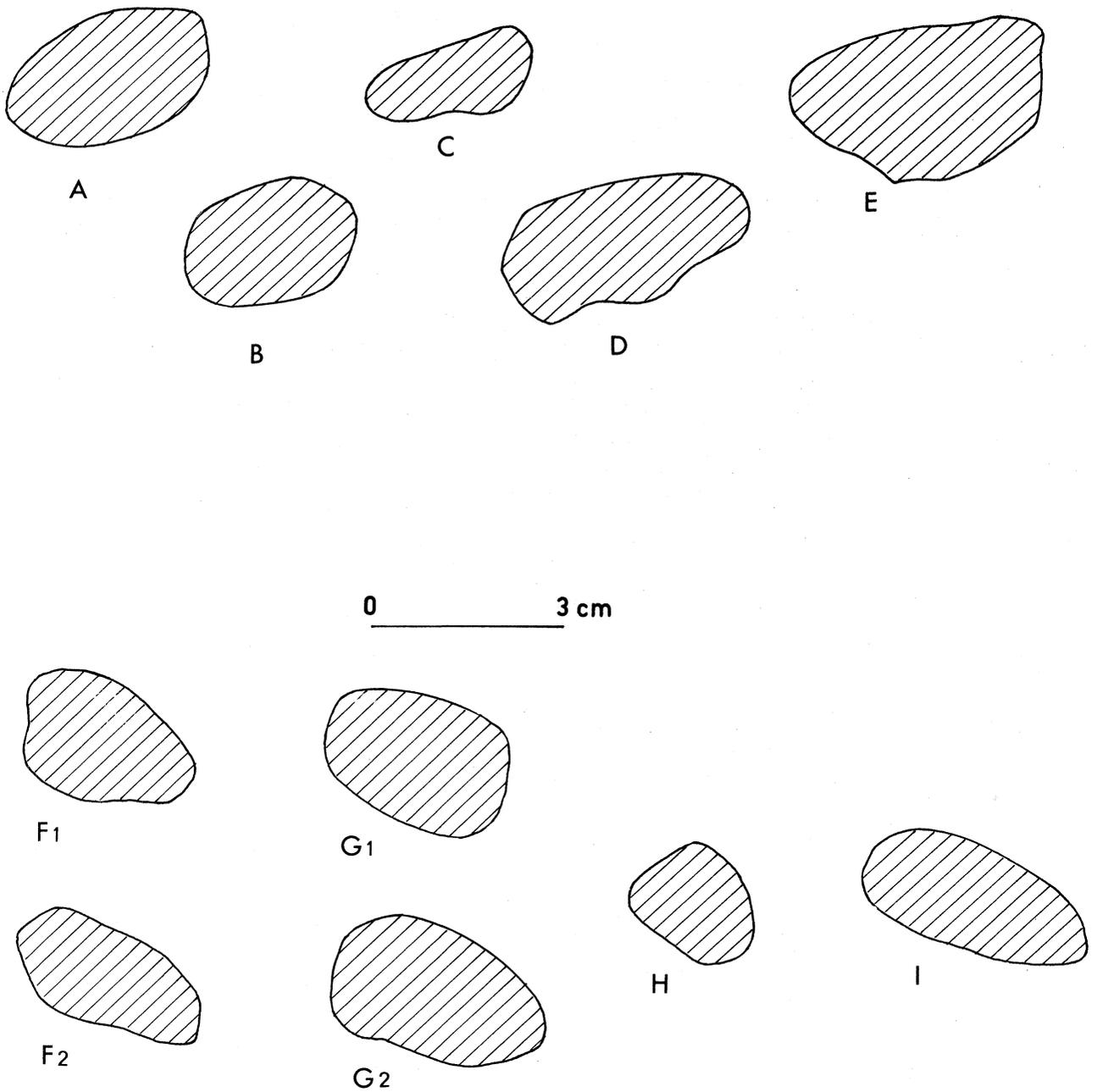


Fig. 40 – Sections médianes des diaphyses des Mc II (A-E) et des Mc IV (F-I) des rhinocéros du Miocène supérieur. (tous dessinés à gauche)

Mc II de

A : *A. tetradactylum*, Polynia (Barcelone)

B : *A. incisivum*, Oppenheim (moulage Univ. Strasbourg)

C : *A. simorreense*, Relea (Mus. Madrid)

D : *D. schleiermacheri*, Lyon-Croix Rouse (ML)

E : *D. pachygnathus*, Pikermi (Mus. Montbéliard)

Mc IV de

F : *A. tetradactylum*

1 : Sansan (Fac. Catho. Toulouse)

2 : Sansan (Fac. Catho. Toulouse)

G : *A. incisivum*

1 : Budenheim (moulage Univ. Strasbourg)

2 : Can Llobateres (Mus. Sabadell)

H : *A. simorreense*, La Cisterniga (Mus. Madrid)

I : *D. pachygnathus*, Pikermi (Mus. Montbéliard)

Les caractères qualitatifs, y compris la section de la diaphyse (fig. 40B) sont proches de ceux de A. tetradactylum. J. Santafé (1978, fig. 29) donne aussi deux exemples de section de diaphyse. J. Santafé (1978, p. 442) considère comme caractères typiques du genre et différenciants de Dicerorhinus l'articulation proximo-latérale dotée d'une nette séparation en deux facettes superposées chez Aceratherium, avec une facette inférieure s'étendant tout le long de la face et ne se rétrécissant pas en son milieu.

+ A. simorreense :

Le Mc II est en moyenne plus petit que celui de l'espèce précédente (tabl. 61), et relativement moins trapu : les trois diamètres transversaux pris en exemple représentent respectivement 27,2 %, 23,8 % et 24,7 % de la longueur.

Il n'y a pas de tubérosité postérieure bien développée à l'épiphyse proximale.

L'articulation proximo-latérale (fig. 39 A 2) est faiblement échancrée au milieu de son bord distal (l'échancrure est beaucoup plus nette sur la pièce turque figurée par K. Heissig en 1976 fig. 31 c), ce qui rétrécit sans la couper la facette pour le Mc III. La distinction de cette facette d'avec celle pour le magnum qui la surmonte est beaucoup moins évidente que chez les deux acérathères précédents. K. Heissig (1976, p. 76) écrit d'ailleurs que la distinction des deux facettes n'est pas possible. Le même auteur reconnaît en face médiale une facette triangulaire pour le trapèze.

En face supérieure l'articulation proximale est large et peu allongée, avec son point le plus antérieur décalé médialement mais guère plus en arrière que le point le plus antérieur de l'épiphyse : c'est d'ailleurs ce que montre la fig. 31 a de K. Heissig.

La section de la diaphyse (fig. 40 C) dessine un trapèze avec un bord antérieur rectiligne oblique, un bord postérieur faiblement déprimé, un bord latéral épais, un bord médial plus mince et fortement convexe. Ici mes observations diffèrent de celles de K. Heissig, qui (p. 76) trouve sur son matériel turc une diaphyse très aplatie.

+ D. sansaniensis (pour mémoire) :

D'après B. Klaitz (1973, p. 321 et pl. 4) l'os est un peu plus long que celui de A. tetradactylum. L'articulation proximo-latérale comprend une facette proximale allongée sur toute la profondeur de l'os et une facette distale pour le Mc III, coupée en deux par une échancrure médiane, plus haute dans sa partie antérieure et aussi haute dans sa partie postérieure que la facette proximale ; la partie antérieure est plus grande que la postérieure.

Médialement, il existe une facette pour le trapèze.

+ D. schleiermacheri :

Le Mc II est aussi long que celui d'un Rh. unicornis de taille à peine inférieure à la moyenne (tabl. 61) mais il est moins puissant : les trois diamètres transversaux de référence représentent respectivement 24,9 %, 21,8 % et 23,4 % de la longueur.

La tubérosité postérieure de l'épiphyse proximale est médiocrement développée (fig. 39 B 1).

L'articulation proximo-latérale (fig. 39 B 2) est très fortement échancrée dans le milieu de son bord distal ; il y a donc deux facettes distales pour le Mc III, plus hautes que la facette proximale pour le magnum qui est continué d'avant en arrière mais bien rétrécie en son milieu. La distinction des facettes pour le Mc III d'avec la facette proximale est peu évidente, surtout en arrière.

En face médiale existe une très petite facette pour le trapèze, peu délimitée proximale-ment, assez analogue à celle qu'on observe chez Rh. sondaicus mais plus longue.

En face supérieure (fig. 39 B 1) l'articulation proximale est allongée et pas très large, avec des dimensions et proportions voisines de celles de Rh. sondaicus. Le point le plus antérieur de l'articulation paraît décalé de façon analogue par rapport au point le plus antérieur de l'épi-physe.

La section de la diaphyse (fig. 40 D) est trapézoïdale avec un bord antérieur rectiligne, un bord postérieur plus ou moins ondulé, un bord latéral plus mince que le bord médial. Rappelons que A. Gaudry a donné (1874, pl. IV fig. 5) une figure des trois métacarpiens en vue de face, mais qu'elle est trop réduite pour être utilisable.

+ D. pachygnathus :

Beaucoup plus court et plus massif que celui de l'espèce précédente (tabl. 61) le Mc II a des dimensions et proportions voisines de celles de C. simum. Les trois diamètres transversaux de référence représentent respectivement 30,1 %, 25,8 % et 30,8 % de la longueur moyenne.

L'épiphyse proximale montre (fig. 39 C 1) un fort développement de sa tubérosité postérieure.

L'articulation proximo-latérale (fig. 39 C 2) est échancrée sur son bord distal par un U large et profond. La facette distale ne se distingue de la facette proximale qu'en avant de l'échancrure, elle est relativement petite et pas plus haute que la proximale.

En face supérieure (fig. 39 C 1) l'articulation proximale est large, peu allongée, avec son point le plus antérieur bien en arrière du point le plus antérieur de l'épiphyse.

La section de la diaphyse (fig. 40 E) est pentagonale, épaisse, avec un bord antérieur presque rectiligne et un bord postérieur fortement convexe.

b) Le Mc III (fig. 41 et 42, tableau 62)

Principales figurations récentes :

B. Klaitis, 1973, pl. 4 fig. 1 et 2 pour A. tetradactylum et D. sansaniensis.

J. Santafé, 1978, pl. VI fig. 1 pour A. incisivum et pl. XIX fig. 1 pour D. schleiermacheri.

Matériel :

A. tetradactylum : 5

A. incisivum : 4

A. simorreense : 3 dont 2 complets

D. sansaniensis : 1

D. schleiermacheri : 5 dont 4 complets

D. pachygnathus : 7 dont 5 complets

Les origines et lieux de conservation sont précisés dans le tableau 62.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os a des dimensions voisines de celles du D. sumatrensis actuel avec une diaphyse plus étendue d'avant en arrière et une articulation distale plus grande (tabl. 62). Les quatre diamètres transversaux (de l'épiphyse proximale, de la diaphyse, maximal distal et articulaire

<i>A. tetradactylum</i>						<i>A. incisivum</i>			
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	
L	5	168,70	151 – 181	11,7005	6,9653	4	154,63	139,5 – 174	
DT prox.	5	54,30	51 – 59,5	3,4568	6,3662	4	52,38	50 – 56,5	
DAP prox.	5	44,60	41 – 47,5	2,3291	5,2223	4	43,38	40 – 45,5	
DT dia.	5	45,70	43 – 49	2,3345	5,1083	4	45,63	42 – 48,5	
DAP dia.	5	20,40	18,5 – 24,5	2,5099	12,3038	4	18,75	16 – 21,5	
DT maxi. dist.	5	54,90	49,5 – 59,5	4,2632	7,7654	4	56,13	53 – 60,5	
DT artic. dist.	5	47,90	46 – 52	2,4849	5,1877	4	46,25	38,5 – 51,5	
DAP dist.	5	42,60	40 – 44,5	1,8506	4,3443	4	39,67	38 – 42,5	
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse);Steinheim (Utrecht);Polinya (Mus. Conc. Barcelone)					Eppelsheim (moulage BMNH); Höwenegg (Karlsruhe);Can Ponsic (Sabadell);Montredon (ML)			
<i>D. schleiermacheri</i>						<i>A. simorreense</i>			
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	
L	4	193,50	181 – 204			2	117,75	117,5 – 118	
DT prox.	4	63,50	58,5 – 69			3	42,0	40,5 – 43	
DAP prox.	4	51,0	49 – 52			3	36,83	36,5 – 37,5	
DT dia.	5	55,10	49,5 – 60	4,6957	8,5222	2	35,25	35 – 35,5	
DAP dia.	5	23,70	22 – 25,5	1,2549	5,2953	2	14,75	14,5 – 15	
DT maxi. dist.	4	63,63	61 – 69			2	43,25	42,5 – 44	
DT artic. dist.	4	52,75	49 – 56			2	38,75	38,5 – 39	
DAP dist.	4	47,63	46,5 – 49			2	31,50	30,5 – 32,5	
Origine et conservation	Eppelsheim (moulage Fac. Strasbourg);Can Llobateres (Sabadell);Concud (Sabadell);Luberon (MNHN).					Manchones (Utrecht);La Cister-niga (Mus. Madrid)			
<i>D. pachygnathus</i>						<i>D. sansaniensis</i>			
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	valeur		
L	5	188,40	182 – 198	6,8044	3,6116	1	166		
DT prox.	2	63,25	62,5 – 64			1	54		
DAP prox.	4	53,50	52 – 55			1	40,5		
DT dia.	7	62,50	59 – 67	2,8136	4,5018	1	45,5		
DAP dia.	7	24,43	22 – 26,5	1,8126	7,4202	1	20,5		
DT maxi. dist.	6	70,50	66,5 – 74	2,5495	3,6163	1	50		
DT artic. dist.	6	55,08	52 – 57	2,1075	3,8260				
DAP dist.	6	46,92	45 – 50	2,3327	4,9720	1	42		
Origine et conservation	Pikermi (Mus. Montbéliard, ML, Mus. Bordeaux, Mus. Toulouse, Florence, Turin)					Sansan (FSL)			

Tabl. 62 – Dimensions comparées des Mc III des rhinocéros du Miocène supérieur.

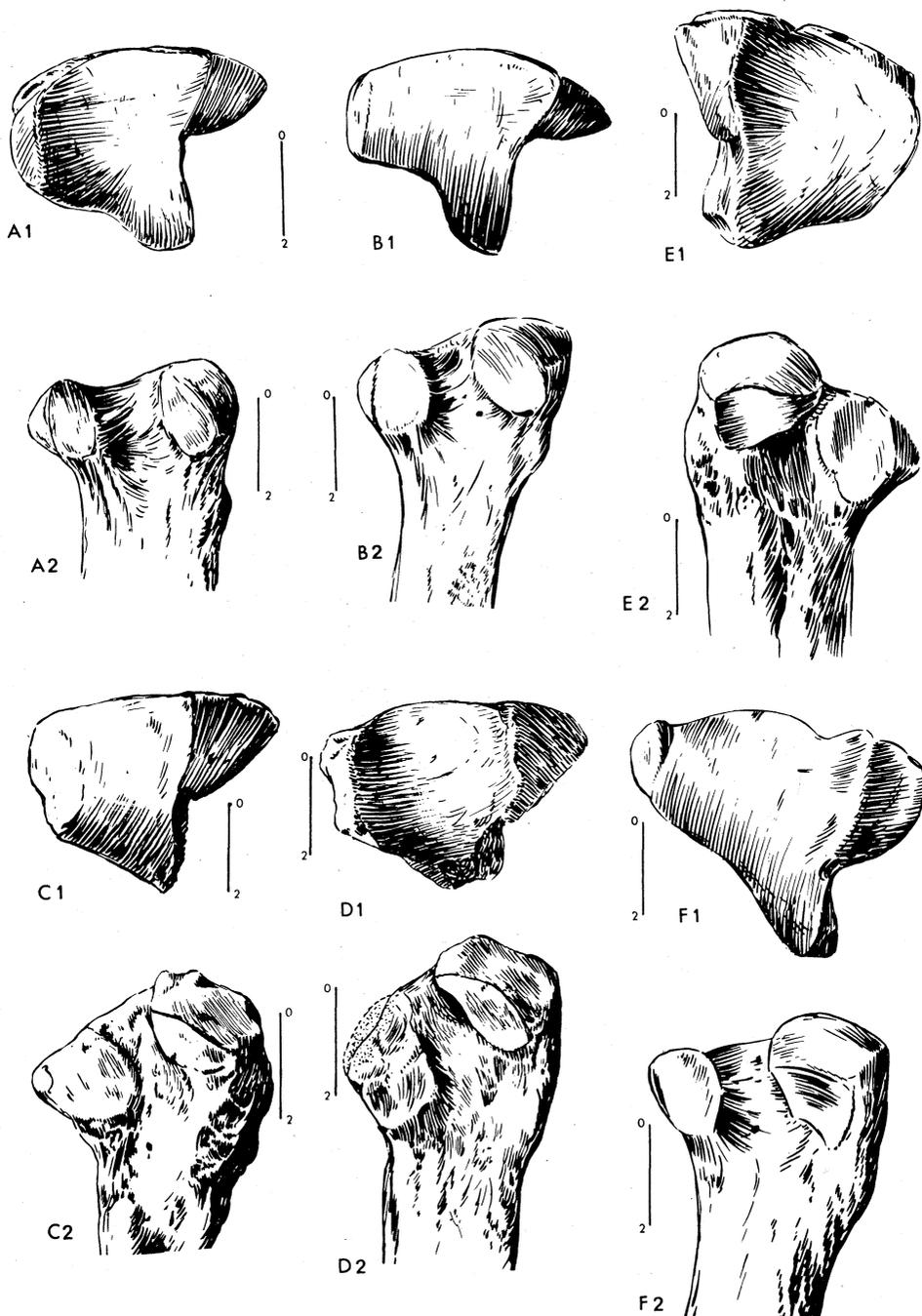


Fig. 41 — Mc III des rhinocéros du Miocène supérieur. Vue proximale (1) et vue latérale (2) de l'épiphyse proximale.

A : *A. tetradactylum*, Sansan, Fac. Catho.
Toulouse, d'après un schéma de terrain
C : *A. incisivum*, Montredon, n° MR 39, ML
E : *D. schleiermacheri*, Eppelsheim, moulage
Univ. Strasbourg

B : autre individu de la même espèce, même origine,
même conservation
D : *D. sansaniensis*, Sansan, n° 2271, FSL
F : *D. pachygnathus*, Pikermi, Mus. Montbéliard

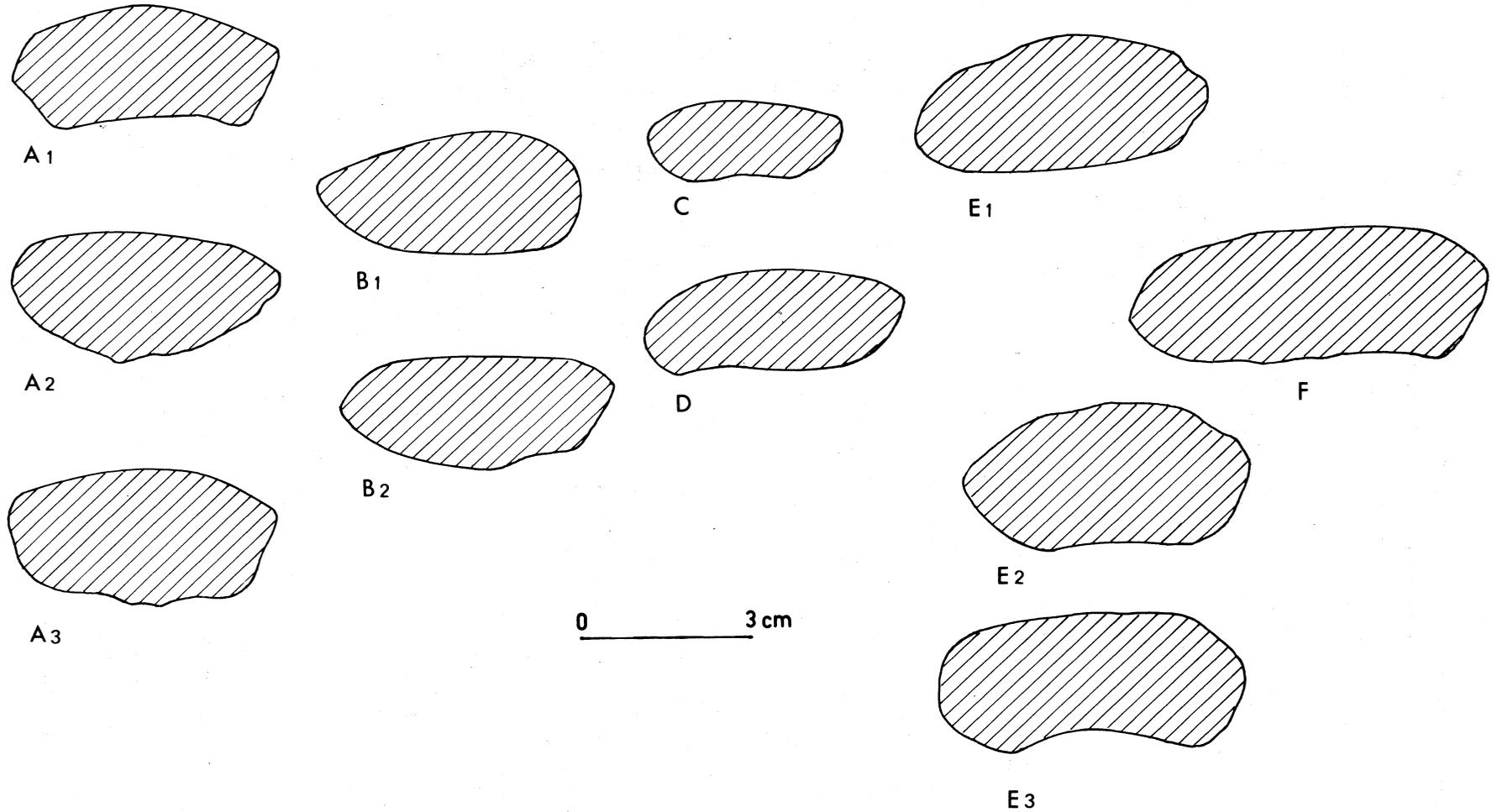


Fig. 42 – Sections médianes des diaphyses des Mc III des rhinocéros du Miocène supérieur.

A : *A. tetradactylum*

1 : Sansan (Fac. Catho. Toulouse)

2 : Steinheim (Utrecht)

3 : Polinya (Mus. Sem. Concil. Barcelone)

D : *D. sansaniensis*, Sansan, (FSL)

F : *D. pachygnathus*, Pikermi (Montbéliard)

B : *A. incisivum*

1 : Eppelsheim (BMNH)

2 : Montredon (FSL)

C : *A. simorreense*, La Cisterniga (Mus. Madrid)

E : *D. schleiermacheri*

1 : Eppelsheim (moulage Univ. Strasbourg)

2 : Can Llobateres (Sabadell)

3 : Concud (Sabadell)

distal) représentent respectivement 32,2 %, 27,1 %, 32,6 % et 28,4 % de la longueur moyenne. Les coefficients de variation sont normaux à l'exception de celui du DAP de la diaphyse, qui est très élevé.

L'articulation proximale (fig. 41 A 1 et B 1) est bien élargie transversalement avec un bord antérieur faiblement convexe.

En vue latérale de l'épiphyse proximale (fig. 41 A 2 et B 2) la facette articulaire la plus antérieure est nettement plus vaste que la facette postérieure. La facette antérieure est à contour pentagonal et sa partie distale est plus réduite que sa partie proximale.

La facette postérieure est plus haute que large, avec un contour ovalaire.

La section de la diaphyse (fig. 42 A) est trapézoïdale : la grande base du trapèze est la face antérieure, régulièrement convexe, et la petite base est la face postérieure, régulièrement concave.

B. Klaitis (1973, p. 322) a remarqué que la facette postérieure de la face latérale de l'épiphyse proximale se distingue de celle de D. sansaniensis par son bord supérieur rectiligne et son extension antéro-postérieure plus importante.

+ A. incisivum :

Le Mc III est un peu plus petit que dans l'espèce précédente, avec une diaphyse plus comprimée mais plus élargie distalement (tabl. 62). Les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 33,9 %, 29,5 %, 36,3 % et 29,9 % de la longueur moyenne.

L'articulation proximale (fig. 41 C 1) est fortement élargie avec un bord antérieur très faiblement convexe.

L'articulation proximo-latérale (fig. 41 C 2) comporte une facette antérieure beaucoup plus vaste que la postérieure. Cette facette antérieure a un contour en ellipse à grand axe oblique vers l'avant et le bas ; sa partie proximale est un peu plus importante que sa partie distale et les deux parties font entre elles, en avant, un angle légèrement obtus. La facette postérieure plus ou moins ovale est à peu près aussi large que haute. Son point le plus proximal se situe bien en dessous du point le plus proximal de la facette antérieure.

La section de la diaphyse (fig. 42 B) est bien différente de celle de A. tetradactylum : elle est grossièrement en ellipse avec un bord antérieur convexe, un bord postérieur plat ou faiblement convexe, un bord latéral épais et arrondi, un bord médial arrondi mais mince, presque tranchant.

J. Santafé (1978, p. 292) relève que, chez la forme particulière de Can Ponsic, la section de la diaphyse est plutôt elliptique, alors qu'elle est plutôt trapézoïdale dans la forme normale des autres gisements espagnols.

+ A. simorreense :

Le Mc III est beaucoup plus petit que celui de toutes les espèces actuelles (tabl. 62). Les quatre diamètres transversaux représentent en moyenne 35,7 %, 29,9 %, 36,7 % et 32,9 % de la longueur.

La diaphyse (fig. 42 C) est à section à peu près elliptique avec un bord antérieur convexe, un bord postérieur faiblement concave, un bord latéral et un bord médial arrondis.

+ D. sansaniensis :

L'os a des dimensions proches de la moyenne de A. tetradactylum avec une épiphyse

proximale plus courte et une diaphyse moins élargie distalement (tabl. 62). Les trois premiers diamètres transversaux représentent respectivement 32,5 %, 27,4 % et 30,1 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 41 D 1) a son bord antérieur irrégulièrement convexe ; elle est moins étendue en arrière que chez A. tetradactylum.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 41 D 2) la facette antérieure est beaucoup plus vaste que la postérieure. La partie proximale de la facette antérieure est beaucoup plus grande que la partie distale ; les deux parties font entre elles, en avant, un dièdre légèrement aigu. La facette postérieure située bien plus distalement est à contour ovale, et un peu plus haute que large.

La section de la diaphyse (fig. 42 D) est en ellipse à bord antérieur convexe, à bord postérieur en S aplati et à bords latéral et médial arrondis.

Bien que portant sur un matériel très réduit, mes observations confirment celles de B. Klaitz (1973, p. 322) quant à l'allure de la facette postérieure de l'articulation proximo-latérale (contour ovale, bord supérieur arrondi, faible développement antéro-postérieur) et à son intérêt pour distinguer D. sansaniensis de A. tetradactylum.

+ D. schleiermacheri :

Le Mc III est de grande taille et atteint les dimensions d'un petit Rh. unicornis ou d'un grand D. bicornis (tabl. 62). Les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 32,8 %, 28,5 %, 32,9 % et 27,3 % de la longueur moyenne.

L'articulation proximale (fig. 41 E 1) est bien étendue transversalement et d'avant en arrière, et il n'y a pas comme chez les acérathères prédominance très marquée du développement transversal sur le développement antéro-postérieur. Le bord antérieur est très légèrement convexe.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 41 E 2) la facette antérieure est nettement plus grande que la postérieure. Elle est triangulaire, sa partie proximale est un peu plus importante que sa partie distale et les deux parties font entre elles, en avant, un angle droit. La facette postérieure est ovale ou réniforme et plus haute que large. Elle se situe plus distalement que la facette antérieure et le décalage des niveaux est particulièrement fort sur un individu provenant de Conclud.

La diaphyse est à section épaisse, grossièrement elliptique, avec bord antérieur, bord latéral et bord médial régulièrement convexes, bord postérieur très faiblement convexe, plat ou légèrement concave (fig. 42 E).

A. Gaudry (1873, p. 25) notait que les proportions étaient analogues à celles de D. megarhinus pour une taille inférieure. En fait, s'il est plus court, le Mc III de D. schleiermacheri est plus trapu (voir chapitre III de la 3e partie).

+ D. pachygnathus :

L'os est un peu plus court que celui de D. schleiermacheri mais il est plus massif. Les dimensions sont proches de celles du C. simum actuel (tabl. 62). Les quatre diamètres transversaux représentent 33,6 %, 33,2 %, 37,4 % et 29,2 % de la longueur moyenne.

L'articulation proximale (fig. 41 F 1) est très large pour une extension antéro-postérieure moyenne. Son bord antérieur est irrégulièrement concavo-convexe.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 41 F 2) la facette antérieure très haute, à contour triangulaire, est beaucoup plus importante que la facette postérieure. La partie proximale de la facette antérieure est à peine plus haute que la partie distale mais est plus étendue d'avant en arrière. La facette postérieure est à contour triangulaire.

La diaphyse (fig. 42 F) a une section large et plate à bord latéral presque droit et bord médial arrondi.

c) Le Mc IV (fig. 40 et 43, tableau 63) }

Principales figurations récentes :

B. Klaits, 1973, pl. 5 fig. 1 à 6 pour A. tetradactylum, D. sansaniensis et B. brachypus.

Matériel :

A. tetradactylum : 4 dont 3 complets

A. incisivum : 3 dont 2 complets

A. simorreense : 2

D. sansaniensis : 1 incomplet

D. pachygnathus : 5

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 63.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est aussi long que chez D. bicornis mais les épiphyses et la diaphyse ont les diamètres voisins de ceux de D. sumatrensis (tabl. 63). Les quatre diamètres transversaux (respectivement de l'épiphyse proximale, de la diaphyse, maximal distal et articulaire distal) représentent 29 %, 20,8 %, 26,9 % et 27,6 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 43 A 1) est un triangle dont la plus grande base est le bord postérieur, qui est légèrement convexe avec un dessin en V très ouvert. La partie de l'articulation qui répond au Mc V est bien visible et à peu près individualisée parallèlement au bord postérieur et sur une bonne part de l'extension de celui-ci.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 43 A 2) l'écartement des facettes pour le Mc III est faible. La facette antérieure est basse et allongée avec un bord proximal peu oblique ; elle est plus longue que la facette postérieure et son point le plus distal se situe nettement en dessous du point le plus proximal de la facette postérieure. Cette dernière à un contour triangulaire et est un peu plus haute que longue.

La section de la diaphyse (fig. 40 F) est un triangle aux angles arrondis, plus ou moins aplati d'avant en arrière.

B. Klaits (1973, p. 322) a noté l'allure elliptique de la facette postérieure pour le Mc III et la faible distance qui la sépare de la facette antérieure ; elle signale aussi que, sur l'articulation proximale, une crête mousse individualise la partie pour le Mc V. Cette partie est légèrement concave alors que la partie pour l'onciforme est convexe d'avant en arrière et concave transversalement.

+ A. incisivum :

La taille est voisine de l'espèce précédente mais l'os est plus trapu (tabl. 63) : les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 30,6 %, 20,9 %, 27,2 % et 26 % de la longueur moyenne.

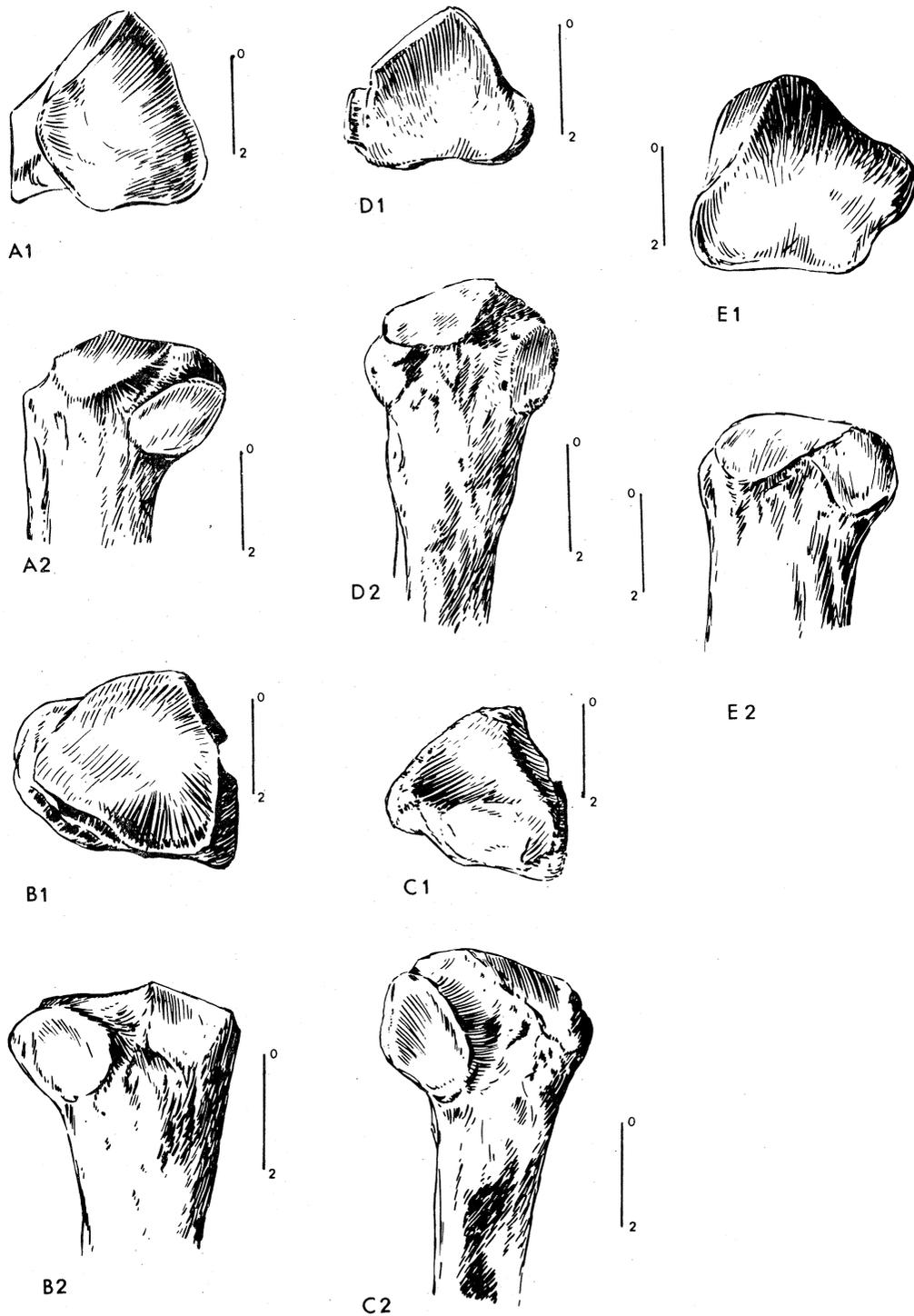


Fig. 43 — Mc IV des rhinocéros du Miocène supérieur, vues proximale (1) et médiale (2) de l'épiphyse proximale.

A : *A. tetradactylum*, Sansan, Mus. Bordeaux, d'après un schéma de terrain

B : *A. incisivum*, Eppelsheim, n° A 4, moulage Univ. Strasbourg

C : *A. incisivum*, Soblay, n° AA20, ML

D : *D. sansaniensis*, Sansan, FSL

E : *D. pachygnathus*, Pikermi, Mus. Montbéliard

	<i>A. tetradactylum</i>			<i>A. incisivum</i>			<i>A. simorreense</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	n	moy.	mini - maxi
L	3	144,50	142,5 – 146	2	144,5	141,5 – 147,5	2	99,50	98 – 101
DT prox.	4	41,88	38,5 – 46	3	44,17	39,5 – 48	2	32,75	32 – 33,5
DAP prox.	4	38,75	32 – 42	3	39,83	39 – 40,5	2	29,50	29,50
DT dia.	3	30,0	27,5 – 32,5	2	30,25	28 – 32,5	2	21,0	21
DAP dia.	3	21,0	19 – 22,5	2	25,0	24 – 26	2	20,25	20 – 20,5
DT maxi. dist.	3	38,83	37,5 – 40	2	39,25	39 – 39,5	2	25,75	25,5 – 26
DT art. dist.	3	39,83	36 – 43	2	37,50	36,5 – 38,5	2	25,0	24,5 – 25,5
DAP dist.	3	36,50	34 – 39	2	39,25	38,5 – 40	2	29,25	28 – 30,5
Origine et Conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Bordeaux); Polinya (Mus. Conc. Barcelone)			Eppelsheim (moulage Fac. Strasbourg); Can Llobateres (Sabadell); Soblay (ML)			La Cisterniga (Mus. Madrid)		
	<i>D. sansaniensis</i>			<i>D. pachygnathus</i>					
	n	valeur		n	moyenne	mini-maxi			
L				5	143,60	134 – 151			
DT prox.	1	34,5		5	47,40	43,5 – 50,5			
DAP prox.	1	36,5		5	40,80	37 – 45			
DT dia.				5	37,60	36 – 40			
DAP dia.				5	25,40	22 – 29			
DT maxi dist.				5	46,20	44 – 48			
DT art. dist.				5	43,20	38 – 47			
DAP dist.				5	40,50	39 – 43,5			
Origine et Conservation	Sansan (FSL)			Pikermi (ML, Mus. Montbéliard, Mus. Toulouse, Florence, Bologne).			Tabl. 63 – Dimensions comparées des Mc IV des rhinocéros du Miocène supérieur		

Remarque : Seul l'échantillon de *D. pachygnathus* permet un calcul statistique. Ce calcul n'est pas donné car aucun des éléments de l'échantillon ne provient d'Europe Occidentale, et aucune comparaison statistique n'est possible avec les autres espèces.

	<i>A. tetradactylum</i>			<i>A. incisivum</i>				
	n	moyenne	mini-maxi	n	valeur			
L	4	77,0	73,5 – 80,5	1	80			
DT prox.	4	22,63	21,5 – 24,5	1	21,5			
DAP prox.	4	23,0	20 – 25	1	30			
DT dia.	3	16,33	15 – 18	1	18,5			
DAP dia.	3	14,50	12,5 – 18	1	13,5			
DT maxi dist.	4	26,13	23 – 28,5					
DT artic. dist.	4	24,63	23 – 26	1	31			
DAP dist.	4	20,63	18,5 – 21,5	1	21,5			
Origine et Conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Toulouse, Fac. Toulouse).			Eppelsheim (moulage BMNH)		Tabl. 64 – Dimensions comparées des Mc V de <i>A. tetradactylum</i> et <i>A. incisivum</i> .		

L'articulation proximale (fig. 43 B 1 et C 1) est un triangle presque rectangle dont l'hypoténuse correspond au bord postérieur ; ce bord est irrégulier et peut se situer soit au même niveau que le bord postérieur de la diaphyse, soit en retrait de celui-ci : la facette pour le Mc V est souvent mal individualisée.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 43 B 2 et C 2) les deux facettes pour le Mc III sont assez largement écartées l'une de l'autre. La facette antérieure est plus ou moins développée d'avant en arrière (elle dessine un triangle allongé dont l'angle postérieur peut être coupé ou non) ; son bord supérieur est peu oblique, son point le plus distal est nettement plus bas que le point le plus proximal de la facette postérieure. Celle-ci est en triangle arrondi, elle est plus longue que haute ; sa longueur égale ou dépasse celle de la facette antérieure.

La section de la diaphyse (fig. 40 G) est en triangle ou en trapèze. Les angles sont toujours arrondis et le bord médial est toujours bien plus mince que le bord latéral.

J. Santafé (1978, p. 443) distingue les Mc IV des Aceratherium de ceux des Dicerorhinus contemporains essentiellement d'après la facette pour le Mc V, toujours plus importante dans le premier genre. Cela me paraît surtout vrai pour A. tetradactylum.

+ A. simorrense :

L'os est bien plus petit que celui de la plus petite des espèces actuelles (tabl. 63) ; il est toutefois relativement trapu puisque les quatre diamètres transversaux représentent 32,9 %, 21,1 %, 25,9 % et 25,1 % de la longueur moyenne.

La section de la diaphyse (fig. 40 H) est semi elliptique, relativement plus longue et plus étroite que pour les espèces précédentes.

+ D. sansaniensis :

Le seul Mc IV dont j'ai pu disposer est incomplet : c'est une épiphyse proximale dont les deux diamètres sont ceux d'un petit D. sumatrensis (tabl. 63).

L'articulation proximale (fig. 43 D 1) est en triangle isocèle avec un bord postérieur légèrement déprimé. La partie correspondant au Mc V est très mal individualisée car ne présentant pas de limite distincte avec la partie oncifformienne.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 43 D 2) l'écartement des facettes pour le Mc III est assez grand. La facette antérieure est longue et pas très haute, son bord supérieur est plus oblique que chez Aceratherium, son point le plus distal se situe un peu plus bas que le point le plus proximal de la facette postérieure. Celle-ci est bien plus haute que longue, à contour en ellipse large ou en rectangle arrondi ; sa longueur est bien inférieure à celle de la facette antérieure.

La section de la diaphyse est en ellipse régulière.

B. Klaitis (1973, p. 322) a insisté sur la forme de la facette postérieure pour le Mc III, sur sa distance à la facette antérieure et sur la partie répondant au Mc V de l'articulation proximale. Disposant d'un matériel plus important, elle reconnaît pour cette partie une limite avec la partie oncifformienne.

+ D. pachygnathus :

Le Mc IV est aussi long que celui d'un petit C. simum, mais en moins trapu (tabl. 63). Les quatre diamètres transversaux représentent 33 %, 26,2 %, 32,2 % et 30,1 % de la longueur.

L'articulation proximale en triangle irrégulier est très étendue transversalement pour une longueur relativement faible. Son angle antérieur est arrondi, son bord postérieur faible-

ment convexe dessine un V très ouvert (fig. 43 E 1). Il n'y a pas de distinction nette pour une partie répondant au Mc V.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 43 E 2), les deux facettes sont très proches ou au contact l'une de l'autre. La facette antérieure est en triangle très allongé, avec un bord supérieur très faiblement oblique, presque horizontal ; le bord distal se situe presque à mi-hauteur de la facette postérieure. Celle-ci, bien plus courte que l'antérieure, est à contour pentagonal et un peu plus haute que longue.

La section de la diaphyse (fig. 40 I) est une ellipse assez épaisse.

+ Brachypotherium (pour mémoire) :

B. Klaitis (1973, p. 322) décrit et figure celui d'un B. brachypus de Sansan : l'os est court et massif, avec une articulation proximale plane dépourvue de partie répondant au Mc V ; la facette postérieure pour le Mc III est rectangulaire, la facette antérieure a son bord proximal horizontal.

d) Le Mc V (fig. 39, tableau 64) :

Pour les rhinocéros de cette période cet os peut, selon les espèces, se présenter sous deux formes totalement différentes : chez A. tetradactylum et A. incisivum c'est un métapode à part entière, fonctionnel et articulé distalement avec la première phalange d'un doigt également fonctionnel. Chez les autres espèces (je ne puis rien dire quant à "Rhinocéros" cf. Prosantorhinus sp. D) c'est un très petit os conique, dépourvu d'articulation distale, dont le rôle fonctionnel est très réduit et témoignant d'une variabilité individuelle très grande. Dans ce cas, qui est aussi celui de tous les rhinocéros depuis le Pliocène jusqu'à l'actuel, le Mc V ne présente pas d'intérêt particulier et je ne l'ai donc pas étudié en détail.

Principales figurations récentes :

B. Klaitis, 1973, fig. 7, 8, 9 pour A. tetradactylum et D. sansaniensis.

Matériel :

A. tetradactylum : 4

A. incisivum : 1

Les origines et lieux de conservation sont précisés dans le tableau 64.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est mince et allongé (tabl. 64), élargi au niveau de ses épiphyses (fig. 39). L'épiphyse proximale (fig. 39 D6) porte une articulation triangulaire qui se prolonge sur son côté médial sans solution de continuité. La diaphyse a une section régulièrement elliptique (fig. 39 D7).

B. Klaitis interprète en 1973 (p. 322-323) l'articulation proximale comme un élément répondant à l'onciforme mais pas au Mc IV. Le même auteur écrit en 1972 que le rôle fonctionnel du cinquième métacarpien devait être plutôt réduit ; il devait être du même ordre que celui des rhinocéros tridactyles, à savoir de renforcer le Mc IV dont l'importance est très grande au début de chaque enjambée.

J'estime toutefois que le rôle du Mc V et du doigt qui lui fait suite était assez important, augmentant l'efficacité de la marche en terrain varié, comme P. Sondaar (1968) l'a montré au sujet de l'adaptation fonctionnelle des autopodes de Hipparion.

+ A. incisivum :

L'existence même d'un quatrième doigt fonctionnel dans cette espèce a fait couler beaucoup d'encre : J. J. Kaup l'a affirmée dès sa description détaillée en 1834 ; démenti par H. M. D. de Blainville, il réitérera en 1859 et 1862, notant au passage que si H. M. D. de Blainville détermine comme métapode de carnivore ce qu'il a décrit comme Mc V de A. incisivum, il se garde bien de préciser l'espèce de carnivore concernée. En 1859 il donne pl. II deux bonnes figurations de ce Mc V. J'ai étudié un moulage de cette pièce qui rappelle beaucoup son homologue chez A. tetradactylum, avec une longueur du même ordre mais des épiphyses encore plus volumineuses (tabl. 64). Ceci n'empêchera pas K. Heissig (1972, p. 59) de douter de l'existence de ce Mc V, alors que dès 1966 D. A. Hooijer (p. 153) en confirmait l'existence d'après une lettre à lui envoyée par H. Tobien et concernant les squelettes en connexion découverts à Höwenegg.

G) Le fémur (fig. 44, tableau 65)

Principales figurations récentes :

J. Santafé, 1978, pl. XI fig. 2 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 2 dont 1 complet

A. incisivum : 1

A. simorreense : 1 fragmentaire

D. schleiermacheri : 1

D. pachygnathus : 5 dont 4 complets ou sub-complets avec 2 non déformés.

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 65.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est grand, le seul entier que je connaisse étant plus long que la moyenne des D. bicornis et Rh. sondaicus, mais il est plus mince que chez ces espèces (tabl. 65). Le diamètre transversal proximal représente 35,6 % et les deux diamètres de l'épiphyse distale respectivement 27 % et 32,3 % de la longueur.

L'articulation distale (fig. 44 A) est franchement dissymétrique avec une lèvre médiale considérablement plus développée vers l'avant et vers le haut que la lèvre latérale. La poulie articulaire est étroite et sa section dessine un angle droit. Sur la face distale la lèvre latérale se prolonge un peu plus bas mais pas plus caudalement que la lèvre médiale.

L'épiphyse distale est élargie en arrière avec une tubérosité médiale bien développée.

+ A. incisivum :

L'os est un peu plus petit que celui de l'espèce précédente, sa longueur est identique

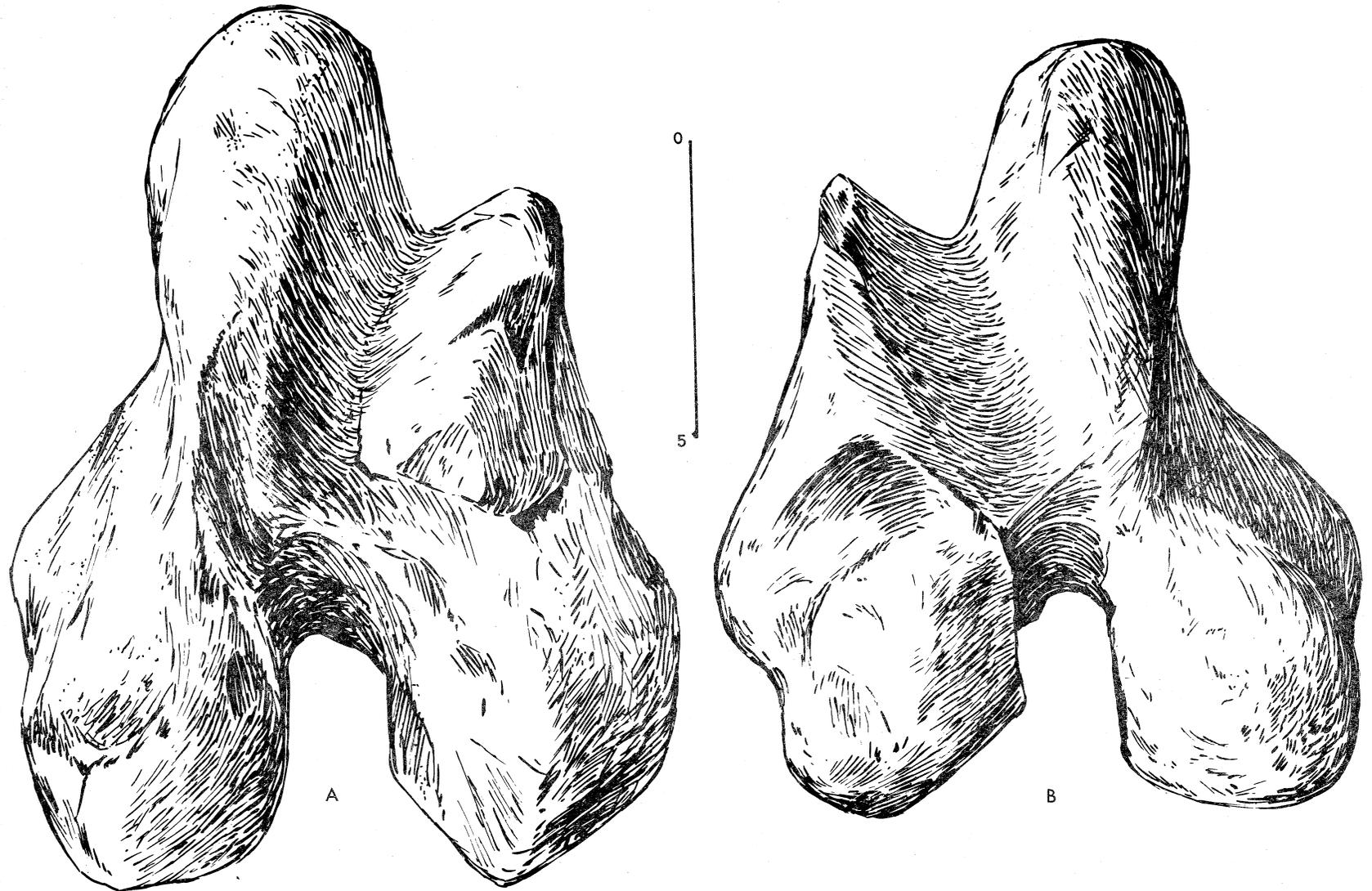


Fig. 44 – Fémurs des rhinocéros du Miocène supérieur ; articulation distale.

A : *A. tetradactylum*, Sansan, n° 364 V, FSL

B : *A. simorreense*, La Grive, n° L Gr 866, ML

	<i>A. tetradactylum</i>	<i>A. incisivum</i>	<i>A. simorrense</i>	<i>D. schlei-ermacheri</i>	<i>D. pachygnathus</i>		
	n valeur	n valeur	n valeur	n valeur	n	moyenne	mini-maxi
L	1 471	1 456		1 523	4 498	480	— 517
DT tête	1	1 63		1 100	4 102,25	94	— 110
DAP tête	1 84,5	1 73		1 103	3 93,33	88	— 97
DT prox.	1 167,5 env.	1 163		1 225	3 216,33	201	— 233
DT 3 ^o t.	1 137,5	1 108		1 157	3 157,0	145	— 176
DT mini dia.	1 62,5	1 64		1 76	3 83,0	76,5	— 87,5
DAP dia.	1 51,5			1 66	3 67,33	63	— 74
DT dist.	1 127	1 117	1 110	1 162	4 146,13	136	— 156
DAP dist.		1 134	1 132,5		3 163,67	148	— 178
H 3 ^o t.		1 61		1 93	2 96,5	83	— 110
Origine et Conservation	Polinya (Mus. Conc. Barcelone)	Höwenegg (Karlsruhe)	La Grive (ML)	Luberon (MNHN)	Pikermi (Mus. Montbéliard, ML, Florence, Bologne, Turin).		

Tabl. 65 — Dimensions comparées des fémurs des rhinocéros du Miocène supérieur.

	<i>A. tetradactylum</i>	<i>A. incisivum</i>	<i>A. simorrense</i>		<i>D. schlei-ermacheri</i>	
	n valeur	n valeur	n	moyenne	mini-maxi	n valeur
H	1 87	1 90,5	4 80,38	74	— 85,5	1 113
DT	1 89	1 74	4 72,88	68	— 78	1 89
DAP	1 46	1 38	4 38,0	35,5	— 42	1 48
Origine et Conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse)	Soblay (FSL)	Simorre (BMNH); La Grive (ML); Montredon (FSL)			Montredon (FSL)

Tabl. 66 — Dimensions comparées de quelques rotules de rhinocéros du Miocène supérieur.

à la longueur moyenne des fémurs de D. bicornis alors que ses autres dimensions sont très inférieures (tabl. 65). Le diamètre transversal proximal et les deux diamètres distaux représentent respectivement 35,7 %, 25,7 % et 29,4 % de la longueur.

La tête articulaire porte une importante fossette ligamenteuse, le col est relativement long et étroit. Le trochantin est bien distinct de la tête articulaire. Le 3e trochanter est situé relativement haut sur la diaphyse, son développement transversal et vertical est médiocre, son axe est légèrement incliné vers le haut.

L'épiphyse distale ressemble à celle de A. tetradactylum.

J. J. Kaup a représenté (1834, pl. XV, fig. 1) une épiphyse distale de la région d'Eppelsheim, mais il ne la décrit pas et se contente d'en donner les dimensions.

J. Santafé (1978, p. 277-278) décrit longuement un exemplaire de Can Llobateres. Le même auteur, p. 294-295, s'appuyant sur quatre autres exemplaires de Can Gabarro, montre que la variabilité individuelle porte sur la robustesse et la longueur du col, sur l'élargissement et l'aplanissement de la partie qui sépare la tête du grand trochanter, sur le développement du grand trochanter et sur l'importance de la fosse intercondylienne.

+ A. simorrense :

J'attribue à cette espèce une épiphyse distale provenant de la Grive-Saint-Alban. Elle est plus petite que chez les espèces précédentes (tabl. 65).

L'articulation distale (fig. 44 B) est très dissymétrique, avec une lèvre médiale devenant globuleuse, beaucoup plus développée vers l'avant et le haut que la lèvre latérale. La poulie articulaire étroite a une section en angle droit. Sur la face distale la lèvre latérale se prolonge plus bas et plus caudalement que la lèvre médiale. L'ensemble de l'épiphyse est bien élargi grâce au développement des tubérosités latérale et médiale.

+ D. schleiermacheri :

L'os est de très grande taille et sa longueur dépasse celle des plus grands D. bicornis actuels (tabl. 65). Le diamètre transversal proximal et le diamètre transversal distal représentent respectivement 43 % et 31 % de la longueur.

La tête articulaire est volumineuse, munie d'une fossette ligamenteuse et portée par un col court et épais. Le trochantin est plus net sur l'exemplaire du Mont Luberon que j'ai étudié (et qui est figuré par A. Gaudry, 1873, pl. IV, fig. 8) que sur l'exemplaire d'Eppelsheim figuré en 1834 par J. J. Kaup (pl. XIII fig. 5).

Le grand trochanter est massif, ses extrémités sont arrondies et il dépasse légèrement vers le haut le niveau de la tête.

Le troisième trochanter est situé à mi-hauteur de la diaphyse, il est bien développé transversalement et verticalement, son axe est incliné vers le bas.

L'articulation distale est bien dissymétrique ; la poulie articulaire a une section en angle faiblement aigu. L'épiphyse distale est très élargie en arrière, les tubérosités médiale et latérale sont très puissantes.

J. J. Kaup (1834, p. 43 et 44) note que le fémur ressemble à ceux de Rh. sondaicus et D. sumatrensis mais qu'il est plus mince que le premier. Comme nous l'avons vu cette appréciation doit être nuancée.

+ D. pachygnathus :

Le fémur est un peu moins long mais plus massif que celui de l'espèce précédente. Ses

dimensions moyennes sont très voisines de celles de C. simum, avec une tête un peu plus petite et une épiphyse distale nettement moins étendue d'avant en arrière (tabl. 65). Le diamètre transversal proximal représente 43,4 %, les deux diamètres distaux respectivement 29,3 % et 32,9 % de la longueur.

A. Gaudry (1862, p. 192) s'est contenté de noter que le fémur ressemble, en un peu plus fort, à celui des espèces africaines actuelles, ce qui nous paraît tout à fait exact.

H. La rotule (fig. 45 A-C, tableau 66)

Je n'en connais pas de figuration récente.

Matériel :

A. tetradactylum : 1

A. incisivum : 1

A. simorrense : 4

D. schleiermacheri : 1

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 66.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

La seule rotule dont j'ai disposé est un peu plus longue mais bien plus large que chez D. sumatrensis (tabl. 66). Diamètre transversal et diamètre antéro-postérieur représentent 102,3 % et 52,9 % de la longueur.

+ A. incisivum :

Ses dimensions et proportions sont différentes de celles de l'espèce précédente (tabl. 66). Elle est aussi longue que pour un grand D. sumatrensis, et pas plus large ni plus épaisse que chez un petit individu de cette dernière espèce : diamètre transversal et diamètre antéro-postérieur représentent 81,8 % et 42 % de la longueur.

En face caudale (fig. 45 C) l'angle médial est peu étendu transversalement ; sa partie articulaire est réduite par rapport à l'ensemble ; il se situe relativement haut.

+ A. simorrense :

Les dimensions moyennes sont juste en dessous ou immédiatement au dessus de la limite inférieure des D. sumatrensis (tabl. 66). En moyenne le diamètre transversal et le diamètre antéro-postérieur représentent 90,7 % et 47,3 % de la longueur.

En face caudale l'angle médial se situe plus bas que dans l'espèce précédente (fig. 45 A) ; il est plus développé tant verticalement que transversalement ; sa partie sus-articulaire peut ou non déborder largement sa partie articulaire.

+ D. schleiermacheri :

La rotule est grande puisque sa longueur atteint la moyenne de celle des Rh. unicornis et sa largeur celle des D. bicornis (tabl. 66). Diamètre transversal et diamètre antéro-postérieur

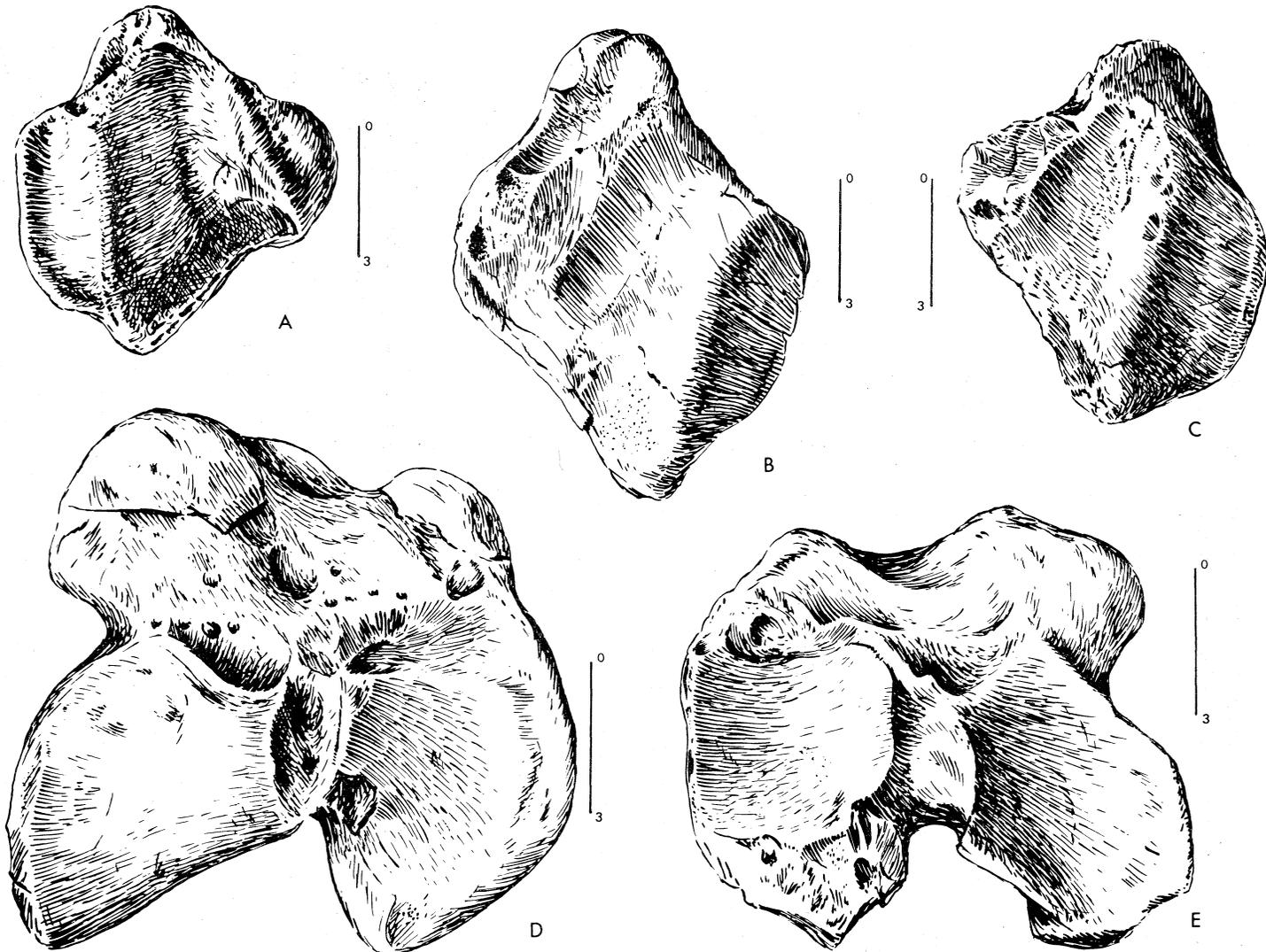


Fig. 45 – Rotules (A, B, C), vue caudale, et tibias (D, E), vue de l'articulation proximale, des rhinocéros du Miocène supérieur.

A : *A. simorrense*, Montredon, n° 210302 ex Mtn 112, FSL

C : *A. incisivum*, Soblay, n° Sob 140, FSL

E : *A. simorrense*, Lyon-Croix Rousse, n° 590 V, FSL

B : *D. schleiermachersi*, Montredon, n° 210363 ex Mtn 113, FSL

D : *A. tetradactylum*, Sansan, n° 341 V, FSL

représentent respectivement 78,8 % et 42,5 % de la longueur.

En face caudale (fig. 45 B) l'angle médial est bien développé tant verticalement que transversalement. Son extension transversale maximale se situe à peu près à mi-hauteur de l'os. J.J. Kaup (1834, p. 44) avait relevé le contour d'allure plus carrée que chez A. incisivum.

I. Le tibia (fig. 45 D - E, tableau 67)

Principales figurations récentes :

K. Heissig, 1976, fig. 28 pour A. aff. tetradactylum.

J. Santafé, 1978, pl. XI fig. 3 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 5 dont 2 complets

A. incisivum : 5 dont 4 complets ou sub-complets

A. simorreense : 5 dont 1 complet

D. sansaniensis : 1

D. schleiermacheri : 1

D. pachygnathus : 6 dont 4 complets ou sub-complets

Brachypotherium : 1

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 67.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est un peu plus long en moyenne que celui de D. bicornis, mais avec des épiphyses de dimensions proches de celles de D. sumatrensis (tabl. 67). Les deux diamètres de l'épiphyse proximale représentent respectivement 30,6 % et 28 % de la longueur moyenne, ceux de l'épiphyse distale 23,7 % et 17,1 %.

L'épiphyse proximale (fig. 45 D) porte une tubérosité tibiale massive, de forme irrégulière, inclinée latéralement mais n'atteignant pas le niveau du bord de la tubérosité latérale. L'écartement des lèvres de l'épine tibiale est moyen, la lèvre latérale est bien décalée en arrière et plus haute que la lèvre médiale.

Sur la face postérieure de la diaphyse l'échancrure poplitée est bien creusée. Le trou nourricier principal est assez proche du bord latéral.

L'épiphyse distale porte une articulation moyennement développée dans le sens transversal. L'incisure fibulaire est large et haute mais peu creusée. La malléole interne est assez saillante.

L'insertion musculaire la mieux marquée est celle de la "patte d'oie".

K. Heissig (1976, p. 69) note l'allure trapézoïdale du contour de l'articulation distale et l'existence en vue de face d'une incisure de son bord antérieur, en position médiale par rapport au tenon ; il remarque que l'axe de l'articulation est faiblement oblique et que les deux parties de l'articulation sont très différentes par leur contour et leur concavité.

+ A. incisivum :

L'os a des dimensions moyennes proches de celles de l'espèce précédente (tabl. 67),

	<i>A. tetradactylum</i>			<i>A. incisivum</i>			<i>A. simorrense</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi
L	2	369,5	358 - 381	4	364	328 - 383	1	312	
DT prox.	3	113,0	113	3	116,33	107 - 121	2	102,0	99 - 105
DAP prox.	3	103,5	93 - 110,5	2	101,50	100 - 103	2	95,0	92 - 98
DT dia.	2	55,5	53 - 58	4	47,13	43,5 - 52	1	44	
DAP dia.	2	45,25	38 - 52,5	4	47,75	42 - 51	1	43,5	
DT dist.	4	87,63	83 - 91	3	85,50	79,5 - 90,5	3	83,67	81,5 - 85
DAP dist.	4	63,25	60 - 66	4	61,50	55 - 67	4	58,25	56 - 60,5
DT artic. dist.	1	74					4	66,13	62,5 - 69
DAP artic. dist.	1	51					4	46,0	42,5 - 48,5
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Toulouse, FSL, Mus. Bordeaux)			Höwenegg (Karlsruhe); Can Llobateres (Sabadell); Can Ponsic (Sabadell)			La Grive (ML); Benavente (Mus. Madrid); Lyon Croix-Rousse (FSL); Montredon (FSL)		
	<i>D. sansaniensis</i>		<i>D. schleiermacheri</i>	<i>D. pachygnathus</i>			<i>Brachypotherium</i>		
	n	valeur	n valeur	n	moyenne	mini-maxi	n	valeur	
L	1	330	1 410	4	380,5	368 - 398	1	342	
DT prox.	1	99	1 129,5	4	129,5	118,5 - 141	1	142	
DAP prox.	1	100	1 122	3	127,33	122 - 131	1	130 env.	
DT dia.	1	51,5	1 58,5	5	71,70	65,5 - 81	1	71	
DAP dia.	1	51	1 57,5	5	53,50	49 - 57	1	67,5	
DT dist.	1	87,5	1 101	6	102,58	92 - 115	1	116,5	
DAP dist.	1	64	1 69	6	73,75	71 - 77,5	1	72	
DT artic. dist.	1	70							
DAP artic. dist.	1	49							
Origine et conservation	Benavente (Mus. Madrid)		Eppelsheim (moulage BMNH)	Pikermi (Mus. Montbéliard, ML, Mus. Toulouse, Florence, Bologne); Cenes (Mus. Madrid)			Simorre (Mus. Toulouse)		

Tabl. 67 – Dimensions comparées des tibias des rhinocéros du Miocène supérieur.

le plus souvent légèrement inférieures. Les deux diamètres de l'épiphyse proximale représentent 32 % et 27,9 % de la longueur, ceux de l'épiphyse distale 23,5 % et 16,9 %.

L'épiphyse proximale ne montre pas de différence bien caractéristique par rapport à celle de A. tetradactylum.

L'épiphyse distale porte une articulation au dessin différent, plus rectangulaire ; l'incisure fibulaire est plus vaste, la malléole interne plus saillante avec en son milieu un net sillon vertical.

J. Santafé (1978, p. 278) relève comme caractères du tibia de la forme particulière de Can Ponsic une taille et une puissance inférieures, une tubérosité proximale moins large, une distance plus réduite des deux lèvres de l'épine tibiale, une échancrure poplitée moins profonde et moins large.

+ A. simorrense :

Les dimensions du tibia sont proches de la moyenne des D. sumatrensis avec une épiphyse proximale plus grêle (tabl. 67). Les deux diamètres de l'épiphyse proximale représentent 32,7 % et 30,4 % de la longueur, ceux de l'épiphyse distale 26,8 % et 18,7 %.

L'épiphyse proximale (fig. 45 E) porte une tubérosité tibiale massive mais peu développée vers le haut, et dont l'extension latérale n'atteint pas le niveau du bord de la tubérosité latérale. Les deux lèvres de l'épine tibiale sont bien écartées, aussi hautes l'une que l'autre ; la lèvre latérale est bien décalée en arrière par rapport à la lèvre médiale.

Sur la face postérieure de la diaphyse l'échancrure poplitée n'est pas très large mais bien creusée. Le trou nourricier principal de la diaphyse est à peu près dans le plan sagittal de la face postérieure.

L'épiphyse distale porte une articulation bien développée dans le sens transversal. L'incisure fibulaire est large, haute et irrégulièrement creusée. La malléole interne est plus nette que chez les deux acérathères précédents, avec un angle antéro-médial plus saillant vers le bas. Sur le bord médial de la malléole les tubérosités sont variables, et il peut exister ou non un sillon vertical.

L'insertion musculaire la mieux marquée est celle de la "patte d'oie".

K. Heissig (1976, p. 76) note entre autres que la diaphyse est moins triangulaire, plus arrondie que chez les autres acérathères, ce qui me paraît exact ; je ne suis par contre pas d'accord avec une plus grande asymétrie de l'articulation distale, ni avec un positionnement de l'incisure de son bord antérieur au niveau du tenon médian.

+ D. sansaniensis :

Le seul exemplaire que j'ai pu étudier est aussi long que la moyenne des Rh. sondaicus, avec une épiphyse distale du même ordre de grandeur que chez D. sumatrensis, une épiphyse proximale plus petite (tabl. 67). Les deux diamètres de l'épiphyse proximale représentent 30 et 30,3 % de la longueur, ceux de l'épiphyse distale 26,5 % et 19,4 %.

Les caractères qualitatifs sont du même ordre que chez D. sumatrensis.

+ D. schleiermacheri :

Le seul exemplaire dont j'ai disposé est celui figuré par J. J. Kaup (1834, pl. XIII fig. 6 et 6 a), qui provient d'Eppelsheim. Il dépasse la longueur moyenne des Rh. unicornis, avec des diamètres d'épiphyse proches des moyennes de Rh. sondaicus (tabl. 67). Ceux de l'épiphyse proximale représentent 31,6 et 29,8 % de la longueur, ceux de l'épiphyse distale 24,6 % et 16,8 %.

L'épiphyse proximale porte une tubérosité tibiale massive, hémisphérique, bien développée vers le haut, assez faiblement inclinée vers l'extérieur puisque restant bien en deçà du niveau du bord de la tubérosité latérale. Les deux lèvres de l'épine tibiale sont bien écartées.

J. J. Kaup (1834, p. 44) note que le tibia "ressemble aux deux espèces insulaires". On remarquera à la faible longueur (340 mm) qu'il attribue à cette pièce la très grande différence qui peut exister entre deux auteurs n'utilisant pas la même technique de mensuration, et le danger d'utiliser d'autres mesures que les siennes propres.

A. Gaudry (1873, pl. IV, fig. 7) figure un tibia du Mont Luberon que je n'ai pas retrouvé en collection, p. 26 il lui assigne une longueur de 420 mm, montrant que sa technique de mesure est proche de la mienne et que l'os du Luberon est aussi grand que celui d'Eppelsheim.

+ D. pachygnathus :

Le tibia est aussi long et a une épiphyse distale aussi volumineuse que chez C. simum (tabl. 67). L'épiphyse proximale est un peu plus petite, ses deux diamètres représentent 34 % et 33,5 % de la longueur ; ceux de l'épiphyse distale représentent 27 % et 19,4 %.

C'est donc faute d'un échantillon suffisant des deux espèces africaines actuelles que A. Gaudry (1862-67, p. 192) le décrit comme plus long que celui de C. simum, aussi long mais moins grêle que celui de D. bicornis. Celui qu'il figure pl. XXX a les caractères qualitatifs des Dicerotinae, ce qui corrobore mes propres observations.

+ Brachypotherium :

Je n'en ai étudié qu'un seul complet. Il est aussi long que la moyenne des Rh. sondai-cus, et beaucoup plus trapu (tabl. 67) : les deux diamètres de l'épiphyse proximale représentent 41,5 % et 38 % de la longueur et ceux de l'épiphyse distale 34,1 % et 21,1 %.

L'allure générale trapue est la caractéristique dominante. A l'épiphyse distale l'articulation est très développée transversalement. L'incisure fibulaire est haute, très large et peu profonde. La malléole interne est assez saillante côté médial mais peu développée vers le bas.

J. Le tarse

a) L'astragale (fig. 46, tableau 68)

Principales figurations récentes :

K. Heissig, 1976, fig. 29 pour A. cf. tetradactylum, fig. 32 pour A. simorreense, fig. 38 pour B. brachypus.

J. Santafé, 1978, pl. VII fig. 4 et 5, pl. XI fig. 5 pour A. incisivum, pl. XVIII fig. 7 pour D. sansaniensis.

Matériel :

A. tetradactylum : 13

A. incisivum : 16

A. simorreense : 16

D. sansaniensis : 1

D. schleiermacheri : 11

D. pachygnathus : 6

Brachypotherium : 4

cf. Prosantorhinus sp. D : 1

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 68.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est intermédiaire par sa taille entre ceux des D. sumatrensis et D. bicornis actuels (tabl. 68). La hauteur et le diamètre antéro-postérieur représentent respectivement 87,3 % et 66,4 % de la largeur moyenne. Les coefficients de variation sont tout à fait normaux.

Sur la face antérieure (fig. 46 A1) la poulie articulaire est large, de profondeur moyenne, avec une lèvre latérale en pente douce et régulière et une lèvre médiale abrupte. L'axe de la poulie est fortement oblique. L'articulation est limitée distalement par une rainure transversale profonde précédée d'un net surplomb sur le col.

En face médiale le tubercule distal est net ; il se situe au milieu et bien au dessus du bord distal de l'os, à peu près au niveau de la limite distale de la poulie articulaire.

Sur la face inférieure (fig. 46 A2) le bord antérieur de l'articulation distale est toujours déprimé avec une dépression plus ou moins accentuée. Il n'y a pas d'échancrure au contact des facettes cuboïdienne et naviculaire. La facette cuboïdienne est plus étendue d'avant en arrière que la facette naviculaire et son bord antérieur est assez nettement décalé en avant par rapport au bord antérieur de celle-ci.

Parmi les caractères que j'ai pu observer avec une certaine constance mais qui sont généralement moins significatifs, je retiendrai, en vue de face, l'ensellure très marquée de l'articulation distale, et en vue postérieure l'isolement de la facette calcanéenne inféro-latérale. L'isolement et la forme de cette facette ont été utilisés par de nombreux auteurs, notamment K. Heissig. Je serais plutôt d'accord avec D. A. Hooijer (1966, p. 174) qui n'y voit qu'un des éléments de la variabilité individuelle ; en fait si l'isolement est très fréquent pour A. tetradactylum ce n'est pas le cas pour nos deux autres acérathères.

+ A. incisivum :

La taille de l'astragale est un peu inférieure à celle de l'espèce précédente, et très proche de la moyenne de D. sumatrensis (tabl. 68). La hauteur et le diamètre antéro-postérieur médial représentent respectivement 88,3 % et 65,4 % de la largeur. Les coefficients de variation sont normaux sauf pour le DAP articulaire distal et la distance des sommets des deux lèvres.

Sur la face antérieure (fig. 46 B1) la poulie articulaire est large et asymétrique, avec un profil transversal très voisin de celui de A. tetradactylum, bien que la lèvre médiale apparaisse moins abrupte. Le plan axial de la poulie est très oblique. L'articulation est limitée distalement par une rainure transversale en général moins haute que pour A. tetradactylum, et disparaissant parfois au niveau de la lèvre médiale ; le surplomb de la surface articulaire disparaît alors complètement.

En face médiale, le tubercule distal est fort. Il se situe à peu près dans le plan vertical médian de la face, et bien au dessus du bord distal de l'os, pratiquement au niveau de la limite distale de la poulie.

Sur la face inférieure (fig. 46 B2) le bord antérieur de l'articulation distale est toujours fortement déprimé. Il n'y a pas d'échancrure en avant au contact des facettes pour le cuboïde et le naviculaire, bien que ce point corresponde normalement au plus profond de la dé-

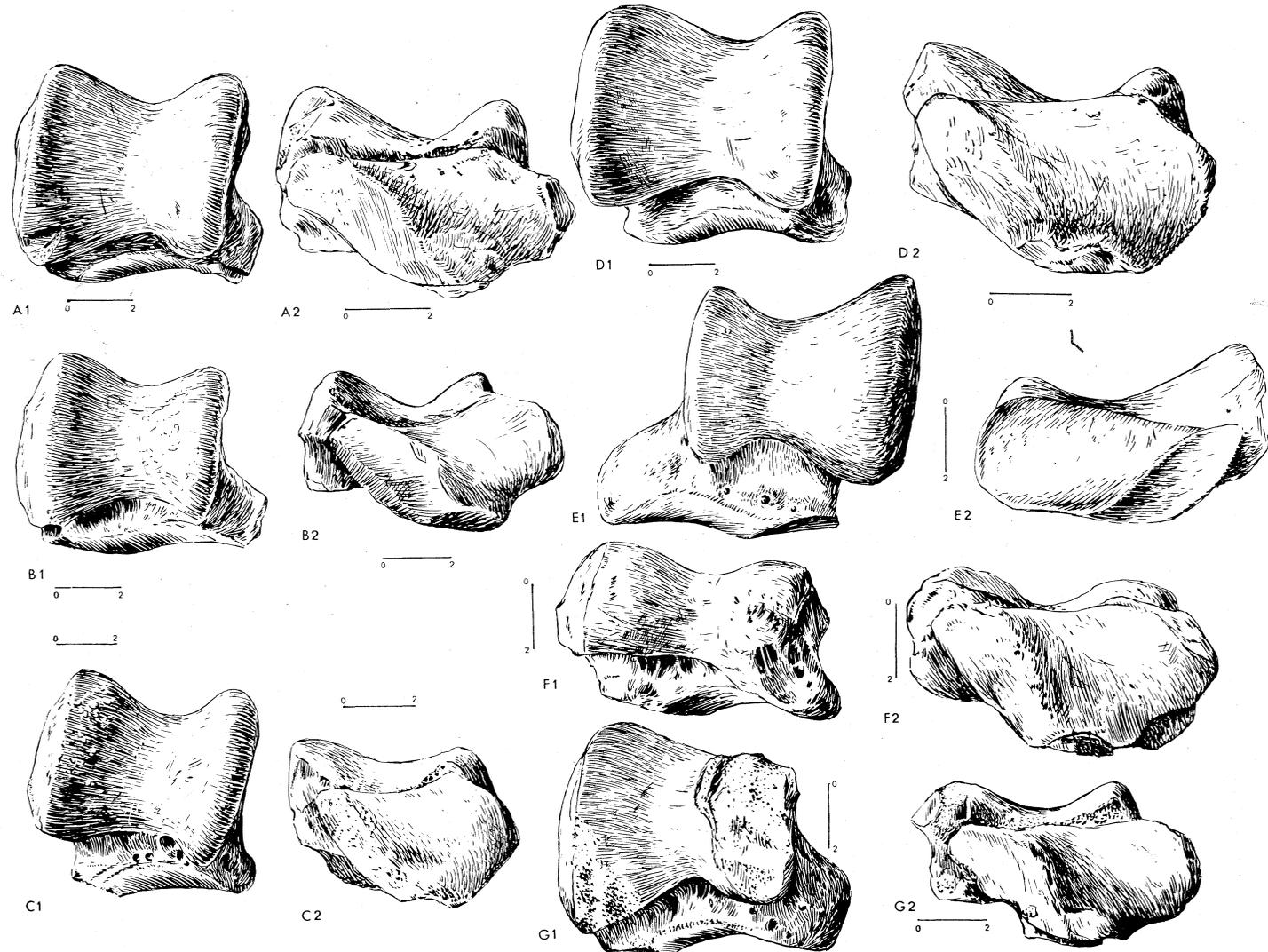


Fig. 46 – Astragales des rhinocéros du Miocène supérieur. Vues de face (1) et distale (2).

A : *A. tetradactylum*, Sansan, FSL

C : *A. simorreense*, La Grive, n° L Gr 868, ML

E : *D. pachygnathus*, Mus. Montbéliard, d'après un schéma de terrain

G : cf. *Prosantorhinus* sp. D, n° 210362, ex Mtn 128, FSL

B : *A. incisivum*, Oppenheim, n° A 7, moulage Univ. Strasbourg

D : *D. schleiermachersi*, Eppelsheim, n° Rh 4, moulage Univ. Strasbourg

F : *Brachypotherium* sp., La Grive, n° L Gr 803, ML

<i>A. tetradactylum</i>						<i>A. incisivum</i>					
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	
DT	13	81,0	72 – 87,5	4,2229	5,2135	14	78,32	74 – 88,5	3,7447	4,7812	
H	13	70,73	66 – 74,5	2,7810	3,9318	15	69,17	62 – 80	4,9449	7,1493	
DAP int.	13	53,81	49 – 59	2,9050	5,3988	12	51,25	45 – 59	3,7203	7,2591	
DT artic. dist.	13	65,31	60 – 73	3,2115	4,9175	15	64,23	56,5 – 71	4,4112	6,8676	
DAP artic. dist.	11	40,32	37 – 42,5	1,7359	4,3057	13	38,88	34 – 47	3,5068	9,0186	
DL	13	54,96	49,5 – 65	3,6655	6,6692	16	50,25	46 – 62,5	5,2153	10,3788	
DT maxi dist.	13	71,27	65 – 76	3,3142	4,6502	13	71,04	67 – 76,5	2,8900	4,0683	
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Toulouse, Fac. Toulouse, FSL, Mus. Bordeaux)					Eppelsheim (MNHN); Soblay (FSL); Oppenheim (moulage Fac. Strasbourg); Can Llobateres (Sabadell); Can Ponsic (Sabadell); Höwenegg (Karlsruhe); Luberon (MNHN)					
<i>A. simorrese</i>						<i>D. sansaniensis</i>					
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	valeur				
DT	14	68,46	64 – 74	4,0404	5,9016	1	80				
H	15	61,80	51,5 – 69	4,8358	7,8250	1	75				
DAP int.	15	46,33	40 – 57	5,4072	11,6702	1	53,5				
DT artic. dist.	12	56,79	52 – 61	3,4009	5,9884	1	63				
DAP artic. dist.	11	34,14	31 – 38,5	2,1105	6,1827	1	42				
DL	14	47,04	43 – 54	3,0975	6,5855	1	55				
DT maxi dist.	12	61,33	57 – 69	3,9619	6,4596	1	69				
Origine et conservation	Simorre (BMNH); La Grive (ML); La Cister-niga (Mus. Madrid); Höwenegg (Karlsruhe); Relea (Mus. Madrid); Montredon (FSL).					Sansan (Mus. Toulouse)					
<i>D. schleiermachi</i>						<i>D. pachygnathus</i>					
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	
DT	9	90,17	84 – 89	4,3156	4,7863	5	98,20	94 – 104	4,3817	4,4620	
H	11	85,23	78,5 – 93	5,0018	5,8687	6	85,33	81 – 91	3,3862	3,9682	
DAP int.	9	61,89	55 – 70	4,4213	7,1440	6	62,25	60,5 – 65	1,8371	2,9511	
DT artic. dist.	7	70,86	62 – 78,5	5,0391	7,1116	5	80,70	76,5 – 86	3,5637	4,4159	
DAP artic. dist.	9	47,06	46 – 48,5	1,0137	2,1544	5	49,90	45 – 53,5	3,5425	7,0993	
DL	10	66,30	62 – 75	3,7505	5,6569	5	69,40	61 – 77,5	6,3383	9,1331	
DT maxi dist.	7	78,64	76 – 84	2,6254	3,3384	4	84,88	82 – 90,5			
Origine et conservation	Eppelsheim (moulages MNHN et Fac. Strasbourg); Montredon (FSL); Soblay (FSL); Arquillo (Mus. Teruel); Luberon (MNHN); Masia del Barbo (Utrecht).					Pikermi (Mus. Montbéliard, ML, Mus. Bordeaux, Mus. Toulouse, Bologne); Esme (ML)					
<i>Brachypotherium</i>						cf. <i>Prosantorhinus</i> "sp. D.					
	n	moyenne	mini-maxi			n	valeur				
DT	2	88,50	86 – 91			1	89				
H	1	57,0					1	72,5			
DAP int.	4	49,63	43,5 – 56			1	52 est.				
DT artic. dist.	2	75,50	73 – 78			1	71				
DAP artic. dist.	2	43,0	42 – 44			1	39				
DL	1	59					1	50 env.			
DT maxi dist.	2	77,25	74 – 80,5			1	78,5				
Origine et conservation	La Grive (ML)					Montredon (FSL)					

Tabl. 68 – Dimensions comparées des astragales des rhinocéros du Miocène supérieur.

pression du bord antérieur. La facette cuboïdienne est bien plus développée d'avant en arrière que la facette navicularienne et son bord antérieur est assez nettement décalé en avant.

J. J. Kaup écrivait en 1834 (p. 45) que l'astragale de A. incisivum est beaucoup plus petit que celui de D. schleiermacheri avec une poulie moins large et plus profonde ; ces deux dernières remarques me paraissent assez discutables dès lors que l'on raisonne en fonction de la taille relative.

A. Gaudry (1873, p. 30-31) note que la facette navicularienne est à l'aplomb de la poulie tout en étant séparée par une distance assez variable. C'est aussi confirmé par J. Santafé (1978, p. 235). Ce dernier donne en outre p. 447 une série de caractères permettant de distinguer Aceratherium de Dicerorhinus : facette navicularienne plus concave, poulie moins large et moins asymétrique.

+ A. simorense :

L'astragale est plus petit que la moyenne de celui de la plus petite des espèces actuelles (tabl. 68). La hauteur et le diamètre antéro-postérieur représentent 90,3 % et 67,7 % de la largeur. Les coefficients de variation sont normaux à l'exception de celui du DAP au niveau de la lèvre médiale.

Sur la face antérieure (fig. 46 C 1) la poulie articulaire est assez large mais moins asymétrique que pour les acérathères précédents, la pente de la lèvre latérale étant plus raide. L'axe de la poulie est fortement oblique. L'ensemble de l'articulation est limité vers le bas par un sillon transversal peu profond et plus haut du côté latéral ; le surplomb de l'articulation n'est marqué que du côté latéral.

En face médiale le tubercule distal est moins saillant que pour les espèces précédentes ; il est moins loin du bord distal et aussi légèrement décalé en avant.

Sur la face inférieure (fig. 46 C' 2) le bord antérieur de l'articulation distale est rectiligne ou légèrement déprimé. Il n'y a pas d'échancrure au contact des facettes cuboïdienne et navicularienne. La facette cuboïdienne n'est en général pas plus étendue d'avant en arrière que la navicularienne, et son bord antérieur n'est pas décalé en avant ou ne l'est que très faiblement.

K. Heissig (1976, p. 76) écrit que l'os est relativement bas et large, ce que mon matériel ne confirme pas ; il ajoute entre autres caractères que la "seconde facette calcanéenne" est isolée, ce qui me paraît très variable. Précisons que K. Heissig décrit une forme de Turquie, ce qui peut expliquer certaines différences.

+ D. sansaniensis :

L'os a une taille voisine de celui de A. tetradactylum (tabl. 68) mais avec des proportions différentes : hauteur et diamètre antéro-postérieur représentent 93,8 % et 66,9 % de la largeur. La poulie articulaire est large, profonde, moins asymétrique que pour les acérathères. Son axe est moins oblique.

+ D. steinheimensis (pour mémoire) :

K. M. Wang figure un astragale (1928, pl. 8, fig. 5) qui paraît, malgré la mauvaise qualité de la photographie, petit, bas, compact, avec une poulie peu profonde.

O. Roger (1900, p. 32) avait noté la forte largeur de l'os et la conformation plutôt plate de la poulie, ainsi qu'une certaine analogie avec Aceratherium dans les surfaces articulaires.

+ D. schleiermacheri :

L'astragale a la taille de celui des plus gros D. bicornis actuels (tabl. 68). La hauteur et le diamètre antéro-postérieur médial représentent 94,5 % et 68,6 % de la largeur. Les coefficients de variation sont normaux.

Sur la face antérieure (fig. 46 D1) la poulie est large et profonde ; la pente irrégulière de la lèvre latérale, faible puis forte en se rapprochant de l'axe, fait qu'elle est de plus en plus asymétrique en direction des lèvres. Son obliquité est moyenne. L'ensemble de l'articulation est limité vers le bas par une large dépression transversale qui tend à s'annuler au niveau de la lèvre médiale. Le surplomb de l'articulation, toujours faible quand il existe, ne se trouve donc qu'à proximité de la lèvre latérale.

En face médiale le tubercule distal est important. Il se situe assez haut au dessus du bord distal, et au milieu de la face.

Sur la face inférieure (fig. 46 D2) le bord antérieur de l'articulation distale est très faiblement déprimé : rectiligne ou subconvexe au niveau de la facette navicularienne, il s'échancre en V très ouvert au contact des deux facettes, puis devient convexe au niveau de la facette cuboïdienne. L'extension antéro-postérieure de celle-ci n'est pas plus importante que pour la facette précédente et son bord antérieur est faiblement décalé en avant.

+ D. pachygnathus :

L'os est très gros et massif, il dépasse légèrement la moyenne des C. simum actuels (tabl. 68). La hauteur et le diamètre antéro-postérieur représentent 86,9 % et 63,4 % de la largeur.

Sur la face antérieure (fig. 46 E1) la poulie est très large et assez peu asymétrique car les pentes des deux lèvres sont voisines ; l'obliquité de son axe est moyenne.

Sur la face médiale le tubercule distal est épais, peu saillant, peu éloigné du bord distal de l'os.

Sur la face inférieure (fig. 46 E2) le bord antérieur de l'articulation distale est faiblement déprimé, le maximum de la dépression constituant une échancrure en V très large au niveau du contact des deux facettes. La facette cuboïdienne n'est pratiquement pas décalée vers l'avant et n'est pas plus étendue antéro-postérieurement que la facette navicularienne.

+ Brachypotherium :

L'astragale est remarquablement large, bas et massif (tabl. 68), avec des proportions totalement différentes de celles des autres genres : la hauteur et le diamètre antéro-postérieur représentent 64,4 % et 56,1 % de la largeur moyenne de l'os.

Sur la face antérieure (fig. 46 F1) la poulie est très large, peu profonde et peu asymétrique car ses lèvres sont toutes deux légèrement convexes et de pente voisine ; son axe est faiblement oblique. L'ensemble de l'articulation est limité vers le bas par un sillon haut et assez profond mais étendu seulement sur la moitié latérale de la face.

En face médiale le tubercule distal est à la fois proche du bord distal de l'os et décalé en avant.

Sur la face inférieure (fig. 46 F2) le bord antérieur de l'articulation distale est irrégulier, concavo-convexe, avec une vague échancrure au niveau du contact des deux facettes. La facette cuboïdienne est plus étendue d'avant en arrière que la navicularienne et son bord antérieur est décalé vers l'avant.

O. Roger (1900, p. 23) a bien noté le développement de l'os en largeur et l'allure plate, peu profonde et peu oblique de la poulie. K. Heissig (1976, p. 88) confirme ces caractères auxquels il ajoute entre autres la réduction du bord médial, le décalage latéral et l'obliquité de la facette pour le péroné, et le bord distal rectiligne de la poulie.

Tous ces caractères me paraissent valables. Je n'en dirai pas autant de la position du tubercule distal et surtout de la disposition des facettes postérieures, qui me paraît aussi variable que l'a écrit D. A. Hooijer (1966, p. 174).

+ cf. Prosantorhinus sp. D. :

L'astragale est large et relativement bas (tabl. 68). La hauteur et le diamètre antéro-postérieur représentent 81,5 % et 58,4 % de la largeur ; ces proportions sont très différentes des espèces actuelles sans pour autant rappeler celles de Brachypotherium chez qui l'os est beaucoup plus bas.

Sur la face antérieure (fig. 46 G1) la poulie paraît très large ; la cassure de la lèvre médiale ne permet pas de juger de son asymétrie. L'obliquité de son axe est forte. L'ensemble de l'articulation est limité vers le bas par un grand sillon transversal, haut et profond, étendu sur toute la largeur de l'os et précédé d'un net surplomb. Le bord distal de la face est fortement ensellé.

En face médiale le tubercule distal est épais, volumineux, et situé au milieu du bord distal, tout proche de celui-ci.

Sur la face inférieure (fig. 46 G2) le bord antérieur de l'articulation distale est ondulé. Il porte une échancrure au contact des deux facettes. La facette cuboïdienne est plus étendue d'avant en arrière que la navicularienne et son bord antérieur est décalé en avant. La facette navicularienne est fortement concave transversalement et concavo-convexe longitudinalement.

K. Heissig note (1972, p. 68) comme caractères génériques une allure en cylindre bas, un décalage de la trochlée vers le côté latéral et un agrandissement de la facette pour le péroné, ce qui correspond assez bien à notre petit astragale de Montredon.

b) Le calcanéum (fig. 47, tableau 69)

Principales figurations récentes :

K. Heissig, 1976, fig. 30 pour A. aff. tetradactylum.

J. Santafé, 1978, pl. VII fig. 6-7 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 7

A. incisivum : 12

A. simorrense : 9

D. sansaniensis : 3

D. schleiermachi : 5

D. pachygnathus : 4

Brachypotherium : 1

cf. Prosantorhinus sp. D : 2

Les origines et lieux de conservation sont précisés dans le tableau 69.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est à peu près de la même taille que celui de D. sumatrensis, avec un sommet relativement plus mince (tabl. 69). Le diamètre transversal au sustentaculum et le diamètre antéro-postérieur au niveau du bec représentent respectivement 63,2 % et 49,8 % de la hauteur moyenne. Les coefficients de variation sont normaux.

Sur la face latérale la différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et la pointe antérieure de la tubérosité est faible à moyenne. La pointe de la tubérosité a un développement antérieur légèrement inférieur ou égal à celui du bec. Le bord postérieur de la face est faiblement concave. Le bord distal de la face est peu oblique, son développement antéro-postérieur est moyen.

En face postérieure (fig. 47 A 2) l'axe du sustentaculum est légèrement relevé du côté médial, il fait donc un angle légèrement aigu avec le corps de l'os. L'extension médiale du sustentaculum est forte, et son bord médial oblique tend à s'amincir selon un pan coupé oblique vers l'intérieur et le haut.

En face distale l'articulation cuboïdienne dessine une ellipse assez large.

+ A. incisivum :

Le calcanéum est en moyenne un peu plus court mais sensiblement plus trapu que dans l'espèce précédente (tabl. 69), et les proportions sont bien différentes : le diamètre transversal au sustentaculum représente 66,5 % et le diamètre antéro-postérieur au niveau du bec 57,1 % de la hauteur moyenne. Les coefficients de variation sont normaux, sauf celui du diamètre antéro-postérieur du sommet.

Sur la face latérale (fig. 47 B 1) la différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et la pointe antérieure de la tubérosité est variable, plus forte pour les individus chez qui cette pointe est peu développée en avant, assez faible chez les autres ; le développement vers l'avant apparaît en effet très variable, pouvant dépasser largement le niveau du bec ou rester bien en retrait de celui-ci. Le bord postérieur de la face est faiblement concave, le bord distal faiblement oblique et peu étendu d'avant en arrière.

En face postérieure (fig. 47 B 2) l'axe du sustentaculum fait normalement un angle à peu près droit avec l'axe du corps de l'os ; j'ai relevé un cas (spécimen de Can Ponsic) où l'axe du sustentaculum légèrement relevé donne un angle faiblement aigu. Le bord médial du sustentaculum tend à s'amincir et à s'arrondir.

En face distale l'articulation cuboïdienne est longue, assez large avec un contour en triangle arrondi ; la largeur maximale est proche du bord antérieur de la facette.

J. J. Kaup a décrit l'os en 1834 (p. 59) comme plus allongé et plus grêle que celui de D. schleiermacheri, avec des facettes articulaires plus petites et plus oblongues et une allure différente de la tubérosité. A. Gaudry (1873, p. 29-30) parle d'un épaississement distal, qui n'est pas très évident. J. Santafé (1978, p. 237) a remarqué fort justement l'angle droit de l'axe du sustentaculum, et note des variations individuelles dans les facettes astragaliennes.

+ A. simorreense :

L'os est plus petit que chez les acérathères précédents : ses dimensions moyennes sont proches des minima observés chez D. sumatrensis (tabl. 69). Le diamètre transversal au sustentaculum et le diamètre antéro-postérieur au niveau du bec représentent respectivement 62,9 % et 54,5 % de la hauteur. Les coefficients de variation de la longueur et des deux diamètres antéro-postérieurs sont élevés.

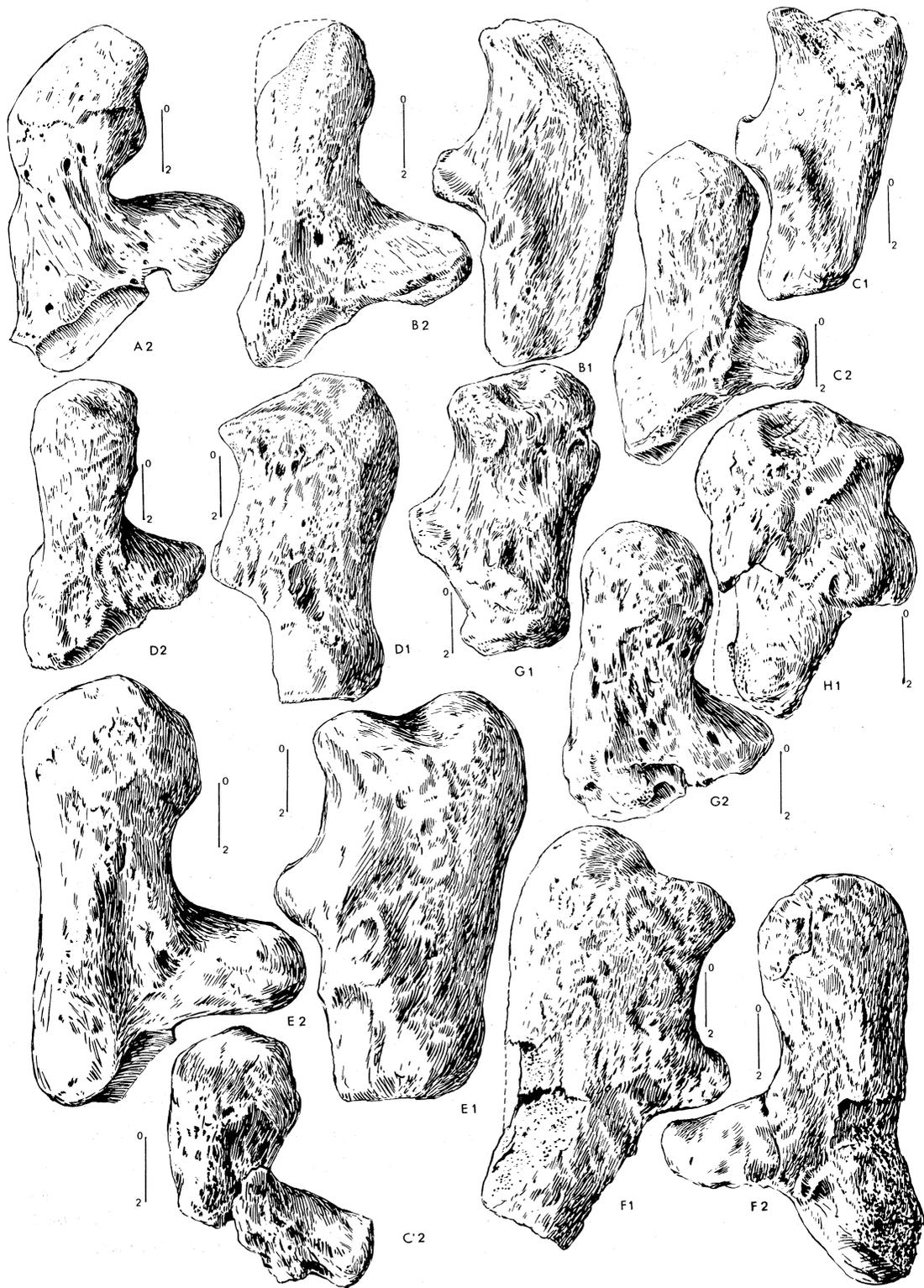


Fig. 47 — Calcaneums des rhinocéros du Miocène supérieur. Vues latérales (1) et caudales (2).

A : *A. tetradactylum*, Sansan, Fac. Catho.,
Toulouse, d'après un schéma de terrain
C' : *A. simorreense*, Montredon, n° 210293, FSL
E : *D. schleiermacheri*, Eppelsheim, n° Rh 5,
moulage Univ. Strasbourg
G : *Brachypotherium* sp., La Grive,
n° L Gr 3233, ML

B : *A. incisivum*, Montredon, n° MR 2, ML
C : *A. simorreense*, La Grive, n° L Gr 3234, ML
D : *D. sansaniensis*, Sansan, n° 2269, FSL
F : *D. schleiermacheri*, Lyon-Croix Rouse, n° CR
84, ML
H : cf. *Prosantothinus* sp. D., Montredon, n° 210375,
FSL

	<i>A. tetradactylum</i>					<i>D. sansaniensis</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
H	7	110,86	102 – 115	4,3657	3,9381	3	106,83	98,5 – 114
DAP sommet	7	56,57	49,5 – 60,5	3,9626	7,0046	2	58,0	55 – 61
DAP bec	6	55,25	51 – 59	3,1898	5,7734	2	50,75	48,5 – 53
DT sust.	6	70,08	65 – 73,5	3,0564	4,3611	3	63,17	62,5 – 64
DT sommet	7	39,86	35 – 43	2,8681	7,1960	2	42,0	42
DT mini post.								
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Bordeaux, Fac. Toulouse)					Sansan (Mus. Toulouse, FSL)		
	<i>A. incisivum</i>					<i>D. pachygnathus</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
H	11	108,77	98,5 – 123,5	7,7050	7,0836	4	144,25	141 – 148,5
DAP sommet	11	64,09	54 – 79	6,5909	10,2837	4	77,25	72 – 82
DAP bec	12	62,08	54,5 – 70	4,4098	7,1031	4	81,50	72 – 90
DT sust.	7	72,29	69 – 78,5	3,4382	4,7564	4	80,25	74 – 86
DT sommet	11	45,36	40 – 49	2,7303	6,0187	4	58,13	54 – 62
DT mini post.	4	37,13	32 – 41			1	48	
Origine et conservation	Budenheim (Fac. Strasbourg);Höwenegg (Karlsruhe);Soblay (FSL);Can Ponsic (Sabadell) Montredon (ML) Luberon (MNHN)					Pikermi (Mus. Montbéliard, ML, Mus. Toulouse);Esme (ML).		
	<i>A. simorreense</i>					<i>cf. Prosantorhinus sp. D.</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
H	9	95,72	83,5 – 107	9,0626	9,4676	2	98,0	95 – 101
DAP sommet	9	51,56	45 – 59,5	4,5582	8,8414	2	59,75	57 – 62,5
DAP bec	9	52,17	43 – 63	5,7172	10,9596	2	61,0	60,5 – 61,5
DT sust.	8	60,19	57 – 63	2,6177	4,3493			
DT sommet	9	37,67	33,5 – 42	2,6220	6,9611	2	41,5	41 – 42
DT mini post.	2	29,75	28 – 31,5					
Origine et conservation	Simorre (BMNH) Manchones (Utrecht);La Cister-niga (Mus. Madrid);La Grive (ML);Relea (Mus. Madrid); Montredon (FSL);Höwenegg (Karlsruhe);Can Ponsic (Sabadell)					Montredon (MNHN, FSL)		
	<i>D. schleiermacheri</i>					<i>Brachypotherium</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	valeur	
H	4	143,13	134 – 149			1	96,50	
DAP sommet	3	71,83	66 – 79,5			1	52,5	
DAP bec	5	74,80	69 – 86	7,4632	9,9775	1	60	
DT sust.	4	83,0	77 – 88			1	67,5	
DT sommet	5	52,90	50,5 – 55	1,8506	3,4984	1	42	
DT mini post.	4	40,13	37 – 43,5			1	33	
Origine et conservation	Eppelsheim (moulage Fac. Strasbourg);Lyon Croix-Rousse (ML);Montredon (FSL);Luberon (MNHN)					La Grive (Mus. Lyon)		

Tabl. 69 – Dimensions comparées des calcaneums des rhinocéros du Miocène supérieur.

Sur la face latérale (fig. 47 C 1) la différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et la pointe antérieure de la tubérosité est importante ; le bord supérieur de la face, qui les joint, peut être concave ou convexe. La pointe de la tubérosité est moins développée vers l'avant que le bec. Le bord postérieur de la face est à peu près rectiligne, le bord distal est faiblement oblique et peu étendu d'avant en arrière.

En face postérieure (fig. 47 C 2 et C' 2) l'axe du sustentaculum fait un angle droit avec l'axe du corps de l'os. Le sustentaculum a toujours une forte extension médiale mais sa hauteur au point où il fusionne avec le corps de l'os est assez variable, ainsi que le dessin de son bord médial qui peut être arrondi ou vertical.

En face distale la facette cuboïdienne est large, à contour réniforme.

+ D. sansaniensis :

Le calcanéum a une taille proche de la moyenne de D. sumatrensis (tabl. 69), avec un bec plus court. Le diamètre transversal au sustentaculum et le diamètre antéro-postérieur au niveau du bec représentent respectivement 59,1 % et 47,5 % de la hauteur moyenne.

En face latérale (fig. 47 D 1) la différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et la pointe antérieure de la tubérosité est importante. La pointe de la tubérosité est bien développée vers l'avant avec une extension du même ordre que celle du bec. Le bord postérieur de la face est faiblement concave. Le bord distal est faiblement oblique et peu développé d'avant en arrière.

En face postérieure (fig. 47 D 2) l'axe du sustentaculum fait avec l'axe du corps de l'os un angle droit. L'extension médiale du sustentaculum est moyenne, nettement plus réduite que pour les trois acérathères vus précédemment. Le bord médial du sustentaculum est épais.

En face distale la facette cuboïdienne est longue, et sa largeur reste constante sur une bonne distance. Son contour est trapézoïdal.

+ D. steinheimensis (pour mémoire) :

K. M. Wang (1928) en figure un en vue de face (pl. 8, fig. 5) qui paraît court et trapu. En 1900 O. Roger avait noté (p. 32) que l'os court et large rappelait celui d'un brachypothère avec toutefois des facettes articulaires ayant l'allure et la disposition de celles des acérathères.

+ D. schleiermacheri :

Le calcanéum a des dimensions moyennes proches de celles des Rh. unicornis actuels, avec une tubérosité moins massive et un bec plus court (tabl. 69). Le diamètre transversal au sustentaculum représente 58 % et le diamètre antéro-postérieur au niveau du bec 52,3 % de la hauteur.

Sur la face latérale (fig. 47 E 1 et F 1) il y a une grande différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et la pointe antérieure de la tubérosité. Celle-ci est bien développée en avant avec une extension qui reste inférieure à celle du bec. Le bord postérieur de la face est rectiligne ou faiblement concave. Le bord distal faiblement oblique est assez bien développé d'avant en arrière.

En face postérieure (fig. 47 E 2 et F 2) l'axe du sustentaculum fait avec l'axe du corps de l'os un angle droit. L'extension médiale du sustentaculum est moyenne et son bord médial faiblement arrondi a une hauteur variable mais relativement faible.

En face distale l'articulation cuboïdienne est large, relativement courte, à bord antérieur arrondi.

+ D. pachygnathus :

Le calcanéum est aussi haut que dans l'espèce précédente, avec un corps plus trapu mais un sustentaculum relativement moins étendu (tabl. 69). Le diamètre transversal au niveau du sustentaculum représente 55,6 % de la hauteur, et le diamètre antéro-postérieur au niveau du bec 56,5 %.

Je rappelle pour mémoire que ses caractères qualitatifs sont proches de ceux des deux espèces africaines actuelles : face latérale à bord postérieur très concave, tubérosité très volumineuse, extrémité distale peu allongée, axe du sustentaculum légèrement oblique vers le bas et faisant donc un angle faiblement obtus avec l'axe du corps de l'os.

+ Brachypotherium :

Le seul calcanéum dont j'ai disposé provient de La Grive. Très proche de celui représenté par O. Fraas (1870), pl. VII fig. 11), il se distingue immédiatement de celui des autres espèces par sa partie distale très peu développée en dessous du sustentaculum. Ses proportions sont aussi particulières ; pour une hauteur proche de celle de A. simorreense, il est plus trapu : le diamètre transversal au sustentaculum représente 70,3 % et le diamètre antéro-postérieur au niveau du bec 62,5 % de la hauteur.

Sur la face latérale (fig. 47 G 1) le bord proximal est presque rectiligne, oblique en avant ; la différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et la pointe antérieure de la tubérosité est très moyenne. Celle-ci est un peu moins développée en avant que le bec. Le bord postérieur de la face est presque rectiligne, le bord inférieur est court et fortement oblique.

En face postérieure (fig. 47 G 2) la proximité du bord distal et du sustentaculum est évidente. L'axe du sustentaculum fait un angle légèrement obtus avec le corps de l'os ; sa hauteur est forte près de sa racine.

En face distale la facette cuboïdienne est courte et large, semi-circulaire ; son grand axe est beaucoup plus transversal que pour les autres genres.

O. Roger (1900, p. 23) étudie à la suite de O. Fraas (1870) la disposition des facettes articulaires pour l'astragale ; j'ai déjà eu l'occasion de dire que cette disposition était très variable. Il note aussi l'existence d'une petite facette pour le péroné, dont il précise qu'elle est caractéristique du genre.

+ cf. Prosantorhinus sp. D. :

Le calcanéum est court, large et allongé d'avant en arrière : il n'est pas plus haut qu'un petit D. sumatrensis (tabl. 69) avec des proportions bien différentes : le diamètre antéro-postérieur au niveau du bec représente 62,2 % de la hauteur. Le sustentaculum brisé ne permet pas d'en connaître la largeur relative.

Sur la face latérale (fig. 47 H 1) le bord supérieur décrit une courbe régulièrement convexe, et la différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et la pointe antérieure de la tubérosité est moyenne ; le développement vers l'avant de cette pointe est bien marqué mais inférieur à celui du bec. Le bord postérieur de la face est concavo-convexe. Le bord distal est court et fortement oblique.

K. Heissig (1972 b, p. 68) note pour le genre la hauteur de la tubérosité ce qui est exact par rapport à la taille relative de l'os.

c) Le cuboïde (fig. 48, tableau 70)

Principales figurations récentes :

J. Santafé, 1978, pl. III fig. 3 pour A. simorreense et pl. V fig. 3 et 4 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 6

A. incisivum : 9

A. simorreense : 2

D. sansaniensis : 2

D. steinheimensis : 1

D. schleiermacheri : 5

D. pachygnathus : 2

Brachypotherium : 2

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 70.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est aussi long et à peu près aussi haut que celui de D. sumatrensis mais il est plus étroit et ses faces articulaires ont des proportions différentes (tabl. 70). Les coefficients de variation sont du même ordre que pour les espèces actuelles.

La face antérieure est haute et étroite avec un bord médial nettement plus court que le bord latéral. La face est plus haute que large, et la hauteur représente en moyenne 108,8 % de la largeur de la face.

En face médiale (fig. 48 A 2) le contour général est beaucoup plus haut en arrière qu'en avant. Les facettes articulaires supérieures et médianes sont fusionnées en un seul ensemble continu. La facette antéro-inférieure est isolée, à contour triangulaire et de surface très variable.

L'articulation proximale (fig. 48 A 3) comporte une facette externe à peu près aussi large que l'interne mais plus courte que celle-ci ; il n'y a pas décalage sensible vers l'avant du bord antérieur de l'une des facettes par rapport à l'autre.

+ A. incisivum :

L'os est un peu plus long et large que celui de l'espèce précédente, mais il est plus bas et ses proportions sont différentes (tabl. 70).

La face antérieure (fig. 48 B 1) est relativement basse, son bord médial est un peu plus court que son bord latéral. Les deux bords ont un dessin irrégulier, concavo-convexe. Elle est en moyenne plus large que haute, sa hauteur représente 88,7 % de sa largeur.

En face médiale (fig. 48 B 2) le contour est nettement plus haut en arrière de l'os (niveau de l'arrière des facettes articulaires proximale et distale) qu'en avant, et le bord antérieur est oblique vers l'avant et le bas. Les facettes articulaires supérieures et médianes sont plus ou moins fusionnées. La facette antéro-inférieure est isolée, triangulaire et assez vaste.

L'articulation proximale a ses deux facettes de même largeur. Il n'y a pas de décalage du bord antérieur de l'une des facettes par rapport à l'autre, mais la facette interne est toujours un peu (parfois nettement) plus longue que la facette externe, son bord postérieur se situant plus en arrière.

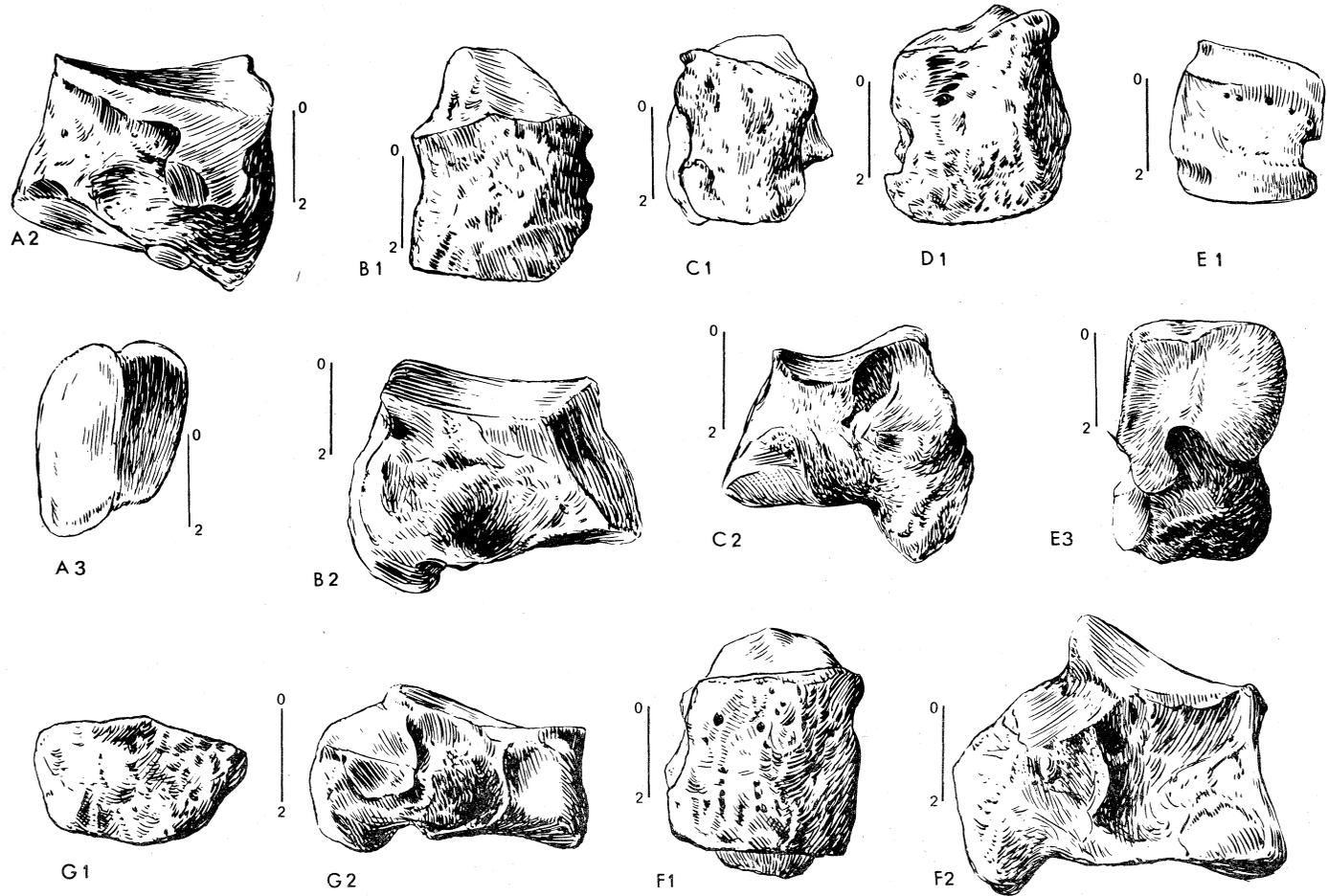


Fig. 48 – Cuboïdes des rhinocéros du Miocène supérieur. Vues antérieure (1), médiale (2), proximale (3).

A : *A. tetradactylum*, Sansan, Fac. Catho. Toulouse,
d'après un schéma de terrain

D : *D. sansaniensis*, La Grive, n° L Gr 781, ML

F : *D. schleiermacheri*, Montredon, n° 210370 ex Mtn 116, FSL

B : *A. incisivum*, Budenheim, n° A 2, moulage Univ. Strasbourg

C : *A. simorreense*, La Grive, n° 5259, FSL

E : *D. steinheimensis*, Steinheim, BMNH, d'après un schéma de terrain

G : *Brachypotherium* sp., La Grive, n° L Gr 3212, ML

L'articulation distale est triangulaire.

J. J. Kaup (1834, p. 45, 61 etc. . .) a noté que la face antérieure est plus large que haute, et que la tubérosité postérieure est relativement moins forte mais plus longue que pour D. schleiermachi. J. Santafé (1978, p. 445) distingue le cuboïde de la forme particulière de Can Ponsic à ses surfaces articulaires moins marquées, ses facettes pour l'astragale et le calcaneum moins vastes et ses protubérances des faces médiale et latérale plus fortes.

+ A. simorreense :

Le cuboïde est en moyenne plus petit que celui de A. tetradactylum et donc que celui de toutes les espèces actuelles (tabl. 70).

La face antérieure (fig. 48 C 1) est haute et étroite, à contour trapézoïdal, à bord médial plus court que le bord latéral ; ces deux bords ont un dessin irrégulier avec une dépression médiane. La hauteur représente en moyenne 103,8 % de la largeur.

En face médiale (fig. 48 C 2) l'os est plus haut en arrière qu'en avant et son bord antérieur est oblique vers l'avant et le bas. La face présente une facette articulaire antéro-supérieure isolée, longue et basse, trapézoïdale, un ensemble articulaire postéro-supéro-médian fortement déprimé et bien développé verticalement, une facette antéro-inférieure isolée et triangulaire.

L'articulation proximale comporte deux facettes de même largeur, dont le bord antérieur se situe au même niveau. La facette interne est beaucoup plus longue que l'externe avec un fort décalage vers l'arrière de son bord postérieur.

L'articulation distale est un trapèze aux angles arrondis.

+ D. sansaniensis :

Le cuboïde a une longueur et une largeur proches de celles de A. tetradactylum avec des hauteurs et des dimensions articulaires bien différentes (tabl. 70).

La face antérieure (fig. 48 D 1) est plus haute que large (la hauteur représente 109,5 % de la largeur) avec un bord latéral nettement plus haut que le bord médial. Ces deux bords sont en S, le bord inférieur est arrondi.

En face médiale le contour général n'est pas beaucoup plus haut en arrière qu'en avant. Parmi les facettes articulaires, l'ensemble supérieur et postéro-médian est d'un seul tenant. La facette antéro-inférieure est petite, triangulaire et pas franchement délimitée par rapport à l'articulation distale.

L'articulation proximale comporte une facette externe plus large que l'interne, et un peu plus longue, ses bords antérieur et postérieur étant décalés respectivement vers l'avant et vers l'arrière.

L'articulation distale est triangulaire.

+ D. steinheimensis :

Le cuboïde est très petit (tabl. 70), beaucoup plus que celui des autres espèces.

La face antérieure (fig. 48 E 1) est à peine moins haute que large, la hauteur représentant 97,1 % de la largeur. Son bord supérieur est droit, son bord inférieur convexe ; le bord latéral irrégulièrement convexe est à peine plus haut que le bord médial qui est déprimé en son milieu.

En face médiale la hauteur n'est pas beaucoup plus forte vers l'arrière qu'en avant. Le bord antérieur est faiblement oblique vers l'avant et le bas.

	<i>A. tetradactylum</i>					<i>A. simorrense</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	6	57,33	53,5 – 61,5	3,2041	5,5886	2	55,5	52 – 59
I	5	35,0	32 – 38	2,6692	7,6264	2	32,75	30,5 – 35
H	6	54,50	52 – 58,5	3,1144	5,7146	2	54,75	49,5 – 60
DAP artic. prox.	6	43,50	40,5 – 48	2,6457	6,0821	2	36,5	34 – 39
DT artic. prox.	5	35,70	31 – 40,5	3,8826	10,8757	1	32	
H face ant.	6	38,08	33,5 – 41	2,7095	7,1147	2	34	32,5 – 35,5
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Bordeaux, Mus. Toulouse)					La Grive (FSL); Can Ponsic (Sabadell)		
	<i>A. incisivum</i>					<i>D. sansaniensis</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	9	62,28	56 – 66	3,4651	5,5639	1	55,5	
I	9	39,67	35 – 45	3,0000	7,5630	2	36,75	34 – 39,5
H	9	51,94	43 – 59	5,9395	11,4343	1	45,5	
DAP artic. prox.	9	40,22	35 – 45	3,9773	9,8884	2	41,25	38,5 – 44
DT artic. prox.	8	38,06	32 – 45	4,4516	11,6955	2	39,25	38,5 – 40
H. face ant.	9	35,17	30 – 38	2,5495	7,2497	2	40,25	37 – 43,5
Origine et conservation	Budenheim (moulage Fac. Strasbourg); Can Ponsic (Sabadell); Can Llobateres (Sabadell); Höwenegg (Karlsruhe)					Sansan (Mus. Toulouse); La Grive (ML)		
	<i>D. schleiermacheri</i>					<i>D. steinheimensis</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	valeur	
L	5	71,80	69 – 76	2,7064	3,7694	1	52,5	
I	5	46,50	40,5 – 51,5	4,4581	9,5873	1	34,5	
H	5	63,20	61 – 67	2,3874	3,7776	1	49	
DAP artic. prox.	5	43,30	41 – 48	3,1144	7,1927	1	36,5	
DT artic. prox.	5	47,20	45,5 – 52	2,7522	5,8310	1	35	
H. face ant.	5	43,90	41,5 – 46,5	2,2748	5,1819	1	33,5	
Origine et conservation	Montredon (FSL); Luberon (MNHN); Concud (Mus. Madrid, BMNH)					Steinheim (BMNH)		
	<i>D. pachygnathus</i>					<i>Brachypotherium</i>		
	n	moyenne	mini-maxi			n	moyenne	mini-maxi
L	1	73				2	62,25	62 – 62,5
I	2	48,5	48 – 49			2	43,25	40 – 46,5
H	1	67				2	36,0	33,5 – 38,5
DAP artic. prox.	2	48	45 – 51			2	42,25	40 – 44,5
DT artic. prox.	2	49,25	48 – 50,5			2	39,75	34 – 45,5
H. face ant.	2	46,25	45,5 – 47			2	26,25	24,5 – 28
Origine et conservation	Pikermi (ML, Mus. Bordeaux)					La Grive (FSL, ML)		

Tabl. 70 – Dimensions comparées des cuboïdes des rhinocéros du Miocène supérieur.

L'articulation proximale est large (fig. 48 E3). Sa facette interne est plus étroite et plus longue que sa facette externe, avec un bord postérieur nettement décalé en arrière.

+ D. schleiermacheri :

Le cuboïde est gros, aussi long et large en moyenne que celui d'un Rh. sondaicus mais sensiblement plus haut (tabl. 70). Le coefficient de variation de la largeur est élevé.

La face antérieure (fig. 48 F1) est trapézoïdale. Le bord latéral est à peu près rectiligne et un peu plus haut que le bord médial qui est déprimé en son milieu. Le bord inférieur est rectiligne. La face est un peu plus large que haute : la hauteur représente 94,4 % de la longueur.

En face médiale (fig. 48 F2) le profil est nettement plus haut en arrière (niveau de l'arrière des faces articulaires proximale et distale) qu'en avant. Le bord antérieur est légèrement oblique vers l'avant et le bas. Les facettes articulaires supérieures et médianes sont fusionnées mais la partie de l'ensemble qui correspond à la facette antéro-supérieure est très réduite. La facette antéro-inférieure est en demi cercle et assez petite.

L'articulation proximale comporte une facette externe un peu plus large en avant et moins large en arrière que la facette interne. La longueur des deux facettes est à peu près identique, mais l'avant et l'arrière de la facette interne sont décalés vers l'arrière.

L'articulation distale est vaste et triangulaire.

+ D. pachygnathus (D. bicornis) :

Le cuboïde est encore plus grand que dans l'espèce précédente (tabl. 70), il atteint les dimensions maximales observées chez D. bicornis.

La face antérieure est trapézoïdale avec un bord latéral nettement plus haut que le bord médial, et un bord inférieur rectiligne. La face est un peu plus large que haute, la hauteur représente 95,4 % de la largeur.

+ Brachypotherium :

L'os est plat, massif, avec des proportions bien différentes de toutes celles des espèces actuelles (tabl. 70).

La face antérieure (fig. 48 G1) est un trapèze inversé, la grande base étant le bord supérieur. Le bord inférieur est légèrement convexe ; les bords médial et latéral ont sensiblement la même hauteur. La face est beaucoup plus large que haute, la hauteur représentant 60,7 % de la largeur.

En face médiale (fig. 48 G2) le contour général est bas, la hauteur est à peine plus forte en arrière, le bord antérieur est faiblement oblique. Les facettes articulaires sont regroupées en deux ensembles, un antérieur réparti sur toute la hauteur de l'os et correspondant à la fusion des deux facettes antérieures, et un postéro-médian.

L'articulation proximale est très élargie en avant, les deux facettes ont la même largeur et leur bord antérieur est au même niveau ; la facette interne s'étend plus vers l'arrière.

O. Roger (1900, p. 24) avait défini l'os comme un bloc prismatique bas.

d) Le naviculaire (fig. 49, tableau 71)

Principales figurations récentes :

J. Santafé, 1978, pl. VI fig. 6-7 pour A. incisivum et pl. XVIII fig. 6 pour D. sansaniensis.

Matériel :

A. tetradactylum : 6

A. incisivum : 6

A. simorrense : 4

D. sansaniensis : 1

D. schleiermachersi : 4

D. pachygnathus : 1

Brachypotherium : 3

cf. Prosantorhinus sp. D : 1

Les origines et lieux de conservation sont précisés dans le tableau 71.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Le naviculaire est presque aussi long que celui de D. bicornis, et il est en moyenne un peu plus haut, mais il est très étroit, plus même que celui de D. sumatrensis (tabl. 71) : la largeur représente 60,1 % de la longueur moyenne. Les coefficients de variation sont normaux.

En face latérale la petite facette antéro-supérieure est basse et longue, elle passe directement à la grande facette postérieure qui occupe toute la hauteur de l'os jusqu'au bord postérieur de la face.

La face proximale (fig. 49 A 1) est beaucoup plus longue que large. Elle est munie d'une petite échancrure postéro-latérale.

+ A. incisivum :

L'os a une longueur et une hauteur proches de celles de l'espèce précédente mais sa largeur est plus grande : elle représente 80,4 % de la longueur moyenne (tabl. 71).

En face latérale (fig. 49 B 2) la facette articulaire antérieure est bien développée et s'étend en avant sur presque toute la hauteur de l'os. Elle passe progressivement par un pont très mince à la facette postérieure qui n'occupe qu'un peu plus de la moitié de la hauteur et ne s'étend pas jusqu'au bord postérieur de la face. Ce bord est sinueux, avec une forte tubérosité distale.

La face proximale (fig. 49 B 1) est un peu plus longue que large, le contour de la surface articulaire se caractérise par un angle antéro-médial presque droit, il n'y a pas de véritable échancrure postérieure ; les bords antérieur, médial et postérieur sont presque rectilignes.

La face distale montre un contour proche de celui de la face proximale mais les limites de l'articulation sont beaucoup plus tourmentées, avec un grand rentrant sur le bord postérieur et sur le bord latéral.

J. Santafé (1978, p. 240-241) a relevé l'allure trapézoïdale de la face proximale, en notant que la variabilité individuelle porte sur l'extension du bord postérieur qui peut ou non dépasser celle du bord antérieur. Il considère aussi (p. 444) que la forme trapézoïdale est typique du genre, comme l'angle plat des deux facettes distales pour le grand et le premier cunéiforme.

D'après les fig. 6 et 7 de sa pl. VI la forme particulière de Can Ponsic a un contour moins rectangulaire que la forme type, tant en vue proximale qu'en vue distale.

+ A. simorrense :

Pour une longueur et une hauteur proches de celles des plus petits exemplaires de D. sumatrensis, le naviculaire est plus étroit : la largeur représente 77,5 % de la longueur moyenne (tabl. 71).

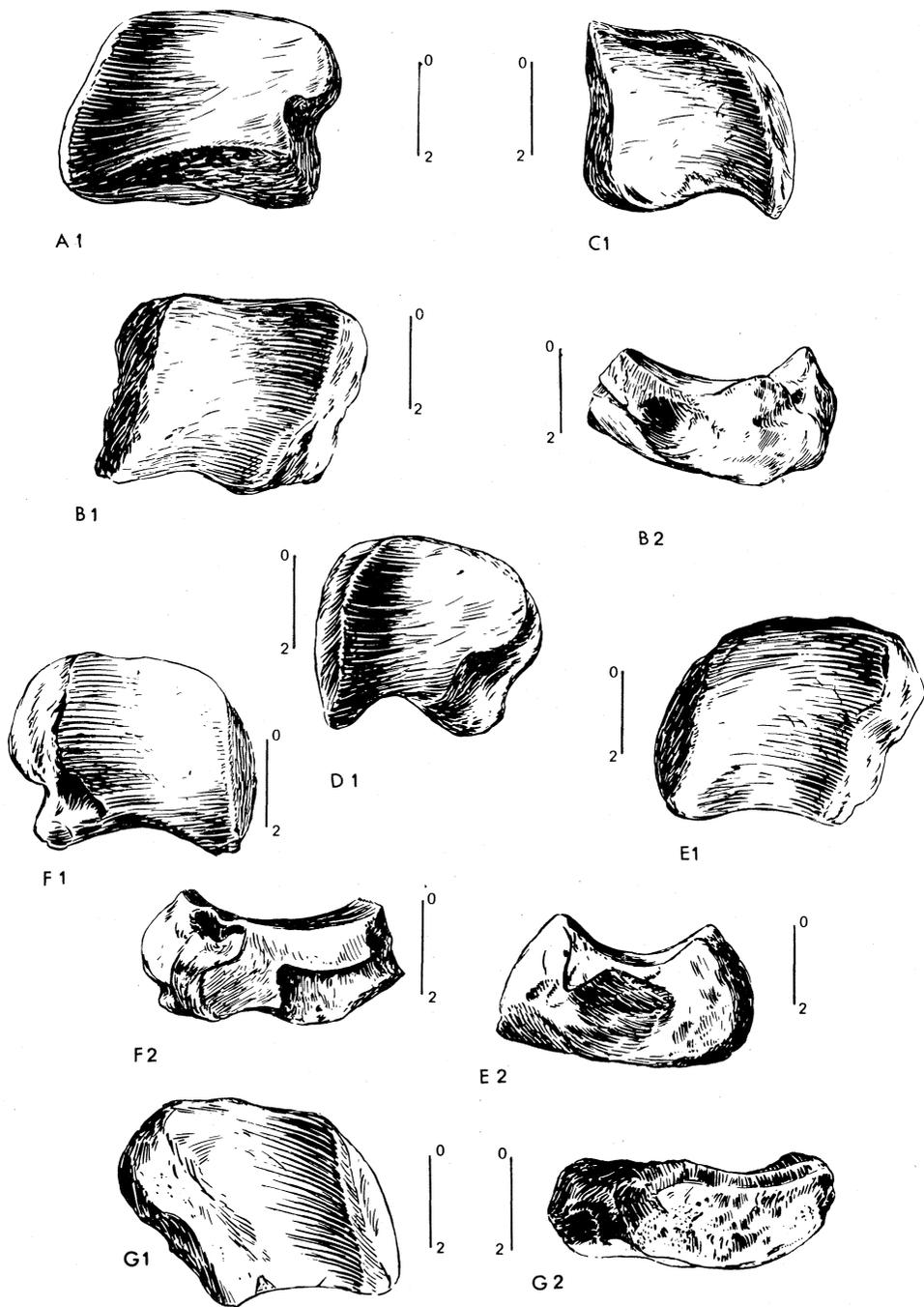


Fig. 49 – Naviculaires des rhinocéros du Miocène supérieur. Vues proximale (1) et latérale (2).

A : *A. tetradactylum*, Sansan, Fac. Catho.

Toulouse, d'après un schéma de terrain

C : *A. simorreense*, Can Ponsic, Mus. Sabadell, d'après un schéma de terrain

E : *D. schleiermacheri*, Eppelsheim, n^o Rh 6, moulage Univ. Strasbourg

B : *A. incisivum*, Eppelsheim, moulage Univ. Strasbourg

D : *D. sansaniensis*, Sansan, Mus. Toulouse, d'après un schéma de terrain

F : *Brachypotherium* sp., La Grive, n^o L Gr 801, ML

G : cf. *Prosantothinus* sp. D, Montredon, n^o 210482, FSI

<i>A. tetradactylum</i>						<i>A. incisivum</i>					
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	
L	6	57,17	53 – 62,5	3,1091	5,4387	6	55,42	51 – 64	4,7583	8,5864	
I	6	39,50	36 – 42,5	2,6267	6,6500	6	44,58	40 – 50	3,7738	8,4646	
H	6	28,83	25 – 30,5	1,9916	6,9074	6	27,92	26 – 30	1,4634	5,2421	
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Toulouse, Fac. Toulouse, Mus. Bordeaux)					Eppelsheim (moulage BMNH); Can Ponsic (Sabadell); Höwenegg (Karlsruhe); Villadecabals La Tarumba (Sabadell)					

<i>A. simorreense</i>				<i>D. sansaniensis</i>		<i>D. pachygnathus</i>	
	n	moyenne	mini-maxi	n	valeur	n	valeur
L	4	48,88	47 – 52,5	1	50	1	65
I	4	37,88	36,5 – 40	1	45	1	49,5
H	4	24,25	23 – 26	1	28	1	30
Origine et conservation	Simorre (BMNH); Höwenegg (Karlsruhe); Can Ponsic (Sabadell)			Sansan (Mus. Toulouse)		Pikermi (ML)	

<i>D. schleiermacheri</i>				<i>Brachypotherium</i>		cf. <i>Prosantorhinus</i> sp. D		
	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	n	valeur
L	3	65,33	61,5 – 70	3	63,17	55 – 69,5	1	62
I	4	50,38	46 – 54,5	3	52,17	46,5 – 59,5	1	44
H	4	31,88	30,5 – 34	3	32,50	28,5 – 37	1	25
Origine et conservation	Eppelsheim (moulage Fac. Strasbourg); Montredon (FSL); Concud (BMNH)			Sansan (Mus. Toulouse); Steinheim (BMNH); La Grive (ML)			Montredon (FSL)	

Tabl. 71 – Dimensions comparées des naviculaires des rhinocéros du Miocène supérieur.

La face proximale un peu plus longue que large présente une articulation en quart de cercle avec un bord médial et un bord postérieur légèrement déprimés (fig. 49 C 1). Nous ne retrouvons donc pas ici le contour trapézoïdal des acérathères sensu stricto.

+ D. sansaniensis :

Le naviculaire a des dimensions et proportions proches de celles de D. sumatrensis (tabl. 71). La largeur représente 90 % de la longueur.

La face proximale (fig. 49 D 1) a un contour irrégulier, plus ou moins losangique ; le contour de l'articulation montre un angle antéro-médial très arrondi, un angle antéro-latéral pointu et très étiré vers l'extérieur, un bord postérieur fortement sinusoidal.

J. Santafé (1978, p. 368) insiste sur le contour rhomboïdal de la face proximale et sur sa concavité.

+ D. schleiermacheri :

Le naviculaire est grand, sa taille et ses proportions sont proches de celles de Rh. son-daicus (tabl. 71). La largeur représente 77,1 % de la longueur.

En face latérale (fig. 49 E 2) la facette antéro-supérieure est triangulaire, petite, peu développée en hauteur et complètement séparée de la facette postérieure qui s'étend sur toute la hauteur de l'os au contact du bord postérieur de la face.

La face proximale (fig. 49 E 1) est plus longue que large, avec une faible échancrure postérieure et un angle antéro-médial obtus arrondi, un angle antéro-latéral épais et saillant, un bord latéral déprimé.

Sur la face distale le contour est plus allongé, le bord articulaire postérieur est fortement échancré. La tubérosité postéro-médiale est massive.

+ D. pachygnathus (Gaudry, 1862) :

L'os n'est pas plus gros que la moyenne de ceux de D. schleiermacheri, avec des proportions très voisines (tabl. 71). La largeur représente 76,2 % de la longueur.

A. Gaudry (1862, p. 193) note une très forte variabilité individuelle dans cette espèce.

+ Brachypotherium :

Le naviculaire est du même ordre de grandeur que ceux des deux espèces précédentes (tabl. 71) mais il est relativement plus large (la largeur représente 82,6 % de la longueur) et sa forme est assez différente.

En face latérale (fig. 49 F 2) la facette articulaire antéro-supérieure est assez haute, s'étend sur la moitié antérieure de la face et fusionne en arrière avec la facette postérieure qui occupe toute la hauteur et la moitié postérieure de la face.

La face proximale (fig. 49 F 1) est large, à bords antérieur et médial presque droits, avec une échancrure postéro-latérale suivie d'une tubérosité bien détachée du reste de l'os. La pointe antéro-externe est saillante.

Le contour de la face distale montre nettement l'échancrure et la tubérosité. Le contour articulaire est irrégulier.

O. Roger (1900, p. 25) avait remarqué que l'os est plus bas et plus plat que dans les autres genres, ce qui ne me paraît pas tout à fait exact.

+ cf. Prosantorhinus sp. D :

Le seul spécimen disponible est aussi long qu'un naviculaire de D. schleiermachi mais plus étroit (la largeur représente 71 % de la longueur) et surtout plus bas (tabl. 71).

Autant qu'il soit possible de se rendre compte, car la pièce est roulée, la face latérale (fig. 49 G 2) comporte une facette antéro-supérieure longue et basse qui vient fusionner avec la facette postérieure qui semble occuper toute la hauteur de l'os.

La face proximale dessine (fig. 49 G 1) un parallélogramme, avec une faible échancrure du bord postérieur et un fort développement de la tubérosité postéro-médiale.

e) Le grand cunéiforme (fig. 50, tableau 72)

Principales figurations récentes :

J. Santafé, 1978, pl. III fig. 2 pour A. simorrense et pl. VI fig. 4 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 3

A. incisivum : 4

A. simorrense : 1

D. schleiermachi : 2

D. pachygnathus : 1

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 72.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est en moyenne un peu plus petit que celui de D. bicornis (tabl. 72), et sa largeur représente 87,9 % de sa longueur.

La face antérieure est haute, avec un bord médial à peu près droit et un bord latéral légèrement oblique. L'angle latéro-inférieur est faiblement aigu, l'angle médio-inférieur est droit.

En vue distale l'angle antéro-interne est légèrement obtus. Le bord antérieur est nettement convexe, et il existe une apophyse postéro-supérieure.

+ A. incisivum :

Le grand cunéiforme est un peu plus court, un peu plus étroit, et un peu plus haut que dans l'espèce précédente, ses dimensions sont très proches de la moyenne des D. sumatrensis actuels (tabl. 72) ; sa largeur représente 92,5 % de sa longueur.

La face antérieure (fig. 50 A 1) a un bord médial presque droit et un bord latéral faiblement oblique. L'angle latéro-inférieur est faiblement aigu, l'angle médio-inférieur est droit.

En face médiale les trois facettes articulaires sont distinctes, la facette supérieure étant assez variable dans sa forme, comme l'a noté J. Santafé (1978, p. 243) et la facette antéro-inférieure est à peine distincte. Il y a une apophyse postéro-supérieure.

Sur la face distale (fig. 50 A 2) l'angle antéro-interne est presque droit. J. Santafé remarque aussi (p. 242) une variabilité dans l'articulation avec le semi-lunaire.

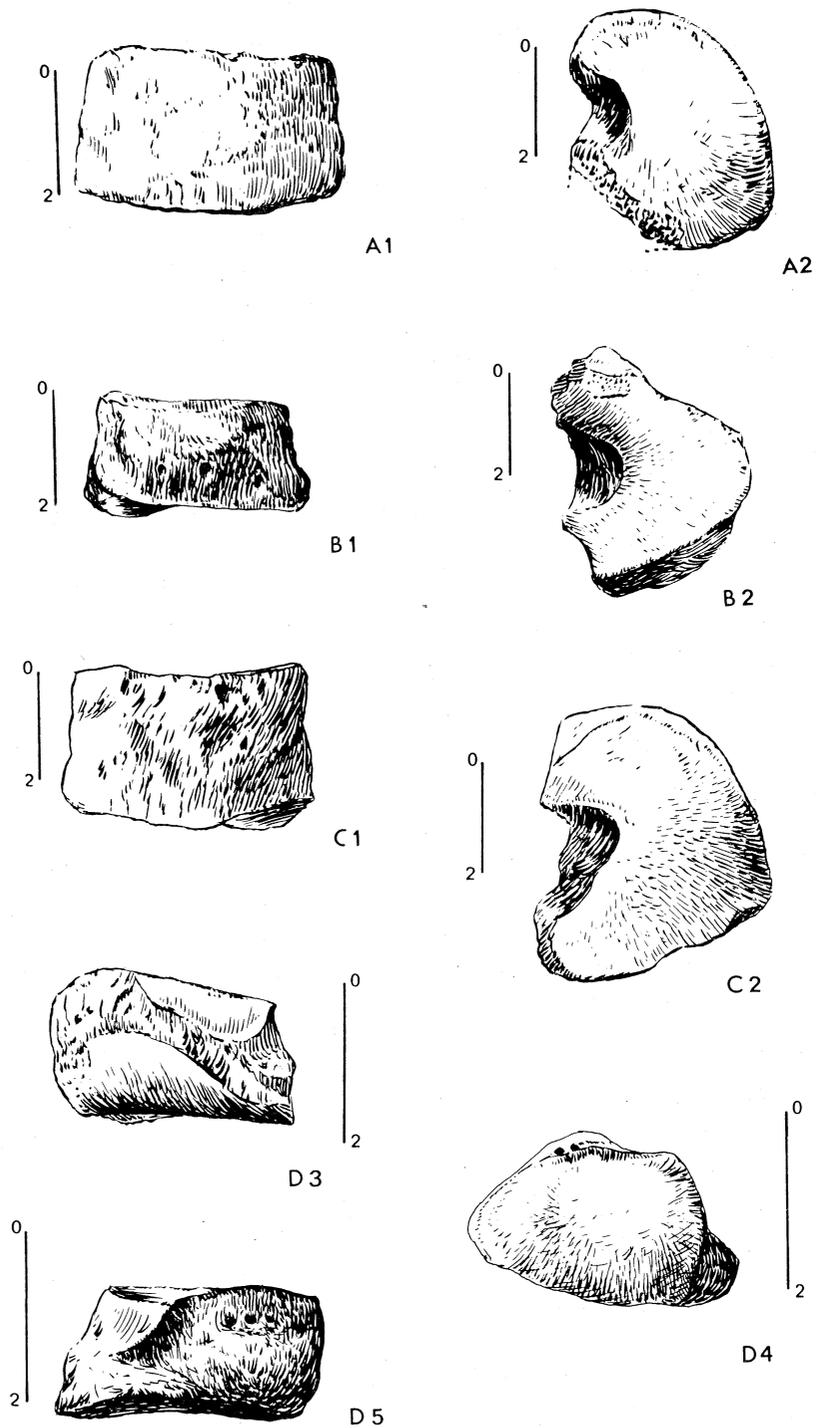


Fig. 50 — Cunéiformes des rhinocéros du Miocène supérieur.

A-C : Grand cunéiforme

D : Petit cunéiforme

1 : vue de face 2 : vue distale

3 : vue latérale 4 : vue proximale 5 : vue médiale

A : *A. incisivum*, Soblay, n° Sob 139, FSL
 C : *D. schleiermacheri*, Montredon, n° 210403
 ex Mtn 124, FSL

B : *A. simorreense*, Montredon, n° 210368 ex Mtn
 131, FSL
 D : *D. schleiermacheri*, Montredon, n° 210273 ex
 Mtn 241, FSL

	<i>A. tetradactylum</i>			<i>A. incisivum</i>			<i>A. simorrense</i>	<i>D. schleiermachi</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	n	moyenne	mini-maxi	n valeur	n	moyenne	mini-maxi
L	3	46,83	46 – 47,5	3	42,83	41,5 – 44,5	1 env. 43	1	49	
I	3	41,17	40,5 – 42	4	39,63	36,5 – 43,5	1 38,5	2	46,25	45 – 47,5
H	3	24,50	23,5 – 25	4	25,50	24 – 27	1 22,5	2	30	30 – 30
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Toulouse)			Can Ponsic (Sabadell); Soblay (FSL)			Montredon (FSL)	Montredon (FSL)		

	<i>D. pachygnathus</i>	
	n	valeur
L	1	52
I	1	52
H	1	27,5
Origine et conservation	Pikermi (Florence)	

Tabl. 72 – Dimensions comparées des grands cunéiformes des rhinocéros du Miocène supérieur.

	<i>A. tetradactylum</i>		<i>A. incisivum</i>		<i>D. sansaniensis</i>		<i>D. schleiermachi</i>	
	n	valeur	n	valeur	n	valeur	n	valeur
L	1	30	1	32	1	32	1	31
I	1	24	1	22	1	26	1	21,5
H	1	15,5	1	17	1	17	1	17,5
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse)		Can Ponsic (Sabadell)		Sansan (Mus. Toulouse)		Montredon (FSL)	

Tabl. 73 – Quelques dimensions comparées de petits cunéiformes de rhinocéros du Miocène supérieur.

	<i>A. tetradactylum</i>		
	n	moyenne	mini-maxi
L	2	57,5	57 – 58
DT	2	32,0	31 – 33
DAP	2	22,75	22 – 23,5
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Bordeaux)		

Tabl. 74 – Dimensions des premiers cunéiformes d'*Aceratherium tetradactylum*.

+ A. simorrense :

Le grand cunéiforme est plus petit que celui des espèces actuelles, sa longueur atteint celle d'un D. sumatrensis moyen mais sa largeur ne dépasse pas celle d'un petit individu de cette espèce et sa hauteur est bien plus faible (tabl. 72). La largeur représente 89,5 % de la longueur.

La face antérieure (fig. 50 B 1) est basse, avec un bord médial droit et un bord latéral oblique vers le bas et l'extérieur. L'angle latéro-inférieur est aigu, l'angle médio-inférieur est droit.

En face latérale la facette pour le cuboïde est bien nette, à contour trapézoïdal.

En face médiale la facette supérieure est longue, basse, bien distincte. La facette antéro-inférieure n'est pratiquement pas discernable, la facette postéro-inférieure triangulaire est par contre bien délimitée. Il y a amorce d'une apophyse postéro-supérieure.

Sur la face distale (fig. 50 B 2) le bord antérieur est nettement convexe et l'angle antéro-interne est à peu près droit.

+ D. schleiermacheri :

Le grand cunéiforme est aussi long, plus large et beaucoup plus haut que la moyenne de ceux de D. bicornis (tabl. 72). Sa largeur représente 94,4 % de sa longueur.

La face antérieure (fig. 50 C 1) est haute, avec un bord latéral concave et un bord médial irrégulier déprimé en son milieu. L'angle latéro-inférieur est presque droit, l'angle médio-inférieur est obtus.

En face médiale les trois facettes sont bien distinctes et bien délimitées, l'antéro-inférieure semi-elliptique étant la plus vaste des trois. Il n'y a pas d'apophyse postéro-supérieure.

En face latérale la facette antéro-inférieure est aussi très nette, à contour trapézoïdal.

Sur la face distale (fig. 50 C 2) le bord antérieur est régulièrement convexe. L'angle antéro-interne est droit.

+ D. pachygnathus :

Le seul grand cunéiforme dont j'ai disposé est aussi large et aussi haut mais un peu plus court que la moyenne de ceux de C. simum. Sa largeur est égale à sa longueur (tabl. 72).

f) Le petit cunéiforme (fig. 50, tableau 73)

Principales figurations récentes :

J. Santafé, 1978, pl. VI fig. 5 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 1

A. incisivum : 1

D. sansaniensis : 1

D. schleiermacheri : 1

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 73.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est plus court, plus bas mais plus large que celui de D. bicornis (tabl. 73).

En face latérale le bord supérieur n'est pas sensiblement plus court que le bord inférieur.

La face articulaire proximale est terminée en arrière par un pan coupé très net.

La face distale est arrondie et fortement élargie en avant.

+ A. incisivum :

Les dimensions sont du même ordre que pour l'espèce précédente, et je n'ai pas trouvé sur le seul exemplaire dont j'ai disposé (que par ailleurs J. Santafé a décrit en 1978, p. 244) de caractère remarquable.

+ D. sansaniensis :

Le petit cunéiforme est très légèrement plus grand que celui des espèces précédentes (tabl. 73). En dehors d'une face articulaire proximale bien plus courte que la distale, je n'y ai pas relevé de caractère particulier.

+ D. schleiermacheri :

Les dimensions du seul exemplaire dont j'ai pu disposer sont du même ordre que pour les espèces précédentes, ici encore l'os est aussi large et aussi haut que la moyenne des D. bicornis, mais plus court (tabl. 73).

En face latérale (fig. 50 D 3) la facette pour le grand cunéiforme s'étend sur les trois quarts postérieurs du bord proximal. Le bord proximal est un peu plus court que le bord distal. La face médiale est représentée fig. 50 D 5.

La face articulaire proximale (fig. 50 D 4) est terminée en arrière par un pan coupé très net, elle est large et relativement courte.

La face distale est allongée, triangulaire ; son élargissement antérieur ne se fait pas selon un arrondi régulier comme chez A. tetradactylum et A. incisivum.

g) Le premier cunéiforme (tableau 74)

Les seuls que je connaisse dans le Miocène moyen et supérieur d'Europe Occidentale sont deux exemplaires de A. tetradactylum recueillis à Sansan. Leurs dimensions sont proches de la moyenne des D. bicornis.

K. LE METATARSE

a) Le Mt II (fig. 51 et 52, tableau 75)

Principales figurations récentes :

K. Heissig, 1976, fig. 33 pour A. simorrense.
J. Santafé, 1978, pl. VII fig. 1 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 5 dont 3 complets
A. incisivum : 5
A. simorrense : 3
D. sansaniensis : 3
D. schleiermacheri : 3 dont 2 complets
D. pachygnathus : 4

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 75.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

Le Mt II est aussi long que celui de C. simum (tabl. 75) mais il est beaucoup plus mince, avec des proportions totalement différentes : les quatre diamètres transversaux représentent en moyenne et respectivement 19,2; 19; 24,6 et 22,2 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 51 A1) est réniforme, étroite, allongée. Son point le plus antérieur est un peu en arrière du point le plus antérieur de l'épiphyse car la tubérosité antérieure a un développement médiocre.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 51 A2) les deux facettes articulaires sont bien distinctes et largement séparées ; la facette la plus postérieure est plus développée verticalement que l'antérieure, et se situe un peu plus distalement ; elle est un peu plus étroite et subdivisée par une crête mousse.

Sur l'arrière et le côté médial de l'épiphyse la facette pour le premier cunéiforme est vaste, elliptique ou triangulaire, arrivant ou non selon les individus au contact de l'articulation proximale.

La section de la diaphyse (fig. 52 A) est sub-circulaire, assez régulière. L'élargissement distal de la diaphyse est assez faible.

+ A. incisivum :

Avec une longueur proche de celle de D. sumatrensis le Mt II est plus court que celui de l'espèce précédente (tabl. 75) et ses proportions sont différentes : les quatre diamètres transversaux représentent 20,9; 19,9; 27,5, et 25,2 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 51 B1) est plus petite et à contour plus irrégulier que chez A. tetradactylum. La tubérosité antérieure est relativement forte, de telle façon que le point le plus antérieur de l'articulation se situe nettement en arrière du point le plus antérieur de l'épiphyse.

En face latérale de l'épiphyse proximale l'articulation comporte deux facettes distinctes bien espacées. La facette antérieure est sub-circulaire et un peu plus grande que la postérieure, et se situe sensiblement plus haut. La facette postérieure est un peu plus petite, également sub-circulaire et subdivisée par une crête en une partie inférieure plus petite et une partie supérieure plus vaste.

Sur l'arrière et le côté médial de l'épiphyse la facette pour le premier cunéiforme est, selon J. Santafé (1978, p. 245) plane et à contour soit ovoïde, soit rectangulaire.

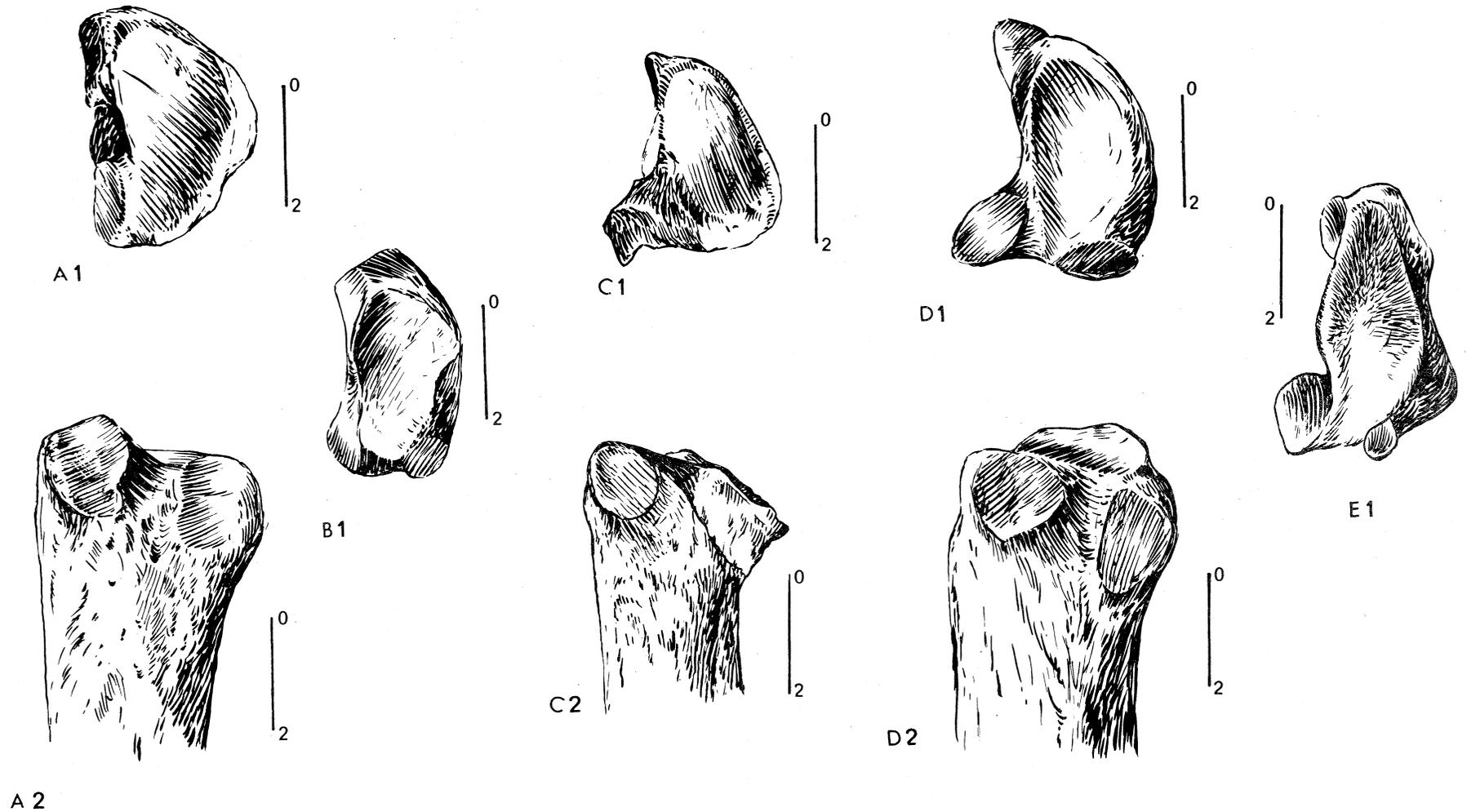


Fig. 51 — Mt II des rhinocéros du Miocène supérieur. Vues proximale (1) et latérale (2) de l'épiphyse proximale.

A : *A. tetradactylum*, Steinheim, n° 2098, FSL

B : *A. incisivum*, Can Ponsic, Mus. Sabadell, d'après un schéma de terrain

C : *D. sansaniensis*, La Grive, n° 348 V, FSL

D : *D. schleiermacheri*, El Fargue, Mus. Madrid, d'après un schéma de terrain

E : *D. pachygnathus*, Pikermi, Mus. Toulouse, d'après un schéma de terrain

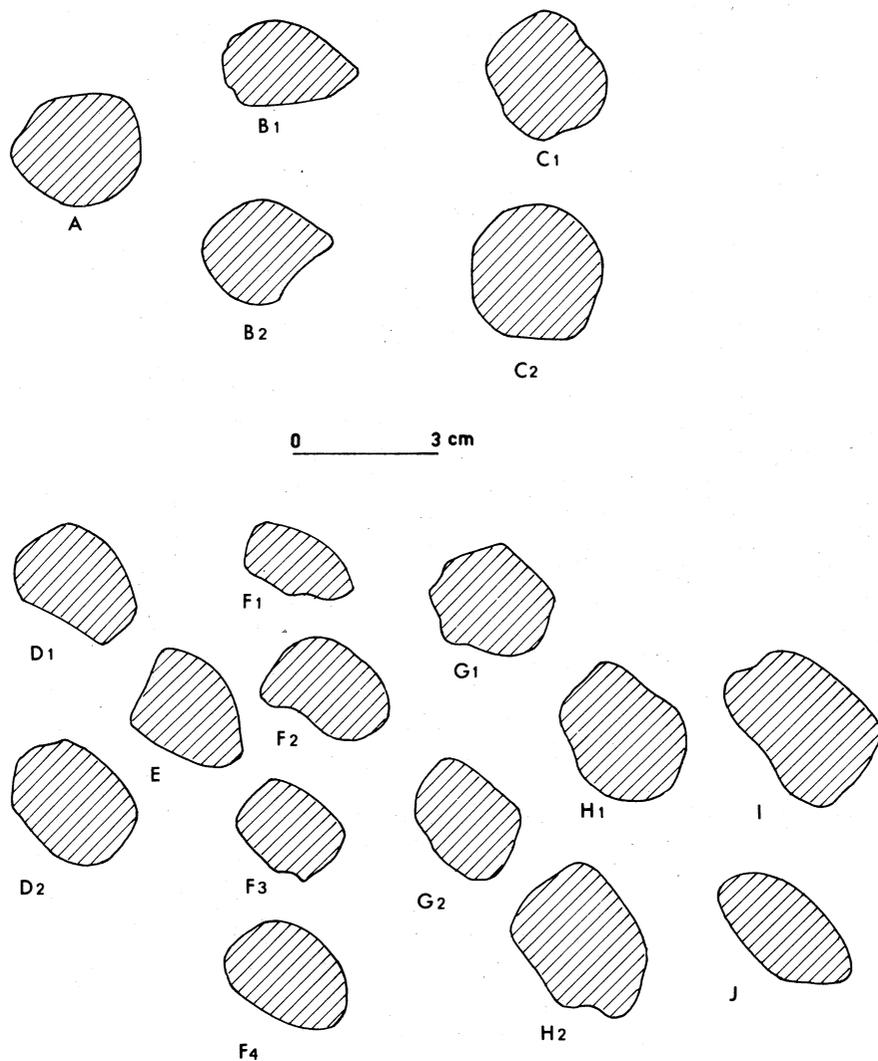


Fig. 52 – Sections médianes des diaphyses des Mt II (A-C) et des Mt IV (D-J) des rhinocéros du Miocène supérieur.

Mt II de :

A : *A. incisivum*, Oppenheim, moulage
Univ. Strasbourg

C : *D. schleiermacheri*
1 : Montredon, FSL
2 : El Fargue, Mus. Madrid

Mt IV de :

D : *A. tetradactylum*
1 : Sansan, Fac. Catho. Toulouse
2 : Polinya, Mus. Sem. Concil. Barcelone

G : *D. sansaniensis*
1 : Sansan, Mus. Toulouse
2 : La Grive, FSL

H : *D. schleiermacheri*
1 : Montredon, FSL
2 : El Fargue, Mus. Madrid

B : *D. sansaniensis*

1 : Simorre, BMNH
2 : La Grive, FSL

E : *A. incisivum*, Can Ponsic, Sabadell

F : *A. simorreense*
1 : La Cisterniga, Mus. Madrid
2 : Can Llobateres, Sabadell
3 : Soblay, Mus. Grand Sem. Belley
4 : Montredon, FSL

I : *D. pachygnathus*, Cenes de la Vega, Mus. Madrid
J : *Brachypotherium* sp., La Grive, ML

<i>A. tetradactylum</i>						<i>A. simorrense</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	3	149,33	136,5 – 165,5			3	108,0	106 – 111,5
DT prox.	5	28,70	25,5 – 31	2,0186	7,0336	3	26,67	25,5 – 27,5
DAP prox.	5	38,10	35 – 41,5	2,5347	6,6529	3	35,33	33,5 – 37
DT dia.	3	28,33	25 – 32			3	24,50	23 – 26,5
DAP dia.	3	27,50	22,5 – 35			3	18,0	17 – 20
DT maxi dist.	3	36,67	33,5 – 38,5			3	32,83	31 – 34,5
DT artic. dist.	3	33,17	26 – 40			3	30,50	30 – 31
DAP dist.	3	38,83	36 – 41			3	33,83	32,5 – 36
Origine et conservation	Sansan (Fac. Catho. Toulouse, Mus. Toulouse, Mus. Bordeaux); Steinheim (FSL)					Höwenegg (Karlsruhe)		
<i>A. incisivum</i>						<i>D. sansaniensis</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	5	129,70	117,5 – 137	8,4602	6,5228	3	135,33	133 – 137
DT prox.	4	27,13	26,5 – 28			2	26,75	26 – 27,5
DAP prox.	4	40,50	39,5 – 41,5			2	34,50	34 – 35
DT dia.	5	25,80	23,5 – 28	2,1679	8,4029	3	28,17	26,5 – 29
DAP dia.	5	21,20	19 – 24	1,9235	9,0732	3	20,33	19 – 22
DT maxi dist.	4	35,63	31 – 40			3	34,67	32 – 36
DT artic. dist.	5	32,70	29 – 37,5	3,5284	10,7903	2	34,25	33,5 – 35
DAP dist.	5	36,0	33 – 40,5	3,0207	8,3910	3	35,0	31 – 37
Origine et conservation	Oppenheim (moulage Fac. Strasbourg); Can Ponsic (Sabadell); Höwenegg (Karlsruhe)					Sansan (Mus. Toulouse); Simorre (BMNH); La Grive (FSL)		
<i>D. schleiermachi</i>						<i>D. pachygnathus</i>		
	n	moyenne	mini-maxi			n	moyenne	mini-maxi
L	2	153,0	150 – 156			4	152,75	147,5 – 156,5
DT prox.	2	37,25	34 – 40,5			4	33,0	30,5 – 37
DAP prox.	2	46,75	43 – 50,5			4	44,88	42,5 – 48
DT dia.	2	27,0	26 – 28			4	32,38	24 – 37,5
DAP dia.	2	27,75	27 – 28,5			4	25,38	23,5 – 27
DT maxi dist.	2	37,25	35,5 – 39			4	43,50	40 – 45
DT artic. dist.	2	35,0	33 – 37			4	39,38	36,5 – 41
DAP dist.	2	40,25	40 – 40,5			4	42,63	39 – 45
Origine et conservation	Montredon (FSL); Concud (Mus. Madrid); El Fargue (Mus. Madrid)					Pikermi (ML, Mus. Toulouse Florence, Turin)		

Tabl. 75 – Dimensions comparées des Mt II des rhinocéros du Miocène supérieur.

La diaphyse a une section grossièrement circulaire assez irrégulière; Elle est bien élargie dans sa partie distale.

+ A. simorreense :

Le Mt II est plus petit que celui de toutes les espèces actuelles (tabl. 75). Les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 24,7; 22,7; 30,4 et 28,2 % de la longueur moyenne, montrant des valeurs plus élevées que pour les Aceratherium, Dicerorhinus et Diceros du Miocène supérieur.

L'articulation proximale a un contour irrégulier, plus large en avant. Le point le plus antérieur de l'articulation est en arrière du point le plus antérieur de l'épiphyse car la tubérosité antérieure est plutôt forte.

Sur la face latérale de l'épiphyse proximale (voir la fig. 33, p. 78, de K. Heissig, 1976) les deux facettes articulaires sont distinctes, l'antérieure nettement plus vaste que la postérieure qui ne descend pas plus distalement. K. Heissig note que la facette postérieure est nettement subdivisée.

Le même auteur écrit que la facette pour le premier cunéiforme est petite, isolée, ovale et décalée en avant comme pour tous les acérathères.

+ D. sansaniensis :

Avec une longueur moyenne identique à celle des D. bicornis actuels le Mt II de D. sansaniensis se situe entre ceux de A. tetradactylum et A. incisivum (tabl. 75). Les quatre diamètres transversaux représentent 19,8; 20,8; 25,6 et 25,3 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 51 C 1) est réniforme, étroite, allongée, avec son maximum de largeur dans sa moitié postérieure. Son point le plus antérieur est proche du point le plus antérieur de l'épiphyse car la tubérosité antérieure est très réduite.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 51 C 2) les deux facettes sont bien distinctes, largement séparées, et petites. La facette antérieure est arrondie ou elliptique et ses limites se situent un peu plus proximale que celles de la facette postérieure. La facette postérieure est arrondie et sa subdivision n'est pas évidente. Sur l'arrière et le côté médial de l'épiphyse la facette pour le cunéiforme I est elliptique, assez petite, isolée.

La diaphyse a une section piriforme (fig. 52 B) avec une forte crête du côté latéral; la convexité de son bord postérieur est très variable. L'élargissement distal est assez fort.

+ D. schleiermachi :

Le Mt II a une longueur intermédiaire entre celles des deux espèces actuelles de Rhinocéros, et il en est de même pour les diamètres de l'épiphyse proximale (tabl. 75). Les proportions du reste de l'os sont différentes et les quatre diamètres transversaux représentent 24,3; 17,6; 24,3 et 22,9 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 51 D 1) est allongée, étroite, à contour elliptique, avec un maximum de largeur dans sa moitié antérieure. La tubérosité antérieure est forte, le point le plus antérieur de l'articulation est donc nettement décalé en arrière du point le plus antérieur de l'épiphyse.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 51 D 2) l'articulation comporte deux facettes distinctes largement espacées. La facette antérieure est plus large que la postérieure et se situe bien plus proximale. La facette postérieure est haute et étroite, sa subdivision n'est pas nette.

Sur l'arrière et le côté médial de l'épiphyse l'articulation avec le premier cunéiforme est elliptique ; la facette vient au contact de l'articulation proximale.

La section de la diaphyse (fig. 52 C) est arrondie ; son élargissement distal est relativement plus faible que pour les autres espèces.

+ D. pachygnathus :

Le Mt II a la même longueur que dans l'espèce précédente mais ses proportions sont bien différentes (tabl. 75) : dans l'ensemble les dimensions sont proches de celles de C. simum. Les quatre diamètres transversaux représentent 21,6 ; 21,2 ; 28,5 et 25,8 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 51 E1) est longue, étroite, à contour irrégulier ; sa plus grande largeur se situe près de son milieu. Le bord antérieur de l'articulation est assez décalé vers l'arrière par rapport au bord antérieur de l'épiphyse car la tubérosité antérieure est bien développée.

La section de la diaphyse est proche de celle des C. simum actuels.

b) Le Mt III (fig. 53 et 54, tableau 76)

Principales figurations récentes :

K. Heissig, 1976, fig. 39 pour Brachypotherium brachypus.

J. Santafé, 1978, pl. III, fig. 7 pour A. simorreense, pl. VI, fig. 2, VII fig. 2, et XIII fig. 3 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 3

A. incisivum : 6

A. simorreense : 6

D. sansaniensis : 2

D. schleiermacheri : 2

D. pachygnathus : 7 dont 6 complets

Brachypotherium : 3

Les origines et lieux de conservation sont donnés dans le tableau 76.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os est aussi long que chez Rh. sondaicus mais il est considérablement plus élancé (tabl. 76). Les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 30,1 ; 25,2 ; 32,5 et 28,1 % de la longueur moyenne.

L'articulation proximale (fig. 53 A1) a un bord antérieur régulièrement convexe ou bien concave médialement et devenant convexe ensuite. Elle est un peu plus large que longue.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 53 A2) la facette articulaire antérieure est trapézoïdale. Elle est un peu plus haute et un peu moins longue que la facette postérieure, et son bord proximal se situe plus haut. La facette postérieure est en trapèze allongé aux angles arrondis, ou en ellipse à grand axe antéro-postérieur. En face médiale de l'épiphyse proximale les deux facettes répondant au Mt II sont semi-circulaires, bien distantes l'une de l'autre ; la plus antérieure est la plus petite.

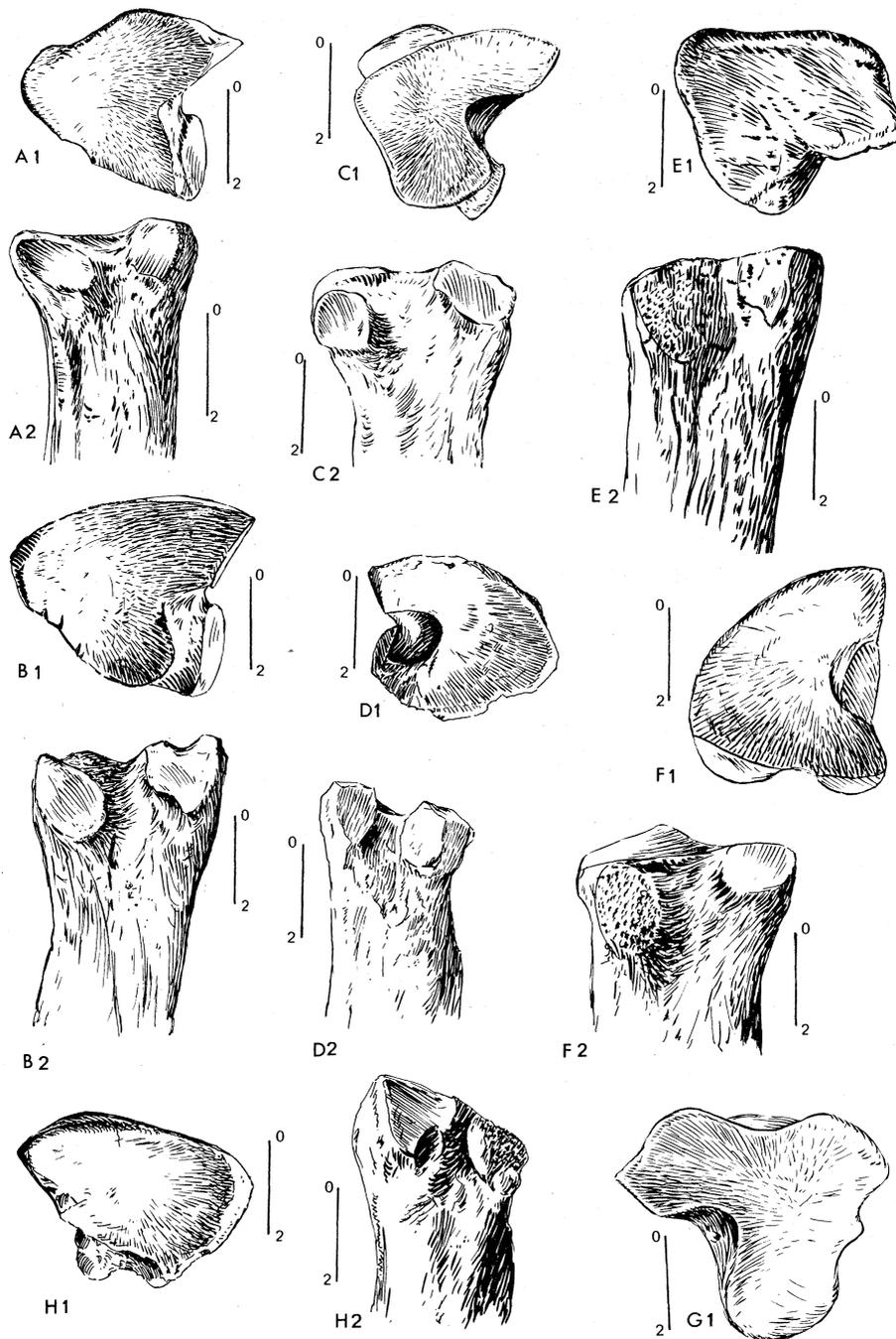


Fig. 53 – Mt III des rhinocéros du Miocène supérieur. Vues proximale (1) et latérale (2) de l'épiphyse proximale.

A : *A. tetradactylum*, Sansan, n° 2720b, FSL
 C : *A. simorreense*, Can Llobateres, Mus. Sabadell,
 d'après un schéma de terrain
 E : *D. schleiermacheri*, Montredon, n° 210371
 ex Mtn 94, FSL
 G : *D. pachygnathus*, Pikermi, Mus. Toulouse,
 d'après un schéma de terrain

B : *A. incisivum*, Eppelsheim, n° A 5, moulage
 Univ. Strasbourg
 D : *D. sansaniensis*, La Grive, n° 348 V, FSL
 F : *D. pachygnathus*, Cenes de la Vega, Mus. Madrid
 d'après un schéma de terrain
 H : *Brachypotherium* sp., La Grive, L Gr 822, ML

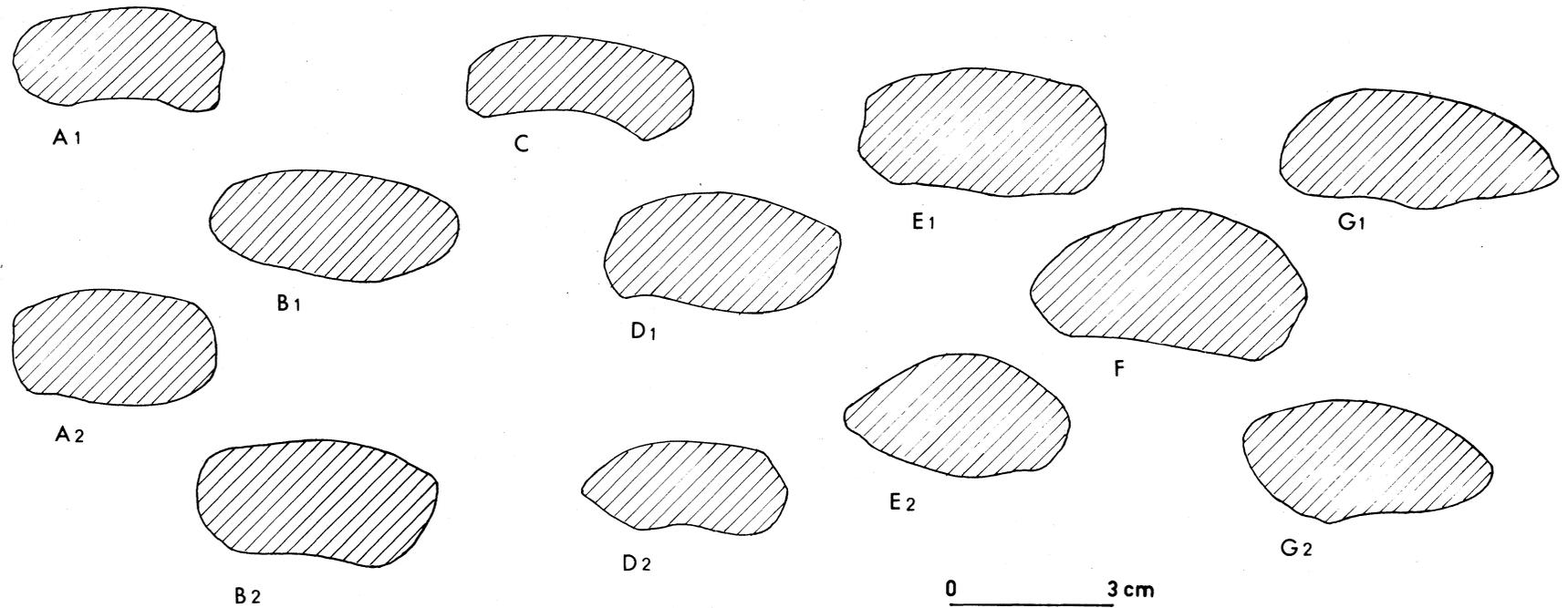


Fig. 54 – Section médiane des diaphyses des Mt III des rhinocéros du Miocène supérieur.

A : *A. tetradactylum*

1 : Sansan, Fac. Catho. Toulouse

2 : Sansan, FSL

C : *A. simorreense*, Can Llobateres, Sabadell

E : *D. schleiermacheri*

1 et 2 : Montredon, FSL

F : *D. pachygnathus*, Cenes de la Vega, Mus. Madrid

B : *A. incisivum*

1 : Budenheim, moulage Univ. Strasbourg

2 : Can Llobateres, Sabadell

D : *D. sansaniensis*

1 : Sansan, FSL

2 : La Grive, FSL

G : *Brachypotherium* sp.

1 et 2 : La Grive, ML

<i>A. incisivum</i>						<i>A. tetradactylum</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	6	149,42	136,5 – 166	11,8929	7,9595	3	157,67	155 – 159,5
DT prox.	6	45,42	40 – 53,5	6,0284	13,2735	3	47,50	47 – 48
DAP prox.	6	41,33	38 – 46	3,2659	7,9015	3	42,67	40,5 – 45
DT dia.	6	42,58	38,5 – 46,5	2,7823	6,5339	3	39,67	37,5 – 42,5
DAP dia.	6	19,33	16,5 – 24,5	2,7688	14,3217	3	19,50	17,5 – 21
DT maxi dist.	6	53,42	48,5 – 60,5	4,5980	8,6078	3	51,17	48,5 – 53
DT artic. dist.	6	45,75	44 – 49	2,0186	4,4123	3	44,33	40,5 – 47
DAP dist.	6	37,67	34,5 – 42,5	3,8035	10,0978	3	39,67	38,5 – 40,5
Origine et conservation	Eppelsheim (moulage Fac. Strasbourg); Can Llobateres (Sabadell); Can Ponsic (Sabadell); Höwenegg (Karlsruhe)					Sansan (FSL, Fac. Catho. Toulouse)		

<i>A. simorrense</i>						<i>D. sansaniensis</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	6	121,92	114 – 128,5	5,1615	4,2336	2	151,25	150,5 – 152
DT prox.	5	41,10	40 – 43	1,3416	3,2643	2	45,25	41,5 – 49
DAP prox.	4	37,38	35 – 41,5			2	35,75	32 – 39,5
DT dia.	6	40,42	38 – 43,5	1,9343	4,7859	2	41,0	38 – 44
DAP dia.	5	17,0	14 – 18,5	1,7677	10,3986	2	19,75	17,5 – 22
DT maxi dist.	6	48,25	46,5 – 50	1,4404	2,9854	2	51,0	48 – 54
DT artic. dist.	6	41,42	40,5 – 42	0,4915	1,1869	2	43,0	38 – 48
DAP dist.	6	35,50	34 – 39,5	2,0493	5,7729	2	37,75	34 – 41,5
Origine et conservation	Höwenegg (Karlsruhe); Hostalets (Sabadell); Can Llobateres (Sabadell).					Sansan (FSL); La Grive (FSL)		

<i>D. pachygnathus</i>						<i>D. schleiermachi</i>		
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi
L	6	176,83	170 – 194,5	8,8806	5,0220	2	173,25	171,5 – 175
DT prox.	7	59,43	57 – 61,5	1,5923	2,6795	2	48,0	48
DAP prox.	7	51,21	46,5 – 57,5	4,1317	8,0675	1	40	
DT dia.	7	52,93	51,5 – 55	1,2392	2,3413	2	45,0	43,5 – 46,5
DAP dia.	7	25,29	22,5 – 28,5	2,2519	8,9061	2	23,25	23 – 23,5
DT maxi dist.	5	65,70	60,5 – 70	3,6674	5,5820	2	55,50	53,5 – 57,5
DT artic. dist.	6	53,67	49,5 – 60,5	3,8557	7,1845	2	47,75	46 – 49,5
DAP dist.	6	45,83	41,5 – 47,5	2,4221	5,2846	2	39,0	33 – 45
Origine et conservation	Pikermi (ML, Mus. Toulouse, Florence, Turin, Bologne); Cenes (Mus. Madrid)					Montredon (FSL)		

<i>Brachypotherium</i>			
	n	moyenne	mini-maxi
L	3	111,50	108 – 116
DT prox.	3	51,83	51 – 53,5
DAP prox.			
DT dia.	3	45,50	38,5 – 52
DAP dia.	3	22,33	22 – 23
DT maxi dist.	3	61,0	53,5 – 66,5
DT artic. dist.	3	52,33	49 – 56
DAP dist.	3	41,50	40 – 43
Origine et conservation	La Grive (ML)		

Fig. 76 – Dimensions comparées des Mt III des rhinocéros du Miocène supérieur.

La section de la diaphyse (fig. 54 A) est épaisse et relativement étroite, grossièrement rectangulaire avec un bord antérieur convexe, un bord latéral et un bord médial faiblement convexes ou même sub-rectilignes, un bord postérieur concavo-convexe ou faiblement convexe.

+ A. incisivum :

Le Mt III est plus petit et plus trapu que celui de l'espèce précédente (tabl. 76) : la longueur est la même que chez D. sumatrensis, les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 30,4; 28,5; 35,8 et 30,6 % de la longueur. On notera la valeur anormale des coefficients de variation du diamètre transversal proximal, du diamètre antéro-postérieur de la diaphyse et du diamètre antéro-postérieur distal.

La face articulaire proximale (fig. 53 B1) a son bord antérieur faiblement et régulièrement convexe. Elle est dans son ensemble un peu plus large que longue.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 53 B2) les deux facettes articulaires sont très distantes l'une de l'autre. La facette antérieure plus ou moins cordiforme est d'une manière générale plus petite que la facette postérieure ; celle-ci, qui se situe un peu plus distalement, est en ellipse à grand axe oblique vers l'avant et le bas.

En face médiale de l'épiphyse proximale les deux facettes répondant au Mt II sont petites, très écartées l'une de l'autre, de superficie à peu près égale ; l'antérieure est plutôt trapézoïdale et la postérieure grossièrement elliptique.

La section de la diaphyse (fig. 54 B) varie entre une forme épaisse à contour pentagonal, proche de la section de A. tetradactylum, et une forme plus fine, franchement elliptique. Dans les deux cas il y a une crête mousse vers la limite latérale du bord postérieur. L'élargissement distal de la diaphyse est plus fort que pour l'espèce précédente.

+ A. simorreense :

L'os est plus petit que celui de toutes les espèces actuelles (tabl. 76) et il est remarquablement trapu : les quatre diamètres transversaux représentent 33,7; 33,2; 39,6 et 34 % de la longueur moyenne. Ces pourcentages dépassent ceux de tous les rhinocéros du Miocène supérieur à l'exception de Brachypotherium. Les coefficients de variation sont normaux, même plutôt bas, sauf pour le diamètre antéro-postérieur de la diaphyse.

La face articulaire proximale (fig. 53 C1) a un bord antérieur faiblement et régulièrement convexe, dont la partie médiale est en retrait du bord antérieur de la diaphyse. Dans son ensemble la face est un peu plus large que longue.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 53 C2) les deux facettes sont bien écartées l'une de l'autre. La facette antérieure trapézoïdale est longue et basse, et se situe plus proximale que la postérieure qui est plus haute que longue.

La section de la diaphyse (fig. 54 C) est trapézoïdale, avec un bord antérieur convexe et un bord postérieur concave.

+ D. sansaniensis :

Par ses dimensions et ses proportions le Mt III est très proche de celui de D. sumatrensis (tabl. 76). Les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 29,9; 27,1; 33,7 et 28,4 % de la longueur moyenne.

La face articulaire proximale (fig. 53 D1) a son bord antérieur convexe de façon un peu irrégulière. La face est nettement plus large que longue.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 53 D 2) la facette articulaire antérieure presque rectangulaire a une hauteur inférieure ou égale à celle de la facette postérieure, également rectangulaire, située un peu plus distalement et plus haute que longue.

En face médiale de l'épiphyse proximale les deux facettes répondant au Mt II sont très petites, surtout l'antérieure qui est à peine distincte.

La section de la diaphyse (fig. 54D) est plutôt elliptique, avec un bord antérieur convexe, un bord postérieur concave, un bord latéral épais et un bord médial plus ou moins tranchant.

+ D. schleiermacheri :

La taille et les proportions du Mt III ne sont comparables à aucune des espèces actuelles (tabl. 76) : la longueur est celle d'un petit Rh. unicornis ou d'un grand D. bicornis, l'allure générale est beaucoup plus élancée : les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 27,7; 26; 32 et 27,6 % de la longueur moyenne, ces pourcentages sont du même ordre que chez A. tetradactylum et bien inférieurs à ceux des autres espèces du carrefour.

L'épiphyse proximale montre (fig. 53 E 1) une face articulaire supérieure beaucoup plus large que longue et à bord antérieur concavo-convexe, à dessin en S couché.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 53 E 2) les deux facettes articulaires sont moins distantes l'une de l'autre que chez les acérathères. La facette antérieure à contour semi-circulaire est à peine plus proximale que la facette postérieure ; elle est à peu près aussi longue mais nettement moins haute ; la facette postérieure est trapézoïdale et bien plus haute que longue.

En face médiale de l'épiphyse proximale les facettes pour le Mt II sont très petites et pratiquement indistinctes.

La section de la diaphyse (fig. 54 E) varie entre une forme massive en rectangle aux côtés arrondis et une forme plus fine avec un bord antérieur plus convexe et un bord médial plus tranchant. L'élargissement distal de la diaphyse est surtout net en face antérieure.

D. A. Hooijer (1966, p. 178) note que les métatarsiens de l'espèce ne sont pas connus. Parmi les caractères relevés par J. Santafé (1978, p. 449) pour distinguer génériquement Ace-ratherium de Dicerorhinus, je retiendrai essentiellement les facettes articulaires mieux marquées et mieux séparées chez le premier, ainsi que les protubérances latérales à la base de la diaphyse plus développées chez le second.

+ D. pachygnathus :

L'os à peine plus grand que dans l'espèce précédente est beaucoup plus massif (tabl. 76) : les proportions moyennes sont celles d'un grand C. simum, les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 33,6; 29,9; 37,2 et 30,4 % de la longueur.

La face articulaire proximale (fig. 53 F 1 et 53 G 1) est bien plus large que longue. Chez la forme type de Pikermi son bord antérieur est convexe sur les côtés et bien déprimé en son centre ; la forme de Cenes de la Vega montre un bord antérieur fortement et régulièrement convexe.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 53 F 2) la facette articulaire antérieure, à contour semi-circulaire, est plus petite que la facette postérieure elliptique. La facette postérieure a son bord supérieur pratiquement à la même hauteur que celui de la facette antérieure. La facette postérieure est plus développée verticalement.

En face médiale de l'épiphyse les deux facettes pour le Mt II sont bien distinctes, semi-circulaires, de taille à peu près égale et bien écartées l'une de l'autre.

La section de la diaphyse est (fig. 54 F) en demi-cercle avec un bord antérieur très convexe et un bord postérieur sub-plat.

+ Brachypotherium :

Le Mt III est très court, plat et très large (tabl. 76). Ses proportions sont totalement différentes de celles de tous les rhinocéros actuels, les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 46,5; 40,8; 54,7 et 46,9 % de la longueur moyenne.

La face articulaire proximale (fig. 53 H1) est bien plus large que longue, avec un bord antérieur irrégulier, faiblement convexe, en retrait du côté latéral par rapport au bord antérieur de l'épiphyse.

En face latérale de l'épiphyse proximale (fig. 53 H2) la facette antérieure, qui se situe un peu plus proximale que la postérieure, est semi-circulaire, très irrégulière, située un peu plus proximale que la postérieure elle aussi semi-circulaire, un peu plus haute mais de même longueur. La distance entre les deux facettes est faible.

En face médiale de l'épiphyse proximale les deux facettes pour le Mt II sont pratiquement fusionnées. L'antérieure est longue, triangulaire, de hauteur très variable; la postérieure est à contour encore plus variable.

La section de la diaphyse (fig. 54 G) est semi-elliptique avec un bord antérieur très convexe, un bord postérieur faiblement convexe doté d'une carène, un bord latéral tranchant. L'élargissement distal de la diaphyse est extrêmement accentué.

c) Le Mt IV (fig. 52 et 55, tableau 77)

Principales figurations récentes :

J. Santafé, 1978, pl. III fig. 7 pour A. simorreense, pl. VI fig. 3 et pl. VII fig. 3 pour A. incisivum.

Matériel :

A. tetradactylum : 4

A. incisivum : 6 dont 5 complets

A. simorreense : 5

D. sansaniensis : 2

D. schleiermachi : 2

D. pachygnathus : 6

Brachypotherium : 1

Les origines et lieux de conservation sont précisés dans le tableau 77.

Description comparée :

+ A. tetradactylum :

L'os a une longueur moyenne de l'ordre de celle relevée chez Rh. sondaicus ou D. bicornis, avec des épiphyses moins puissantes (tabl. 77) : les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 29,8; 19,6; 22,7 et 21,7 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 55 A1) est presque triangulaire, avec un bord antérieur très étroit, et un bord postérieur large plus ou moins échancré en son milieu. Le développement transversal de l'articulation est supérieur à son développement antéro-postérieur, et atteint son maximum bien en arrière, près du bord postérieur.

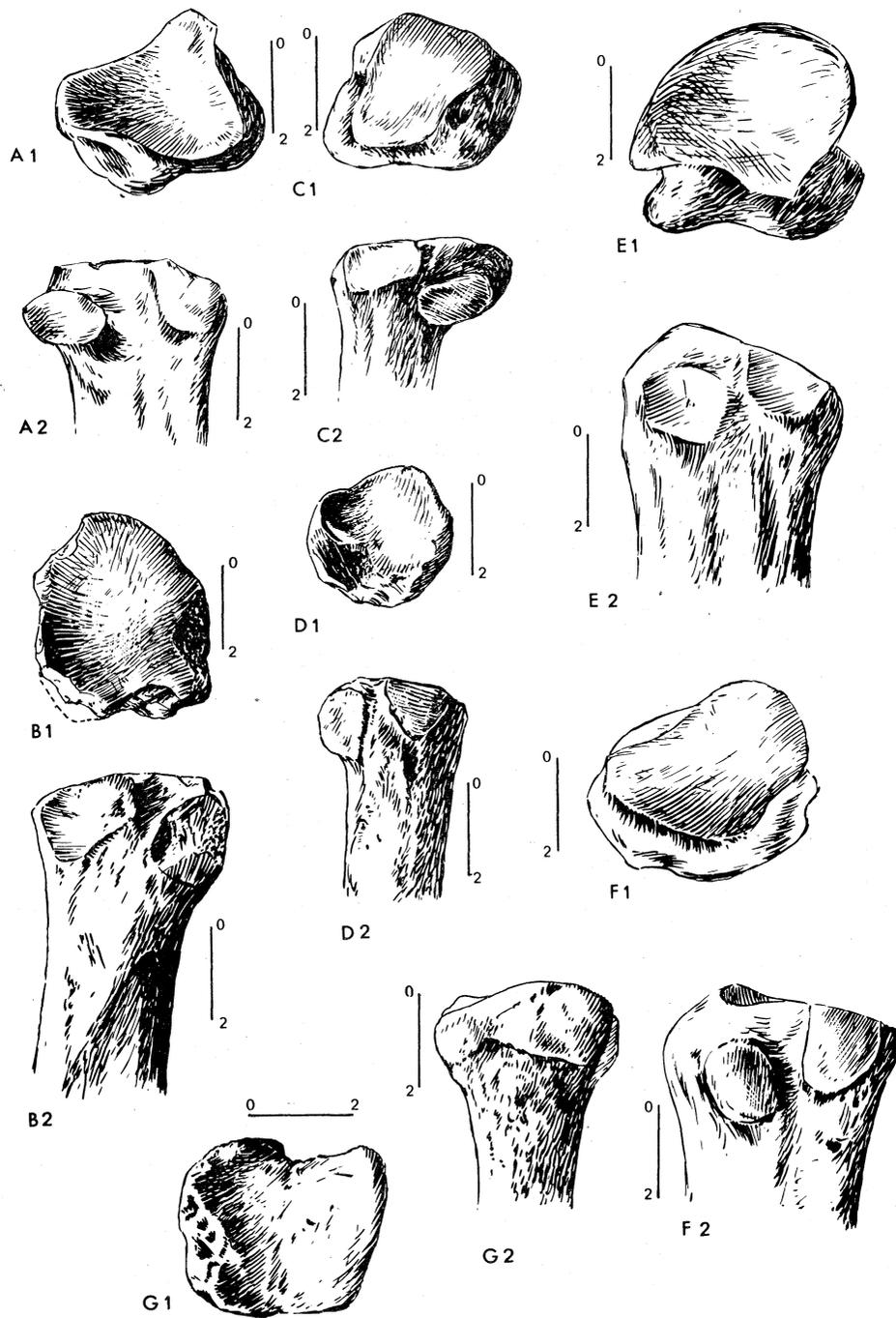


Fig. 55 – Mt IV des rhinocéros du Miocène supérieur. Vue proximale (1) et vue médiale (2) de l'épiphyse proximale.

A : *A. tetradactylum*, Sansan, Fac. Catho.

Toulouse, d'après un schéma de terrain

D : *D. sansaniensis*, La Grive, n° 348 V, FSL

E : *D. schleiermacheri*, El Fargue, Mus. Madrid, d'après un schéma de terrain

G : *Brachypotherium* sp., La Grive, n° L Gr 788, ML

B : *A. incisivum*, Soblay, n° AA 116, ML

C : *A. simorreense*, Can Llobateres, Mus. Sabadell, d'après un schéma de terrain

F : *D. pachygnathus*, Cenes de la Vega, Mus. Madrid, d'après un schéma de terrain

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 55 A 2) la facette antérieure trapézoïdale a son bord supérieur situé plus proximale que celui de la facette postérieure. Celle-ci, à contour elliptique, est plus vaste que l'antérieure. Les deux facettes sont largement écartées.

La section de la diaphyse (fig. 52 D) est à peu près pentagonale avec des angles plus ou moins arrondis, une pointe obtuse en avant, un bord latéral et un bord médial nettement convexes et un bord postérieur rectiligne et oblique.

+ A. incisivum :

Le Mt IV est en moyenne un peu plus court et un peu plus trapu que chez A. tetradactylum (tabl. 77), les dimensions sont proches des moyennes observées chez D. bicornis et les quatre diamètres transversaux représentent 31,9; 20,7; 24,7 et 23,9 % de la longueur. Les coefficients de variation ont des valeurs relativement élevées, même pour la longueur.

L'articulation proximale (fig. 55 B 1) a un contour polygonal avec un angle antérieur faiblement aigu, une extension latérale plus ou moins saillante et un bord postérieur convexe pouvant être échancré ou non. Le développement transversal de l'articulation est du même ordre que son développement antéro-postérieur, et l'élargissement maximal se situe dans sa moitié postérieure.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 55 B 2) la facette antérieure est rectangulaire ou trapézoïdale, bien plus grande que dans l'espèce précédente, et avec un bord supérieur situé bien plus haut que celui de la facette postérieure ; celle-ci est elliptique ou circulaire et sa surface est à peu près semblable à celle de la facette antérieure. L'écartement des deux facettes est variable, normalement inférieur à celui observé chez A. tetradactylum.

La section de la diaphyse (fig. 52 E) est sub-triangulaire avec une pointe antérieure, un bord latéral fortement convexe, un bord médial presque rectiligne et un bord postérieur faiblement convexe.

+ A. simorreense :

L'os est en moyenne plus petit que celui de toutes les espèces actuelles, le plus grand individu observé atteignant presque la longueur du plus petit D. sumatrensis (tabl. 77). Les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 35,4; 24,3; 27,8 et 26,2 % de la longueur. On notera la valeur exceptionnellement élevée du coefficient de variation du D. A. P. de la diaphyse.

L'articulation proximale (fig. 55 C 1) est triangulaire avec une pointe antérieure à angle droit ou obtus et un bord postérieur sinueux.

L'articulation est nettement plus large que longue et le maximum de largeur est atteint à la moitié de sa longueur.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 55 C 2) la facette antérieure est à contour trapézoïdal ; elle est plus ou moins nettement détachée du corps de l'os, elle se situe plus proximale que la facette postérieure qui a à peu près le même contour et la même surface. La distance entre les deux facettes est généralement réduite.

La section de la diaphyse (fig. 52 F) est assez variable, pouvant être losangique, ou en ellipse plus ou moins aplatie.

+ D. sansaniensis :

Le Mt IV est presque aussi long que celui de A. incisivum mais il est nettement plus grêle (tabl. 77). Les quatre diamètres transversaux représentent 27,8; 19,2; 21,1 et 21,9 % de la longueur.

<i>A. incisivum</i>						<i>A. tetradactylum</i>			
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	
L	5	129,0	119 – 144	9,1309	7,0782	4	137,88	136 – 140	
DT prox.	6	41,17	37 – 44,5	2,5819	6,2720	4	41,13	39,5 – 42,5	
DAP prox.	6	39,17	35,5 – 42,5	3,3266	8,4936	4	37,88	34 – 41	
DT dia.	5	26,70	23 – 30	3,0331	11,3601	4	27,0	26 – 28	
DAP dia.	5	25,30	22 – 28	2,5641	10,1350	4	25,25	24,5 – 26	
DT maxi dist.	5	31,90	29 – 34,5	2,7018	8,4697	3	31,33	31 – 31,5	
DT artic. dist.	3	30,83	28 – 35,5			4	29,88	27,5 – 32,5	
DAP dist.	5	34,60	32,5 – 37,5	2,4596	7,1088	4	36,88	36,5 – 37,5	
Origine et conservation	Can Ponsic (Sabadell); Soblay (ML); Höwenegg (Karlsruhe)					Sansan (Fac. Catho. Toulouse); Polinya (Mus. Conc. Barcelone)			

<i>A. simorreense</i>						<i>D. sansaniensis</i>			
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	
L	5	107,20	99,5 – 114,5	6,0683	5,6607	2	127,75	125,5 – 130	
DT prox.	4	38,0	26,5 – 45			2	35,50	30,5 – 40,5	
DAP prox.	5	36,20	31 – 41	3,8177	10,5461	2	32,25	32 – 32,5	
DT dia.	5	26,10	25 – 28,5	1,4747	5,6505	2	24,50	23,5 – 25,5	
DAP dia.	5	20,30	14,5 – 24	3,5637	1,7552	2	22,75	20,5 – 25	
DT maxi dist.	5	29,80	27,5 – 32,5	1,8234	6,1189	2	27,0	26 – 28	
DT artic. dist.	4	28,13	27 – 29			2	28,0	27,5 – 28,5	
DAP dist.	5	32,90	28,5 – 37	3,3241	10,1038	2	32,50	31,5 – 33,5	
Origine et conservation	La Cisterniga (Mus. Madrid); Höwenegg (Karlsruhe); Can Llobateres (Sabadell); Montredon (FSL); Soblay (Mus. Bellay)					Sansan (Mus. Toulouse); La Grive (FSL)			

<i>D. pachygnathus</i>						<i>D. schleiermacheri</i>			
	n	moyenne	mini-maxi	écart-type	v	n	moyenne	mini-maxi	
L	6	148,25	138,5 – 166,5	10,1229	6,8283	2	153,5	152 – 155	
DT prox.	6	47,67	43 – 52	2,9268	6,1403	2	42,25	37 – 47,5	
DAP prox.	6	46,50	42,5 – 49,5	2,7386	5,8894	1	50		
DT dia.	6	32,50	31 – 35	1,6431	5,0559	2	27,75	26,5 – 29	
DAP dia.	6	28,67	24,5 – 32	2,9608	10,3285	2	29,25	28 – 30,5	
DT maxi dist.	6	41,08	37 – 45	2,7462	6,6844	2	36,0	35,5 – 36,5	
DT artic. dist.	6	39,50	33,5 – 43	3,0983	7,8440	2	36,5	35 – 38	
DAP dist.	6	42,58	40 – 45	1,9600	4,6027	2	42,5	42 – 43	
Origine et conservation	Pikermi (ML, Mus. Toulouse, Turin, Florence); Çenes (Mus. Madrid)					Montredon (FSL); El Fargue (Mus. Madrid)			

<i>Brachypotherium</i>	
	n valeur
L	1 90,5
DT prox.	1 env. 40
DAP prox.	1 env. 38
DT dia.	1 31,5
DAP dia.	1 19,5
DT maxi dist.	1 45
DT artic. dist.	1 41
DAP dist.	1 40
Origine et conservation	La Grive (ML)

Tabl. 77 – Dimensions comparées des Mt IV des rhinocéros du Miocène supérieur.

L'articulation proximale (fig. 55 D 1) est à contour trapézoïdal avec un bord postérieur faiblement échancré et une pointe antérieure en angle droit. Elle est un peu plus large que longue avec un maximum de largeur situé vers la moitié de sa longueur.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 55 D 2) la facette antérieure est en demi-cercle. Elle est plus proximale mais plus petite que la facette postérieure dont le contour est en trapèze. L'écartement des facettes est moyen.

La section de la diaphyse (fig. 52 G) est losangique ou pentagonale.

+ D. schleiermacheri :

L'os est grand puisque sa longueur est proche de la moyenne des Rh. unicornis, mais il est plus élancé (tabl. 77) que dans cette espèce : les quatre diamètres transversaux représentent respectivement 27,5 ; 18,1 ; 23,5 et 23,8 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 55 E 1) a un contour en quart de cercle avec un bord latéral régulièrement convexe. Elle est plus large que longue, et atteint sa plus grande largeur dans sa partie la plus postérieure.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 55 E 2) la facette antérieure est en demi-cercle. Elle se situe plus proximale que la facette postérieure qui est irrégulièrement arrondie, et dont la surface est plus faible. L'écartement des deux facettes est moyen.

La section de la diaphyse (fig. 52 H) est losangique ou pentagonale et rappelle beaucoup, en plus gros, celle observée chez D. sansaniensis.

+ D. pachygnathus :

Le Mt IV a des dimensions moyennes proches de celles trouvées chez C. simum (tabl. 77). Les quatre diamètres transversaux représentent 32,2 ; 21,9 ; 27,7 et 26,6 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 55 F 1) est un triangle irrégulier aux angles arrondis. Elle est plus large que longue et atteint son maximum de largeur dans sa partie la plus postérieure.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 55 F 2) la facette antérieure est en trapèze aux angles arrondis. Elle est plus proximale que la facette postérieure qui est aussi plus petite, sub-circulaire et peu éloignée de la précédente.

La section de la diaphyse (fig. 52 I) est épaisse, en trapèze aux angles arrondis.

+ Brachypotherium :

Le seul exemplaire dont j'ai disposé a une morphologie, une taille et des proportions très différentes de ce que l'on connaît chez les autres rhinocéros étudiés (tabl. 77) ; les quatre diamètres transversaux représentent 44,2 ; 34,8 ; 49,7, et 45,3 % de la longueur.

L'articulation proximale (fig. 55 G 1) a un bord antérieur déprimé ; les autres bords sont faiblement convexes. L'ensemble de l'articulation est plus large que long, et sa largeur est pratiquement constante.

En face médiale de l'épiphyse proximale (fig. 55 G 2) les deux facettes articulaires sont fusionnées.

La section de la diaphyse (fig. 52 J) est une ellipse simple presque régulière, à bords médial et latéral tranchants.

L. Les rapports de segments de membres

Le diagramme des longueurs moyennes des segments de membres pour les principales espèces du Miocène supérieur est donné fig. 56. Le tableau 78 donne les rapports des longueurs des segments, permettant d'analyser les différences interspécifiques et de comparer avec les espèces actuelles (tabl. 34).

Pour le membre antérieur, les rapports du radius à l'humérus et du Mc III à l'humérus ne sont connus que chez D. pachygnathus : curieusement le premier rapport est proche de D. sumatrensis ce qui est inattendu puisque les deux espèces n'appartiennent pas à la même sous-famille et que la première est beaucoup plus grande que la seconde ; le second rapport se situe entre D. bicornis et C. simum ce qui cette fois est normal.

Le rapport du Mc III au radius se situe pour A. tetradactylum et A. incisivum près de D. bicornis et de C. simum, ce qui implique une motricité très différente car les deux acérathères, s'ils ne sont pas tellement plus petits, sont beaucoup moins massifs. Chez A. simorrense il est bien inférieur aux espèces actuelles, ce qui me paraît lié à la fois à l'habitat et à la très petite taille de l'espèce. Chez D. schleiermachi il dépasse D. sumatrensis, qui appartient au même sous-genre mais est beaucoup moins grand. Pour D. pachygnathus il se situe entre les espèces africaines et asiatiques actuelles, ce qui traduit une analogie des masses et de certains biotopes.

En ce qui concerne le membre postérieur le rapport du tibia au fémur est plus élevé chez A. tetradactylum et A. incisivum que pour toutes les espèces actuelles, ce qui me paraît dû au biotope très différent des deux acérathères ; il en est de même pour D. schleiermachi et D. pachygnathus mais ce dernier n'est pas loin de D. bicornis, qui appartient au même genre et dont la taille peut être analogue ; ceci me paraît traduire l'ubiquité du biotope des deux grandes espèces miocènes. L'allongement maximal du second segment s'observe chez A. incisivum. Par rapport au fémur le Mt III est plus court chez A. tetradactylum et A. incisivum que pour toutes les espèces actuelles, ce qui me paraît encore dû à la nature de leur habitat ; chez D. schleiermachi on est proche de C. simum, ce qui peut être dû à une analogie de taille, chez D. pachygnathus on est proche de D. sumatrensis, ce qui, à nouveau est curieux. L'allongement du Mt III par rapport au tibia est plus réduit que chez les actuels pour A. tetradactylum et A. incisivum (toujours l'adaptation au biotope), et aussi pour D. schleiermachi, ce que je n'explique pas ; il est nettement plus réduit que chez les actuels pour A. simorrense (adaptation au milieu et très petite taille) et beaucoup plus encore pour Brachypotherium, ce qui s'explique par l'adaptation au mode de vie amphibie. Chez D. sansaniensis et D. pachygnathus le rapport est proche de ce qu'on trouve chez les rhinocéros modernes. En fait, pour A. tetradactylum, A. incisivum et D. schleiermachi il n'y a pas raccourcissement du Mt III mais au contraire allongement du tibia, ainsi qu'il appert des longueurs comparées ; il y a tendance au raccourcissement du Mt III chez A. simorrense, et raccourcissement très marqué chez Brachypotherium.

Le radius est plus court que le tibia pour les trois acérathères (la différence est encore plus marquée que chez Rh. unicornis) ; il en est de même pour D. schleiermachi (la différence est très forte, un accroissement de l'échantillon permettrait sans doute de la réduire) et aussi pour D. pachygnathus (le rapport est voisin de celui trouvé chez Rh. unicornis).

D. sansaniensis et aussi, malgré sa masse, D. schleiermachi, représentent un type classique de rhinocéros coureur caractérisé particulièrement par l'allongement de ses métapodes. A. tetradactylum et A. incisivum représentent un autre type coureur très probablement lié à l'existence de marécages, différent du précédent parce qu'à l'allongement des métapodes se superpose l'allongement du radius et du tibia. D. pachygnathus est proche des Diceros et Ceratotherium actuels, avec un segment proximal plus long. A. simorrense marque une certaine tendance au raccourcissement distal de ses membres, mais la tendance est plus ou moins masquée par la très petite taille générale. Enfin Brachypotherium se caractérise par un très fort raccourcissement de ses métapodes, qui, joint à leur élargissement, lui donne une allure générale souvent qualifiée d'hippopotamoïde.

	<i>A. tetradactylum</i>	<i>A. incisivum</i>	<i>A. simorreense</i>	<i>D. sansaniensis</i>	<i>D. schleiermachersi</i>	<i>D. pachygnathus</i>	<i>Brachypotherium</i>
$100 \times \frac{\text{radius}}{\text{humérus}}$						83,45	
$100 \times \frac{\text{Mc III}}{\text{humérus}}$						43,46	
$100 \times \frac{\text{Mc III}}{\text{radius}}$	48,72	46,72	39,74		55,05	51,96	
$100 \times \frac{\text{tibia}}{\text{fémur}}$	78,45	79,82			78,39	76,41	
$100 \times \frac{\text{Mt III}}{\text{fémur}}$	33,48	32,77			33,13	35,51	
$100 \times \frac{\text{Mt III}}{\text{tibia}}$	42,67	41,05	39,08	45,83	42,26	46,47	32,60
$100 \times \frac{\text{radius}}{\text{tibia}}$	93,71	90,93	94,98		85,73	95,29	

Tabl. 78 — Rapports des segments de membre chez les rhinocéros du Miocène supérieur, d'après les moyennes données dans les tableaux correspondants.

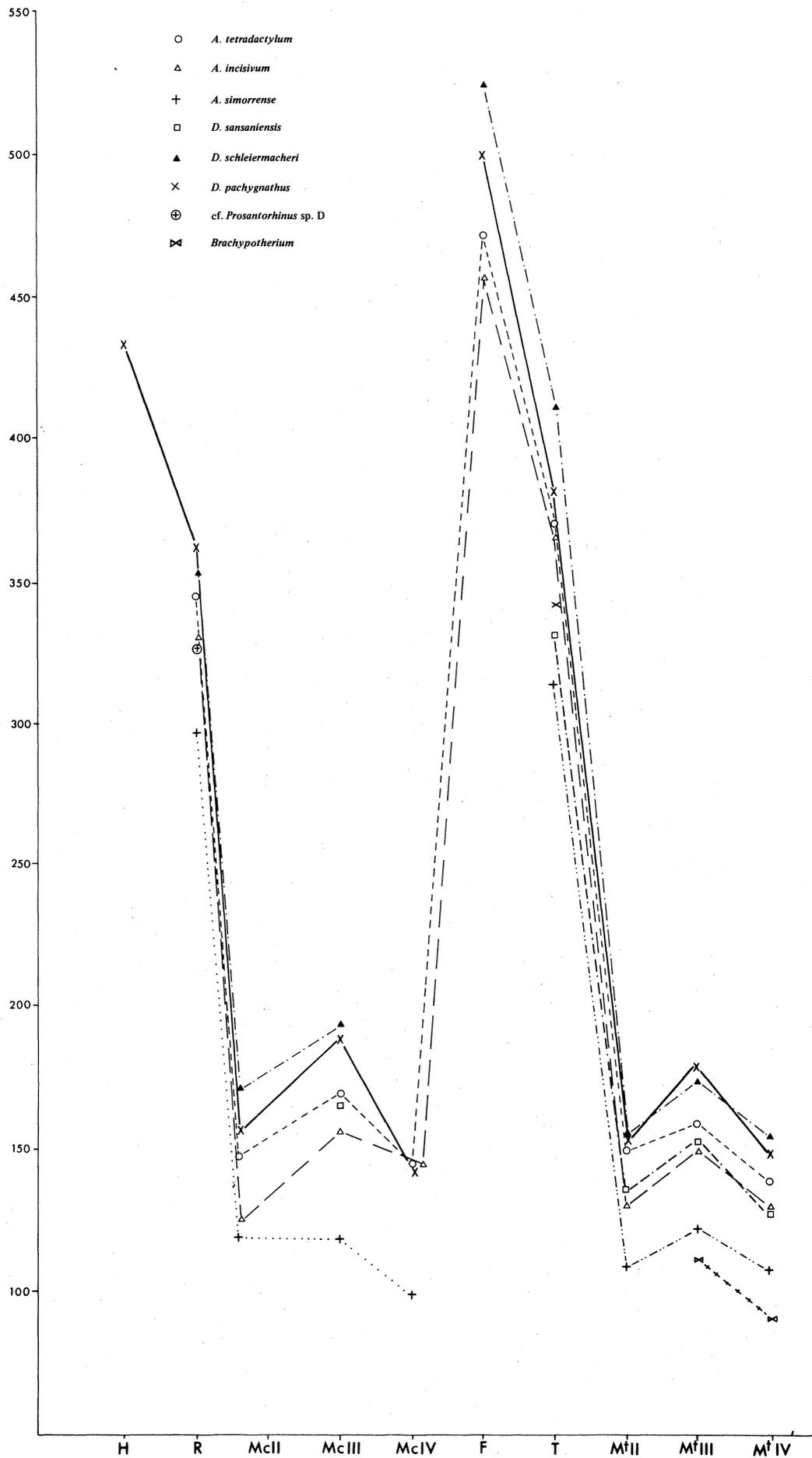


Fig. 56 — Diagramme des segments de membres des rhinocéros du Miocène supérieur.

IV

LES GISEMENTS DES RHINOCÉROS DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR

Environ 75 gisements du Miocène supérieur d'Europe Occidentale ont livré des restes de rhinocéros ; j'ai déterminé ces restes ou vérifié les déterminations préexistantes pour 50 d'entre eux ; j'ai étudié le matériel de 17 autres gisements, un peu plus anciens ou situés hors d'Europe Occidentale, afin d'accroître le matériel de comparaison.

Dans la liste qui suit, la présentation des gisements est standardisée de la façon suivante :

le nom du gisement est précédé de y, si j'ai vu une grande partie du matériel "rhinocéros", ou de y, pars, si je n'en ai vu qu'une petite partie. Le nom du gisement est suivi d'un numéro en chiffres romains s'il y a des homonymies ; il est entre parenthèses si le gisement sort du cadre spatial ou temporel de mon étude. Pour les collections qui y participent, le numéro d'inventaire national sera donné dans l'index des gisements. A la suite du nom du gisement vient le pays, puis quelques mots précisant la localisation.

J'indique ensuite et dans l'ordre :

- a : la ou les références bibliographiques principales
- b : la nature du gisement ; l'époque approximative de la récolte ; le lieu de conservation
- c : l'âge du gisement
- d : l'espèce ou les espèces de rhinocéros qu'on y trouve, l'importance du matériel disponible, les références sommaires de figuration s'il y a lieu
- e : les principales faunes et flores accompagnantes
- f : éventuellement quelques remarques précisant mon opinion personnelle.

- v. pars. Alcoy, Espagne; mine de lignite

a : P. Gervais, 1852 ; M. Crusafont & J. de Villalta, 1955 ; M. T. Alberdi, 1972 ; P. Mein et alii, 1973.

b : lignites ; en 1841 et plus tard ; Ecole des Mines de Paris (dépôt MNHN)

c : Pikermien, zone 13

d : D. schleiermacheri : 4 dents inférieures isolées ; une figurée in P. Gervais, pl. IV fig. 9

e : Hipparion crassum, Sus cf. minor, Gazella, Cricetus kormosi, Castillomys cf. gracilis, Eliomys cf. truci, Stephanomys medius, Gerbillidë (Michaux, communication orale)

f : jusqu'au travail de P. Mein le gisement était considéré comme Pliocène et placé au niveau de l'actuelle zone 15. Il faut noter qu'à l'origine P. Gervais le situait déjà dans le Miocène supérieur.

- Alfacar, voir Cenes de la Vega, El Fargue et Los Hornillos.

- Alzey, voir Bermersheim et Esselborn.

- v. Ambérieu I, France ; Parc du Château Tricaud.

a : M. Boistel, 1893 ; C. Guérin & P. Mein, 1971

b : vers 1880 ; FSL

c : Vallésien sans précision

d : A. incisivum (dents isolées) et peut être D. schleiermacheri (fragment de radius)

e : Hipparion, Tragoceras amaltheus, Dinotherium, Ictitherium.

- Ambérieu II, France ; puits de la gare.

a : F. Delafond & C. Depéret, 1894 ; C. Guérin & P. Mein, 1971

b : série des "Marnes de Mollon" ?

c : Vallésien sans précision

d : "Rhinocéros" sp.

e : Mastodonte indéterminé.

- v. pars. Arquillo de la Fontana = Rambla de Valdecebro O = Valdecebro ; Espagne ; bassin de Teruel.

a : R. Adrover, 1963 ; M. T. Alberdi, 1972 ; J. M. Golpe, 1974

b : 1955 ; Musée du collège des écoles chrétiennes de Teruel

c : Pikermien, zone 13

d : D. schleiermacheri (astragale)

e : importante faune avec Lycyaena, Percrocuta, Ictitherium, Machairodus aphanistus, Ruscinomys schaubi, Prolagus michauxi, Alilepus turolensis, Hyotherium, Microstonyx, Hexaprotodon primaevus, Tragoceras, Gazella, Hipparion periafricanum, H. truyolsi, H. gromovae, Turicius, etc...

- v. (Arroyo del Val IV = Murero), Espagne ; Murero, Daroca.

a : J. M. Golpe, 1974

b : argiles ; Musée d'Utrecht

- c : zone 6
- d : A. tetradactylum (12 dents isolées), A. simorrese (7 dents isolées, 1 carpien), D. sansaniensis (4 dents isolées)
- e : une vingtaine d'espèces de mammifères, voir liste in J. M. Golpe
- f : je regroupe Murero avec Arroyo del Val sur l'avis de M. Freudenthal (communication orale).
- v. Aubignas, France ; bord du plateau des Coirons.
- a : A. Torcapel, 1882 ; C. Depéret, 1887 ; P. Grangeon, 1960 ; C. Guérin & P. Mein, 1971.
- b : alluvions sous-basaltiques ; vers 1870-1880 ; MNHN
- c : Pikermien, zone à déterminer
- d : D. schleiermachi (mandibule avec rangée dentaire, 4 dents isolées)
- e : Machairodus, Ictitherium, Hipparion, Microstonyx major, Tragoceras, Dremotherium pentelici, etc...
- Aveiras de Baixo, Portugal ; région d'Azambuja, NE de Lisbonne.
- a : M. T. Antunes & G. Zbyszewski, 1973
- b : depuis F. Roman, 1907 ; Service géologique du Portugal
- c : Vallésien ancien
- d : D. sansaniensis
- e : Hipparion, Hyotherium, Paleotragus, Lagomeryx, Protragocerus, Mastodonte indét., Sansanosmilus.
- Azambujeira supérieur, Portugal ; région de Santarém, rive droite du Tage.
- a : M. T. Antunes & G. Zbyszewski, 1973
- b : argile verte et sable ; Service géologique du Portugal
- c : Vallésien zone 10
- d : "Rhinocéros" sp.
- e : Hipparion, Gazella, Giraffidé indét., Tetralophodon, Macroflore indiquant un climat humide (camphriers).
- Ballestar, Espagne ; Seo de Urgell.
- a : M. T. Alberdi, 1972
- c : Vallésien, zone 9
- d : "Rhinocéros" sp.
- e : Progenetta, Hyotherium, Dicrocerus, Hipparion, Gomphotherium.
- v. pars. (Belvédère), Autriche ; bassin de Vienne.
- a : C. Depéret, 1887 ; K. M. Wang, 1929
- b : Musée de Vienne (moulages donnés par K. Heissig à l'Université de Lyon)
- c : Vallésien supérieur

d : entres autres espèces, A. incisivum

e : Hipparion, Hyotherium, Dicrocerus elegans, Tragocerus amalthaeus, Gomphotherium, Dinotherium, etc ...

f : j'ai étudié le matériel décrit par K. M. Wang en 1929 comme Dicerorhinus belvederensis nov. sp., espèce confirmée par K. Heissig (rangées dentaires figurées in Wang, 1929, pl. II, fig. 4 a et pl. III, fig. 6) mais attribuée par lui au genre Aceratherium. Il s'agit en fait à mon avis d'un A. incisivum typique.

- v. Benavente, Espagne.

a : inédit à ma connaissance

b : Musée de Madrid

c : Vindobonien ou Vallésien (comm. orale de E. Aguirre)

d : A. simorreense (3 épiphyses distales d'os longs) et D. sansaniensis (I tibia).

- v. pars. Bermersheim-Albig, Allemagne fédérale ; près Alzey.

a : W. Wagner, 1947

b : sables ; Mus. Senckenberg à Francfort

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. incisivum (4 dents isolées)

e : Dinotherium, Gomphotherium, Turicius.

- Bovila Sagues, Espagne ; Cuenca del Vallès.

a : M. T. Alberdi, 1972; Act. Geol. Ind. 1972

c : Vallésien sans précision

d : Aceratherium incisivum

e : Hipparion catalaunicum, Dinotherium, Metarctos batalleri.

- v. pars. Budenheim, Allemagne fédérale ; bassin de Mayence

a : J. J. Kaup, 1834 ; K. A. Hünermann, 1968

b : Mus. Darmstadt (moulages à l'Université de Strasbourg)

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. incisivum (métacarpien, 4 tarsiens, métatarsien) pièces figurées in J. J. Kaup, pl. XV fig. 9 et 11)

e : Hyotherium palaeocherus

f : Les quelques pièces du Miocène ne doivent pas être confondues avec le gisement aquitain situé au même endroit, et beaucoup plus connu.

- Caldes de Montbui, Espagne ; Cuenca del Vallès.

a : M. T. Alberdi, 1972; Act. Geol. Ind. 1972

c : Vallésien sans précision

d : A. incisivum

e : Hipparion catalaunicum, Dinotherium

- Can Barba, Espagne ; bassin du Vallès.

a : J. V. Santafé, 1978

c : Vallésien moyen-supérieur, zone 10 ou 11

d : A. incisivum

- Can Bayona, voir Villadecaballs

- Can Casablanques, Espagne ; bassin du Vallès.

a : J. V. Santafé, 1978

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. tetradactylum et D. steinheimensis

e : Hipparion catalaunicum, Parachleuastochoerus, Euprox, Micromeryx flourensianus, Prolagus crusafonti.

- Can Gabarro, voir Polinya

- Can Gonteres, voir Villadecaballs

- Can Jofresa, Espagne ; région de Terrasa

a : J. V. Santafé, 1978

c : Vallésien supérieur, zone 10 ou 11

d : A. incisivum

- y. Can Llobateres, Espagne ; bassin du Vallès.

a : M. T. Alberdi, 1972 ; J. M. Golpe, 1974 ; J. V. Santafé, 1978

b : voir détails in Santafé ; Musée de Sabadell

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. simorreense (une prémolaire supérieure isolée, 2 carpiens, 2 métapodes) ; 3 carpiens et tarsiens figurés in Santafé, pl. III, fig. 2, 3, 4.

A. incisivum (crâne juvénile, mandibules, 6 rangées dentaires plus ou moins complètes, 11 dents isolées, 2 os longs, 7 carpiens et tarsiens, 2 métapodes) ; nombreuses pièces figurées in J. Santafé, 1978 : crâne juvénile pl. XII fig. 1 et 2, pl. XIII fig. I, mandibules et dents pl. VIII fig. 1-4, pl. IX fig. 5 et 6, pl. X fig. 2 ; os longs pl. XI fig. 2 et 3, carpiens et tarsiens pl. XI fig. 4 et 5 ; métapodes pl. XIII fig. 2.

D. schleiermacheri (une dent isolée, un oncifforme, un métacarpien) ; plusieurs pièces figurées in Santafé : 2 carpiens pl. XVIII fig. 8-10, 1 métacarpien pl. XIX fig. 1

J. Santafé signale aussi D. sansaniensis, dont il figure un carpien (pl. XVIII fig. 5) ; je n'ai pas vu ce matériel.

e : très riche faune accompagnante, plus de 50 espèces de mammifères, voir listes in M. T. Alberdi, J. M. Golpe, J. V. Santafé.

f : ce splendide gisement est l'un des "stratotypes" proposés pour le Vallésien.

- Can Mata, voir Hostalets de Pierola

- Can Perellada, Espagne ; région de Terrasa

a : J. V. Santafé, 1978

c : Vallésien moyen, zone 10

d : A. incisivum

- v. Can Ponsic = Can Ponsich, Espagne ; bassin du Vallès-Penedès.

a : M. T. Alberdi, 1972, J. M. Golpe, 1974, J. V. Santafé, 1978

b : voir détails in Santafé ; Musée de Sabadell

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. simorreense (12 dents isolées, un fragment de rangée dentaire supérieure, 3 tarsiens) ; 1 carpien et 2 tarsiens fig. in Santafé, pl. III fig. 2, 3, 4.

A. incisivum (3 fragments de mandibules, 4 éléments de rangées dentaires, 5 dents isolées, 3 os longs, 23 carpiens et tarsiens, 8 métapodes) ; nombreuses pièces figurées par J. V. Santafé (1978) sous le nom de A. bi-tetradactylum-incisivum nouvelle forme, que je considère comme une forme particulière (à caractères primitifs ?) de A. incisivum, mandibule pl. IV fig. 6-7, dents pl. VI fig. 8, os longs pl. V fig. 1 et 2, carpiens et tarsiens pl. V fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8, pl. VI fig. 4, 5, 6, 7, 8, et pl. VII fig. 4, 5, 6, 7, métapodes pl. VI fig. 1, 2, 3, et pl. VII fig. 1, 2, 3.

D. sansaniensis (une demi-mandibule avec rangée dentaire, 6 dents isolées, 3 carpiens). Un naviculaire et un astragale figurés in J. Santafé, pl. XVIII fig. 6 et 7.

D. steinheimensis (une rangée dentaire et 6 dents isolées). Plusieurs dents figurées in J. Santafé, pl. XVII fig. 2-8.

e : très riche faune de mammifères, avec une cinquantaine d'espèces, voir liste in M. T. Alberdi, J. M. Golpe et J. V. Santafé.

f : Can Ponsic est le gisement généralement retenu comme le "stratotype" du Vallésien.

- Can Purull, voir Villadecaballs

- Ceindejas = Cendejas, voir Los Canalizos

- v. Cenes de la Vega = Lancha de Cenes, Espagne ; série d'Alfacar, bassin de Grenade.

a : E. Aguirre, 1958 ; M. T. Alberdi, 1972 ; E. Aguirre & J. Morales, 1974

b : vers 1957 ; Musée de Madrid

c : Pikermien supérieur, zone 13

d : D. pachygnathus (une épiphyse d'os long, deux métapodes)

e : Hipparion cf. concludense

f : l'un des très rares gisements d'Europe Occidentale avec Diceros pachygnathus.

- Cerdagne, = Estavar + Prats, France

a : C. Depéret, 1887 ; J. M. Golpe, 1974

- b : lignites ; lieu de conservation inconnu
- c : "Pontien", Miocène supérieur
- d : "Rhinocéros" sp. ; serait ? D. schleiermacheri pour J. M. Golpe.
- e : Hipparion, Microstonyx major, "Mastodon" sp. ; Steneofiber jaegeri, Amphicyon major pyrenaicus, Ictitherium
- f : malgré de nombreuses recherches je n'ai pu retrouver le matériel "rhinocéros" de ces deux gisements.

- Charmoille, Suisse ; Jura Bernois

- a : H. Schaefer, 1966
- b : Musée de Bâle
- c : "Pontien", ? zone 9
- d : Aceratherium incisivum, Dicerorhinus schleiermacheri
- e : Dinotherium, Hipparion, Chalicotheriidae, Tapiridae, Steneofiber jaegeri.

- v. Chiloeches, Espagne ; Guadalajara, Area de la Alcaria

- a : M. T. Alberdi, 1972
- b : Musée de Madrid
- c : Vallésien ancien, zone 9
- d : Aceratherium tetradactylum (fragment de rangée dentaire sup.)
- e : Hipparion, mastodonte.

- v. Concud = Concud sans précision + Barranco de las Calaveras + Cerro de la Garita, Espagne ; bassin de Teruel.

- a : C. Depéret, 1887 ; P. Sondaar, 1961 ; M. T. Alberdi, 1972
- b : depuis 1754 ; BMNH, Mus. Madrid, Ec. Mines Madrid, Mus. Sabadell, Mus. Utrecht, FSL.
- c : Pikermien, zone 12
- d : D. schleiermacheri (9 dents isolées, 6 carpiens et tarsiens, 3 métapodes)
- e : riche faune, avec plus de 40 espèces de mammifères, liste faunique in M. T. Alberdi

- Cucuron, voir Luberon

- v. El Fargue, Espagne ; bassin de Grenade, série d'Alfacar

- a : E. Aguirre, 1958 a et b ; E. Aguirre & J. Morales, 1974
- b : marnes ligniteuses, 1958-59 ; Musée de Madrid
- c : Pikermien supérieur, zone 13
- d : D. schleiermacheri (2 métatarsiens)
- e : Anancus

- v. El Firal, Espagne ; Cuenca de la Seo de Urgell

a : M. Crusafont & J. de Villalta, 1954 ; M. T. Alberdi, 1972

b : Musée de Sabadell

c : Vallésien, zone 9

d : A. simorreense (deux dents isolées)

e : riche faune à Tapirus priscus, Hipparion, Chalicotherium goldfussi, Macrotherium grande, Hyotherium soemmeringi, Hyotherium palaeochoerus, Euprox, Dicrocerus, Tetralophodon longirostis, Gomphotherium angustidens, Ictitherium, Amphicyon major pyrenaicus, Castor vidali, Steneofiber jaegeri, Dryopithecus, Hispanopithecus.

f : 4 espèces de rhinocéros signalées ; la seule dont j'ai vérifié la présence ne faisait pas partie des 4.

- v. El Lugarejo, Espagne ; depression del Duero, Area del Adaja

a : M. T. Alberdi, 1972, p. 112

b : Musée de Madrid

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. simorreense (crâne très juvénile avec ses molaires de lait)

e : Hipparion, Decennatherium pachecoi, giraffidé cf. Palaeotragus, Gazella sp., etc...

- El Salobral, voir Salobral.

- v. Eppelsheim, Allemagne fédérale

a : J. J. Kaup, travaux divers, surtout 1834 et 1862 ; W. Wagner, 1947

b : sables ; depuis 1782 ; Musée de Darmstadt pour l'essentiel, aussi Musées de Munich et de Karlsruhe ; très nombreux moulages un peu partout, surtout BMNH, Fac. Strasbourg, MNHN.

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. incisivum (2 crânes, 4 fragments de mandibules, 13 rangées dentaires plus ou moins complètes, 49 dents isolées, 4 carpiens et tarsiens, 3 métapodes). Un bon nombre de ces pièces est figuré in J. J. Kaup, en 1832, en 1834 (surtout), en 1842 et en 1862 ; le matériel post-crânien ne provient pour l'essentiel apparemment pas d'Eppelsheim mais plutôt de Budenheim et d'Oppenheim, (voir ces gisements) ce qui n'est pas toujours explicite dans les publications successives de J. J. Kaup.

D. schleiermachi (2 crânes, 7 mandibules plus ou moins complètes, 8 rangées dentaires plus ou moins complètes, 40 dents isolées, 1 os long, 6 carpiens et tarsiens, 2 métapodes). De nombreuses pièces sont figurées in J. J. Kaup en 1832, en 1834 (surtout) et en 1862.

B. goldfussi (2 dents isolées). Des dents sont figurées in J. J. Kaup (1834), d'autres pièces par le même auteur en 1862 mais appartenant pour la plupart à des espèces plus anciennes.

e : très riche faune avec une quarantaine d'espèces de mammifères ; W. Wagner (1947) en a publié la dernière liste avec un décompte par espèce ; cette liste mériterait une révision moderne. Une macroflore à caractère forestier et humide a été décrite (Wenz, 1921).

- v. (Esme), Turquie

a : inédit à ma connaissance

b : Musée de Lyon

c : Vallésien sans doute ancien

- d : D. pachygnathus (2 rangées dentaires, 2 tarsiens)
- f : J. Viret avait prévu d'étudier ce gisement mais aucun travail n'a pu être commencé avant sa mort. J'ai utilisé le matériel disponible pour accroître mon échantillon de comparaison de D. pachygnathus.
- v. Esselborn, Allemagne fédérale ; région d'Alzey
- a : W. Wagner, 1947 ; K. A. Hünermann, 1968
- b : sables ; Musée Senckenberg à Francfort, Musée d'Utrecht, FSL
- c : Vallésien inférieur, zone 9
- d : A. incisivum (dent isolée)
D. schleiermacheri (dents isolées)
- e : Chalicotherium goldfussi, Hyotherium palaeochoerus, Listriodon splendens, Conohyus, Dinotherium, Tetralophodon longirostris, Gomphotherium angustidens, Turicius.
- Estavar, voir Cerdagne.
- Eucata, voir Hostalets de Pierola
- v. (Fuensaldana), Espagne ; Depresion del Duero.
- a : J. M. Golpe, 1974
- b : Musée de Madrid
- c : zone discutable, de 6 jusqu'à peut être 9
- d : D. sansaniensis (dents isolées)
- e : Anchitherium, Dinotherium, Gomphotherium angustidens, mastodonte indét.
- remarque: j'ai vérifié l'existence de D. sansaniensis mais pas celle de A. simorreense qui est pourtant signalé dans le gisement.
- Gauweinheim, voir Wissberg
- Gravitelli, sans précision + Scirpi + San Pier Niceto, Italie ; Sicile
- a : D. A. Hooijer, 1946 c
- b : collection détruite par le tremblement de terre de Messine en 1908
- c : "Pontien" sans précision
- d : D. aff. pachygnathus, et "Rhinocéros" sp.
- e : Hippopotamus siculus, ? Parabos
- v. pars, Hostalets de Pierola (niveaux supérieurs avec Hipparion), incl. Can Mata, Font d'Eucata, Eucata et Cimeterie ; Espagne, prov. de Barcelone, Cuenca del Penedès.
- a : M. T. Alberdi, 1972 ; J. V. Santafé, 1978
- b : voir détails in Santafé ; Musée de Sabadell
- c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. simorreense (une rangée dentaire supérieure, une mandibule avec ses deux rangées dentaires, un métapode) ; plusieurs pièces figurées in Santafé pl. II fig. 1 (mandibule) et fig. 2 (rangée dentaire supérieure).

A. tetradactylum existe aussi dans le gisement (dents isolées figurées in J. Santafé, pl. VI fig. 3-5) mais ne faisait pas partie du matériel que j'ai vu.

e : riche faune à Hipparion catalaunicum, Macrotherium, Chalicotherium, Prolagus, Listriodon splendens, Taucanamo pygmaeum, Micromeryx, Euprox, Birgerbohlinia, Helladotherium, Dinotherium, Gomphotherium angustidens, Tetralophodon longirostris.

f : je ne tiens pas compte des niveaux inférieurs de la formation, qui relèvent, entre autre du fait de l'absence d'Hipparion, des zones 7 ou 8.

- v. pars. Höwenegg in Hegau, Allemagne fédérale

a : H. Tobien, 1959

b : depuis 1938 ; Musée de Karlsruhe ; (il y a aussi du matériel à l'Université de Mayence, je ne l'ai pas étudié).

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : Aceratherium incisivum (une rangée dentaire, une dent isolée, 2 os longs, 33 carpiens et tarsiens, 9 métapodes)

Aceratherium simorreense (2 os longs, 7 carpiens et tarsiens, 8 métapodes).

e : riche faune à Hipparion, Chalicotherium, Dorcatherium, Miotragocerus, Dinotherium, Mastodonte indét., Ictitherium, Machairodus, etc... Macrorestes végétaux.

- v. Joursac, France ; formation volcanique du Cantal

a : M. Boule, 1897 ; R. Rey, 1957, 1965

b : "tufs ponceux andésitiques" ; Musée d'Aurillac et MNHN

c : "Pontien" sans précision, Vallésien probable

d : D. schleiermacheri (défense inférieure et fragments de jugale supérieure)

e : Hipparion, Dinotherium, Tetralophodon longirostris. Macroflore très riche avec camphriers.

- v. La Alberca, Espagne ; Area de Alicante-Murcia

a : M. T. Alberdi, 1972 ; P. Mein et alii, 1973

b : grès et sables intercalés dans des grès ; Musée de Madrid

c : Pikermien supérieur, zone 13

d : D. schleiermacheri (deux demi-mandibules avec une bonne part des rangées dentaires)

e : Hipparion, Birgerbohlinia, Gazella, cervidé indét., Ictitherium, Stephanomys medius, Cricetus kormosi, Castillomys gracilis ; nombreux foraminifères marins planctoniques.

- v. (La Cisterniga), Espagne ; depression del Duero

a : J. M. Golpe, 1974

b : Musée de Madrid

c : zone 7

d : A. simorreense (1 rangée dentaire supérieure, 6 dents isolées, 12 carpiens et tarsiens, 4 métapodes)

e : Anchitherium, Dinotherium, Listriodon splendens.

- v. (La Grive), France

a : C. Depéret, 1887 ; J. Viret, 1951-1961 ; C. Guérin & P. Mein, 1971

b : fissures karstiques ; Musée Lyon ; FSL

c : zone 7 pour La Grive "classique"

d : A. simorreense : (59 dents isolées, 3 diaphyses d'os longs, 15 carpiens et tarsiens) plusieurs pièces fig. in C. Depéret, 1887 pl. XIII.

D. sansaniensis (1 dent supérieure isolée, 1 tarsien, 3 métatarsiens)

D. steinheimensis (5 rangées dentaires, 15 dents isolées, 2 épiphyses d'os longs). Plusieurs dents isolées figurées in J. Viret, 1961, pl. 5 fig. 13-15.

Brachypotherium (1 mandibule, 2 rangées dentaires, 26 dents isolées, 9 carpiens et tarsiens, 4 métapodes). Plusieurs pièces figurées in C. Depéret, 1887, pl. XXIII et XXIV.

e : très riche faune, voir liste in C. Guérin & P. Mein (1971)

- Lancha de Cenes, voir Cenes de la Vega

- Las Pedrizas, voir Pedrizas

- La Tarumba, voir Villadecaballs

- Léberon, voir Luberon

- Les Mistrals, France ;

a : G. Demarcq & G. Truc, 1962 ; C. Guérin & P. Mein, 1971 ; G. Bouvrain, 1977

b : marnes, vers 1960 ; FSL

c : Pikermien, zone 13

d : "Rhinocéros" sp.

e : Hipparion prostylum, H. cf. tuyolsi, Tragoceras, Gazella

- Les Simians, voir Simians

- Libros, Espagne ; Area de Teruel-Ademuz

a : R. Adrover, 1963 ; M. T. Alberdi, 1972

c : "Pontien", Vallésien sans précision

d : "Rhinocéros" sp.

e : Hipparion, Percrocuta eximia, Amphicyon major pyrenaicus

- v. Los Canalizos = Cendejas de la Torre - Matillas, estacion, Espagne ; area de la Alcarria

a : M. T. Alberdi 1972

b : Musée de Madrid

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : Dicerorhinus sansaniensis (2 fragments de crânes avec éléments de rangées dentaires, palais avec rangées dentaires, un fragment de rangée dentaire inférieure, 1 oncorniforme)

e : Hipparion, Decennatherium pachecoi, Tetralophodon longirostris

f : le cortège faunique, y compris le rhinocéros permet de dater le gisement du Vallésien plutôt que du Pikermien comme indiqué in M. T. Alberdi (1972, p. 107)

- v. Los Hornillos, Espagne ; bassin de Grenade, série d'Alfacar

a : E. Aguirre, 1958 a et b ; E. Aguirre & J. Morales, 1974

b : Musée de Madrid

c : Pikermien supérieur, zone 13

d : D. pachygnathus (deux dents isolées)

e : Cervidés indéterminés, Chéloniens

f : un des très rares gisements d'Europe Occidentale avec D. pachygnathus.

- Los Mansuetos, voir Mansuetos

- v. Los Tejares, Espagne ; bassin de Teruel

a : R. Adrover & M. Esteras, 1974

b : argiles rouges ; 1974 ; Musée de Teruel (pièce transmise par R. Adrover)

c : Vallésien

d : D. cf. schleiermacheri (astragale et fragments d'os longs) ; pièces figurées in Adrover & Esteras, pl. 1

- v. Los Valles de Fuentiduena, Espagne ; area de Aranda, bassin du Duero

a : M. T. Alberdi, 1972 ; M. Crusafont & L. Ginsburg, 1973

b : Mus. Madrid, Ecole Mines Madrid, Musée Sabadell

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : Aceratherium simorreense (36 dents isolées, une portion de rangée dentaire inférieure, 1 métapode)

e : riche faune à Hipparion, Hyotherium palaeochoerus, Microstonyx erymanthius, Dorcatherium jourdani, Euprox furcatus, Decennatherium pachecoi, Gomphotherium angustidens, Tetralophodon longirostris, Machairodus, Griivasmilus, Pseudaelurus turnuauensis, Progenetta, Eomellivora, Stenofiber, Monosaulax.

- v. Luberon = Léberon = Cucuron, France

a : A. Gaudry, 1873 ; G. Demarcq, 1970 ; C. Guérin & P. Mein, 1971

b : marnes ; vers 1870 ; MNHN, ML, FSL, Mus. Requien d'Avignon

c : Pikermien, zone 13

d : D. schleiermacheri (fragment de maxillaire juvénile avec rangée dentaire, 2 demi mandibules juvéniles, 1 dent isolée, 5 os longs, 8 carpiens et tarsiens, 5 métapodes). Plusieurs pièces figurées par A. Gaudry en 1873.

A. incisivum (astragale et calcanéum)

e : belle faune avec une quinzaine d'espèces de grands mammifères, voir listes in G. Demarcq et C. Guérin & P. Mein.

- v. Lyon-Croix-Rousse, France

a : C. Depéret, 1887 ; J. Viret, L. David, P. Mein & J. Battetta, 1962 ; C. Guérin & P. Mein, 1971

b : vers 1860 ; Musée de Lyon et FSL

c : Vallésien, zone 9

d : A. simorreense (2 dents isolées, un fragment de cubitus, un tibia)

D. schleiermachersi (2 dents isolées, un calcanéum, un fragment de métapode)

e : Hipparion depereti, Dorcatherium, Tragoceras, Gazella, Hyaemoschus jourdani, Dinotherium, Tetralophodon longirostris, Metarctos diaphorus, Steneofiber.

- v. (Manchones), Espagne ; région de Daroca

a : J. M. Golpe, 1974

b : sables ; Musée d'Utrecht

c : zone 6

d : A. tetradactylum (1 radius)

A. simorreense (3 rangées dentaires, 1 calcanéum, 2 métapodes)

D. sansaniensis (une rangée dentaire supérieure)

Brachypotherium (3 rangées dentaires)

e : riche faune avec une quarantaine d'espèces de mammifères, voir liste in J. M. Golpe, 1974.

- v. pars. Mansuetos (Los -), Espagne ; bassin de Teruel

a : P. Sondaar, 1961 ; R. Adrover, 1963 ; M. T. Alberdi, 1972 ; J. M. Golpe, 1974

b : argiles ; depuis 1898 ; Ecole des Mines de Madrid

c : Pikermien inférieur, zone 12

d : A. incisivum (dent supérieure isolée)

e : riche faune avec une trentaine d'espèces de mammifères, voir listes in M. T. Alberdi et J. M. Golpe.

f : le rhinocéros est cité dans les listes comme Dicerorhinus sp. Le gisement est considéré comme le gisement de référence du Turolien.

- v. pars. (Mantscha), Autriche ; Styrie, région de Graz

a : F. Bach, 1909

b : marnes et lignites ; Musée de Graz, moulages au Musée de Bologne

c : Vallésien

d : Brachypotherium (dents isolées). Ces dents sont figurées in F. Bach, pl. XXIX

- v. Masia del Barbo, Espagne; bassin de Teruel
 - a : R. Adrover, 1963 ; M. T. Alberdi, 1972
 - b : Musée de Sabadell
 - c : Vallésien supérieur, zone 10
 - d : A. incisivum (dent supérieure isolée)
D. schleiermachi (deux dents isolées, 1 carpien, 1 tarsien)
 - e : une douzaine d'espèces de mammifères dont Hipparion, Decennatherium, Dipoides, Galerix socialis, Hispanomys peranlensis, Megacricetodon sp. , etc...

- Monteagudo (Yesos de -), Espagne ; area de Tudela
 - a : M. T. Alberdi, 1972
 - c : Vallésien, zone 9 probable
 - d : D. sansaniensis et "Ceratorhinus" sp.
 - e : Anchitherium, Hipparion, Hyotherium, Listriodon lockharti, Palaeomeryx, Gazella, Tragoceras, Gomphotherium angustidens, Tetralophodon longirostris, Turicius, Agriotherium, Pseudaelurus, Hyaenailouros.

- v. Monte delle Piche, Italie ; région de Rome
 - a : A. Portis, 1899
 - b : Musée de Rome
 - c : "Pontien" sans précision
 - d : Chilotherium sp. (une demi mandibule fig. in Portis)
 - f : voir le chapitre "généralités sur les rhinocéros du Miocène supérieur".

- v. Montoisson, France ; bassin de Crest
 - a : inédit
 - b : graviers ; 1856 ; Musée de Lyon
 - c : zone 10 ou 11
 - d : D. schleiermachi (3 dents isolées)

- v. Montredon, France ; Hérault
 - a : C. Depéret, 1895 ; C. Guérin & P. Mein, 1971
 - b : lignites ; depuis 1860 ; FSL, Musée de Lyon, MNHN, Musée Toulouse.
 - c : zone 10
 - d : A. incisivum (1 crâne, 1 mandibule, 3 rangées dentaires plus ou moins complètes, 30 dents isolées, 1 os long, 8 carpiens et tarsiens, 1 métapode)
A. simorreense (3 dents isolées, 4 diaphyses d'os longs, 8 carpiens et tarsiens, 1 métapode)
D. schleiermachi (14 carpiens et tarsiens, 4 métapodes)
"Rhinocéros" sp. D. , cf. Prosantorhinus (une molaire supérieure isolée, un radius, 4 tarsiens)
 - e : riche faune avec une trentaine d'espèces de mammifères, voir liste in C. Guérin & P. Mein, 1971.

- Montréjeau, France

- a : E. Harlé, 1897 ; M. Richard, 1948 ; F. Crouzel, 1957
- b : marnes et lignites
- c : zone 8 ?
- d : "Rhinocéros" sp.
- e : une douzaine d'espèces de mammifères, voir liste in F. Crouzel

- Murero, voir Arroyo del Val

- v. Nombrevilla, Espagne ; area de Calatayud-Daroca

- a : M. T. Alberdi, 1972
- b : Musée de Sabadell, Ecole des Mines de Madrid, Musée de Madrid, BMNH, Musée d'Utrecht
- c : zone 9
- d : A. tetradactylum (4 fragments de maxillaires avec portions de rangées dentaires sup. , 1 mandibule, 2 rangées dentaires inf. , plus de 90 dents isolées, 1 carpien).
A. simorrese (1 fragment de rangée dentaire, 6 dents isolées)
D. sansaniensis (6 dents isolées, 1 oncifforme)
- e : plus de 30 espèces de mammifères, voir liste in M. T. Alberdi.

- v. pars. Oppenheim, Allemagne fédérale

- a : J. J. Kaup, 1834 ; W. Wagner, 1947
- b : moulages université de Strasbourg
- c : Vallésien, zone 9
- d : A. incisivum (astragale et métatarsien, fig. in J. J. Kaup, 1834, pl. XV fig. 2 et 9)

- v. Orignac, France

- a : C. Depéret, 1887 ; M. Richard, 1948 ; F. Crouzel, 1971
- b : lignites ; Musée de Bagnères de Bigorre
- c : Vallésien moyen ou supérieur, zone 10 ?
- d : D. schleiermacheri (3 dents isolées, 1 épiphyse d'os long)
- e : Hipparion, Tapirus priscus, ? Chalicotherium, Hyaemoschus crassus, "Cervus" dicranocerus, Dinotherium, Tetralophodon longirostris, Steneofiber, ? Agriotherium. Restes de macroflore (Taxodiophyllum) et microflore avec forêt dominante, riche surtout en Taxodiacées. (Sauvage, 1969).

- v. Oussiat, France ; région d'Ambérieu

- a : C. Guérin & P. Mein, 1971
- b : FSL
- c : Vallésien sans précision
- d : A. incisivum (dent isolée)
- f : la dent est étiquetée D. schleiermacheri.

- v. Pedregueras, Espagne ; area de Calatayud-Daroca

a : M. T. Alberdi, 1972

b : Musée de Sabadell, Musée d'Utrecht

c : Vallésien sans précision, ? zone 9

d : A. incisivum (12 dents isolées)

e : Hipparion koenigswaldi, Hipparion cf. catalaunicum, Euprox, Tetralophodon longirostris, Dinotherium, Steneofiber, nombreux petits rongeurs.

- Pedrizas (Las -), Espagne ; bassin de Teruel

a : M. T. Alberdi, 1972

c : Pikermien, zone 12

d : "Rhinocéros" sp.

e : une vingtaine d'espèces de mammifères, voir liste in M. T. Alberdi

- Piera, Espagne ; Cuenca del Penedès

a : M. T. Alberdi, 1972 ; M. Crusafont & E. Aguirre, 1972

c : Pikermien

d : A. incisivum et "Rhinocéros" sp.

e : plus de 20 espèces de grands mammifères, voir liste in M. T. Alberdi.

- v. (Pikermi), Grèce ; près Athènes

a : A. Gaudry, 1862-67; C. Depéret, 1887 ; N. Syméonidis et alii, 1977

b : argiles, grès et lignites ; depuis 1855 environ ; matériel conservé dans de nombreux musées : MNHN, BMNH, Musée de Munich, Musée de Lyon, Musée de Bordeaux, Musée de Toulouse, Musée de Montbéliard, Musée de Bologne, Musée de Florence, Musée de Turin, etc..

c : Pikermien, zone 13

d : entre autres, D. pachygnathus (un crâne, 2 mandibules, 3 rangées dentaires, une dent isolée, 19 os longs, 21 carpiens et tarsiens, 24 métapodes). Nombreuses pièces figurées in A. Gaudry (crâne, mandibule, dents, os longs).

Dicerorhinus orientalis, Chilotherium et Aceratherium sp. sont présents dans le gisement.

e : très riche faune dont la liste mériterait une révision ; une microflore décrite par J. Mercier & J. Sauvage (1966) montre une abondante forêt à gymnospermes dominantes, mais avec aussi d'importantes étendues herbeuses.

f : gisement type du Pikermien. Je n'ai étudié que le matériel de D. pachygnathus, défini dans ce gisement où il est remarquablement abondant.

- v. Polinya, Espagne ; Cuenca del Vallès

a : M. T. Alberdi, 1972

b : 1965 ; Musée du Séminaire conciliaire de Barcelone

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. tetradactylum (une demi-mandibule avec éléments de rangée dentaire, 4 os longs, 5 métapodes)

e : Hipparion catalaunicum, Dinotherium, Tetralophodon longirostris.

- v. (Pontigné - Le Grand Trouvé), France ; bassin de la Loire

a : inédit à ma connaissance

b : Musée d'Angers

c : Miocène moyen

d : Brachypotherium (1 magnum)

- Prats, voir Cerdagne

- Prentegarde, France ; massif volcanique du Cantal

a : R. Rey, 1965

b : cinérite ; je ne connais pas le lieu de conservation

c : "Pontien" sans précision, zone 9 ?

d : D. schleiermacheri

e : Gomphotherium angustidens

- v. Priay, France

a : R. Combémoré, C. Guérin & H. Méon-Vilain, 1970 ; C. Guérin & P. Mein, 1971

b : sables et grès, 1965 ; FSL

c : Vallésien moyen à supérieur, zone 10

d : A. incisivum (3 dents isolées, dont 2 figurées pl. 1 in R. Combémoré et alii).

e : Hipparion cf. primigenium, Tapirus priscus, mastodonte indét. Microflore décrite in R. Combémoré et alii.

f : erreur de détermination du rhinocéros dans la publication originelle, voir à ce sujet le chapitre "généralités sur les rhinocéros du Miocène supérieur".

- Puente del Salobral, voir Salobral

- v. Puy Courmy, France ; Massif volcanique du Cantal

a : M. Boule, 1897 ; P. Marty, 1920 et 1937 ; R. Brousse et alii, 1975

b : sables sous-basaltiques ; vers 1835 ; ML et Musée d'Aurillac

c : zone 10 ? entre 7,44 et 6,48 Ma

d : A. incisivum (2 dents isolées) pièces figurées in M. Boule, 1897, pl. I fig. 7 et 8

e : Hipparion primigenium ou mediterraneum, Tragoceras, Gazella, Dinotherium, Tetralophodon longirostris.

f : les datations absolues donnent des résultats curieusement récents pour le contexte faunique.

- Rambla de Valdecebro, voir Arquillo de la Fontana.

- v. Relea, Espagne ; area de Carrion

a : M. T. Alberdi, 1972

b : Musée de Madrid

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. simorrense (demi-mandibule avec fragment de rangée dentaire, deux tarsiens, un métacarpien)

D. sansaniensis (demi-mandibule avec rangée dentaire juvénile, 4 dents isolées)

e : Hipparion, Listriodon splendens, Decennatherium pachecoi, Gomphotherium angustidens, Lycyaena chaeretis.

- Sabadell (sous-sol de -), Espagne ; Cuenca del Vallès

a : M. T. Alberdi, 1972 ; J. M. Golpe, 1974

c : Vallésien inférieur, zone 9

d : A. tetradactylum, A. incisivum, D. schleiermacheri

e : une vingtaine d'espèces de mammifères, voir liste in M. T. Alberdi

- v. Saint-Agoulin, France ; Massif Central

a : J. Jung, 1946

b : sables ; vers 1880 ; Université de Clermont-Ferrand, dépôt FSL

c : Vallésien inférieur, zone 9 ?

d : A. simorrense (dents supérieures isolées, mandibules avec rangées dentaires, fragments de crâne).

f : gisement dont la situation exacte est restée longtemps secrète (Jung, p. 167) ; un plan précis a été retrouvé avec le matériel. Les restes de rhinocéros avaient été attribués à tort à D. schleiermacheri.

- v. (Saint-Béron), France ; bassin du Royan

a : inédit

b : sables

c : Vindobonien

d : A. simorrense (demi-mandibule avec rangée dentaire)

e : macroflore et pollens

- v. Saint-Georges d'Espéranche, France ; Bas-Dauphiné

Ce gisement inédit a livré il y a plus d'un siècle une défense inférieure appartenant sans doute à D. sansaniensis (Musée de Lyon). Géographiquement il pourrait être rattaché à la formation de Vienne (Guérin & Mein, 1971) mais le rhinocéros est plus ancien que les faunes de cette formation.

- v. Saint-Jean-de-Bournay, France ; Bas-Dauphiné

a : C. Depéret, 1887 ; L. Ginsburg, 1968 ; G. Demarcq, 1970 ; C. Guérin & P. Mein, 1971

b : marnes et sables ; vers 1850 ; Musée de Lyon

- c : Vallésien inférieur, zone 9
- d : A. incisivum (2 dents isolées dont une figurée par C. Depéret, 1887, pl. 14, fig. 4)
A. simorreense (fragment de rangée dentaire supérieure avec P¹ - P², figuré in C. Depéret, 1887, pl. 15, fig. 4-6)
- e : une douzaine d'espèces, voir liste in C. Guérin & P. Mein
- f : erreur de détermination des restes de rhinocéros in C. Guérin & P. Mein, suite à l'erreur de Priay.
- v. Saint-Jean-le-Vieux, voir Soblay
- v. Saint-Laurent-de-Mure, voir Vienne (formation de -)
- v. Saint-Martin-du-Mont, voir Soblay
- v. (Saldana), Espagne ; area de Carrion
- a : J. M. Golpe, 1974
- b : Musée de Madrid
- c : zone 7 et éventuellement niveaux plus récents ?
- d : A. tetradactylum (demi-mandibule avec éléments de la rangée dentaire)
- e : Anchitherium, ? Hipparion, Listriodon, Decennatherium, Tetralophodon longirostris, Stegolophodon saldanensis.
- Salobral (El -, ou Puente del -), Espagne ; bassin de Teruel
- a : R. Adrover, 1963 ; M. T. Alberdi, 1972 ; R. Adrover, 1974
- c : Pikermien, zone 12
- d : A. incisivum
- e : une dizaine d'espèces de mammifères, listes provisoires in R. Adrover et M. T. Alberdi
- San Miguel del Taudell, voir Villadecaballs
- v. (Sansan), France ; Gers
- a : F. Crouzel, 1957 ; L. Ginsburg, 1963 ; B. Klaitz, 1973 ; L. Ginsburg, 1974
- b : marnes ; depuis 1834 ; MNHN, Fac. Catho. Toulouse, Musée de Toulouse, Ecole des Mines de Paris, Musée de Lyon, FSL, Musée de Bordeaux, BMNH, etc...
- c : zone 6
- d : A. tetradactylum (3 crânes, 3 rangées dentaires supérieures et 3 inférieures ; 4 demi-mandibules ; 16 dents isolées ; 8 os longs ; 67 carpiens et tarsiens ; 18 métapodes). Plusieurs pièces figurées in H. M. D. de Blainville dont un fragment de crâne.
- D. sansaniensis (1 crâne avec mandibule, plusieurs rangées dentaires, 4 dents isolées, 11 carpiens et tarsiens, 5 métapodes). Le crâne et la mandibule ont été figurés par E. Lartet, puis H. Filhol (1891, pl. 13-14), J. J. Kaup (1862), L. Ginsburg (1974).
- Brachypotherium (2 fragments de rangées dentaires, 4 dents isolées, 1 carpien, 1 tarsien).
- Pour les 3 espèces, des carpiens et des métacarpiens ont été figurés en 1973 par B. Klaitz.

- e : très importante faune, voir liste in L. Ginsburg.
- y. (Sant Pere de Ribes), Espagne ; région de Barcelone
- a : S. Calzada, 1969 ; J.V. Santafé, 1978
- b : marnes ; vers 1968 ; Musée Séminaire conciliaire de Barcelone
- c : zone 9 ?
- d : D. sansaniensis (une mandibule avec rangée dentaire), fig. in S. Calzada
- e : Hyotherium palaeochoerus, Metaxitherium, reptiles, poissons, mollusques marins.
- y. Sermenaz - Bas Neyron, France ; Dombes
- a : F. Delafond & C. Depéret, 1894 ; C. Guérin & P. Mein, 1971
- b : sables ; Musée de Lyon
- c : Vallésien, zone 10
- d : Aceratherium incisivum (dent supérieure isolée, figurée in F. Delafond et C. Depéret, pl. 5, fig. 4).
- e : Progonomys cathalai, Prolagus, mollusques.
- Seu de Urgell, voir El Firal
- Simians (Les -), France ; région d'Hauterives
- a : F. Bourdier, 1961
- c : Vallésien inférieur
- d : ? D. schleiermachi (fragment de mandibule)
- e : Hipparion, Microstonyx major, Gomphotherium angustidens, Steneofiber jaegeri.
- f : cette faune serait conservée à Grenoble, mais je n'ai pas réussi à la retrouver.
- y. (Simorre), France
- a : C. Depéret, 1887 ; F. Crouzel, 1957 ; L. Ginsburg & P. Tassy, 1977
- b : MNHN ; ML ; FSL ; Musée de Bordeaux ; BMNH ; Musée de Toulouse ; Musée de Bagnères de Bigorre
- c : zone 7
- d : A. tetradactylum (dent supérieure isolée)
A. simorreense (3 mandibules plus ou moins complètes, 8 rangées dentaires plus ou moins complètes, 2 épiphyses d'os longs, 4 carpiens ou tarsiens, 1 métapode)
D. sansaniensis (2 dents isolées, 1 métapode)
Brachypotherium (4 dents isolées, 1 tibia)
- e : riche faune accompagnante, voir listes in F. Crouzel et L. Ginsburg & P. Tassy
- y. Soblay, France = Soblay sens strict + Saint-Jean-le-Vieux, Varambon et Saint-Martin-du-Mont ; Bresse
- a : F. Delafond & C. Depéret, 1894 ; J. Viret & J. Mazonot, 1948 ; C. Guérin & P. Mein, 1971.

b : lignites ; vers 1890 puis de 1944 à 1948 ; FSL ; Musée de Lyon, Musée séminaire Belley

c : Vallésien, zone 10

d : A. incisivum (14 dents isolées, 1 fragment d'os long, 3 carpiens ou tarsiens, 4 fragments mesurables de métapodes). Une des dents est figurée par J. Viret & J. Mazenot, pl. I, fig. 13.

A. simorreense (un métatarsien)

D. schleiermachersi (3 fragments de mandibules, 3 éléments de rangée dentaire, 76 dents isolées, 1 fragment de tarsien). Une dent fig. par J. Viret & J. Mazenot pl. I fig. 12 et deux autres texte-fig. 2.

e : riche faune de mammifères, voir liste in C. Guérin & P. Mein.

- v. Sonnay, France ; Vallée du Rhône

a : C. Depéret, 1887 ; J. Viret, 1951 ; C. Guérin & P. Mein, 1971

b : molasse ; Musée de Lyon

c : Vallésien ancien

d : A. tetradactylum (deux dents supérieures isolées)

e : Hipparion, Palaeomeryx

- v. pars. (Steinheim an der Albusch), Allemagne fédérale

a : C. Depéret, 1887 ; E. Heizmann, 1973

b : Musée Senckenberg à Francfort ; BMNH ; FSL

c : zone 7

d : A. tetradactylum (demi-mandibule avec rangée dentaire, 4 dents isolées, un carpien, 2 métapodes)

D. steinheimensis (2 dents isolées, 2 carpiens, 1 tarsien)

Brachypotherium (3 carpiens)

A. simorreense et D. sansaniensis sont aussi signalés dans le gisement mais je ne les ai pas vus.

e : très riche faune, voir liste in E. Heizmann

f : j'ai étudié essentiellement les restes de D. steinheimensis puisque cette espèce, toujours rare, est définie dans le gisement.

- Valdecebros, voir Arquillo

- Varambon, voir Soblay

- v. Venta del Moro, Espagne

a : E. Aguirre et alii, 1973 ; M. T. Alberdi et alii, 1977

b : sables ; 1971 ; Musée de Madrid

c : zone 13

d : A. incisivum (deux hémimandibules)

e : riche faune, dont une trentaine d'espèces de mammifères, des oiseaux, des reptiles, des mollusques et des ostracodes ; microflore décrite par E. Van Campo (voir chapitre sur le cadre biostratigraphique).

- v. Vienne (formation de -), France = Vienne + Saint-Laurent-de-Mure + Villette-de-Vienne + Villette-Serpaize + Chaponnay ; Isère

a : C. Depéret, 1887 ; C. Guérin & P. Mein, 1971

b : sables ; Musée de Lyon, FSL

c : zone 10 ou 11

d : A. incisivum (un fragment de maxillaire avec 2 dents et une demi-mandibule avec la rangée dentaire)

D. schleiermachi (3 hémimandibules avec éléments de rangées dentaires)

e : Hipparion, Tragoceras amalthaeus, Dinotherium, Ursavus depereti, mollusques continentaux.

- v. pars. Villadecaballs, Espagne = Villadecaballs sans précision + La Tarumba + Can Trullas + San Miguel del Taudell ; Cuenca del Vallès

a : M. T. Alberdi, 1972 ; J. V. Santafé, 1978

b : Musée de Sabadell

c : Vallésien supérieur, zone 10

d : A. incisivum (5 dents isolées et un naviculaire)

D. schleiermachi est signalé également mais je n'en ai pas vu parmi le matériel que j'ai examiné

e : très riche faune, voir listes in M. T. Alberdi et J. Santafé. Macroflore, voir chapitre "cadre biostratigraphique".

- v. (Villefranche d'Astarac), France ; Gers

a : F. Crouzel, 1957

b : Musée de Toulouse, BMNH , FSL

c : zone 7

d : A. simorreense (6 rangées dentaires, 1 fragment de crâne)

Brachypotherium (1 dent supérieure isolée, 1 calcanéum)

e : Anchitherium, Listriodon splendens, Palaeomeryx bojani, Gomphotherium angustidens, Steneofiber.

- Villette - Serpaize, voir Vienne

- v. Weisenau, Allemagne fédérale ; près de Mayence

a : W. Wagner, 1947

b : sables ; Musée de Darmstadt

c : zone 9

d : A. incisivum (1 prémolaire supérieure isolée)

f : ne pas confondre avec le gisement aquitainien de la même localité.

- Westhofen, Allemagne fédérale

a : W. Wagner, 1947

c : zone 9 présumée

d : A. incisivum

e : Hipparion primigenium, Tapirus priscus, Chalicotherium, Hyotherium palaeochoerus, Euprox, Dinotherium, Tetralophodon longirostris, Gomphotherium angustidens, Machairodus.

- v. pars. Wissberg (Gauweinstein) ; Allemagne fédérale

a : W. Wagner, 1946 et 1947 ; P. Sondaar, 1974

b : sables ; Musée de Mayence, Musée de Munich, Musée d'Utrecht

c : zone 9

d : D. sansaniensis (6 dents isolées)

A. incisivum, D. schleiermacheri, Brachypotherium sont aussi signalés dans le gisement mais ne faisaient pas partie des quelques restes que j'ai vu.

e : riche faune, près de 40 espèces de mammifères, voir listes in W. Wagner et P. Sondaar.

- Yesos de Monteagudo, voir Monteagudo.

V

PALÉOÉCOLOGIE DES RHINOCÉROS DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR

Je me suis efforcé d'établir la paléoécologie de chaque espèce à partir des éléments suivants :

- données anatomiques : ce sont, pour le crâne, l'allongement du massif facial et surtout la pente de la face occipitale qui traduisent le type de port de la tête : bas pour les rhinocéros de steppe ou de prairie qui sont des tondeurs d'herbe, mi-haut ou haut pour ceux qui vivent dans des biotopes buissonneux et forestiers et qui sont des mangeurs de feuilles, de jeunes pousses et d'écorces. C'est aussi l'hypsodontie des dents qui est révélatrice du régime alimentaire. C'est enfin les rapports des segments des membres qui indiquent la mobilité, l'adaptation aux déplacements à l'intérieur du biotope, l'homologie ou la différence de construction par rapport aux espèces actuelles.
- données des faunes associées : certaines espèces sont plus fréquemment associées que d'autres à tel ou tel rhinocéros ; parmi les espèces associées certaines sont liées à un environnement végétal précis (par exemple les tapirs, les chalicothères, les singes) ; le rapport, en nombre relatif, des espèces de prairie ou de steppe (Hipparion, antilopes) aux espèces forestières donne des renseignements intéressants ; l'existence d'espèces aux moeurs aquatiques permet de savoir si le biotope est à tendance humide.
- données des flores associées (pollens, spores ou macrorestes) : on peut ainsi apprécier la nature du couvert végétal et une partie des conditions climatiques, température et surtout humidité.
- données diverses : elles sont liées à la paléogéographie qui permet de connaître la proximité de la mer, l'altitude des gisements lors de leur formation, l'existence d'une barrière éventuelle limitant l'extension d'une espèce (bras de mer, chaîne montagneuse). Il y a aussi les données taphonomiques et sédimentologiques qui permettent de préciser le mode de formation des gisements.

1. Aceratherium tetradactylum :

- données anatomiques : le massif facial est bref, l'inclinaison de la face occipitale vers l'arrière et le bas indique un port de tête haut ; les dents jugales sont très brachyodontes ; au membre antérieur le Mc

III est relativement court par rapport au radius, à la manière des deux espèces africaines actuelles ; les 4 doigts fonctionnels devaient faciliter la marche en terrain mou ; au membre postérieur, le tibia est long par rapport au fémur (plus que pour tous les actuels) mais le MtIII est court à la fois par rapport au fémur (à la manière du C. simum actuel) et par rapport au tibia (plus que pour tous les actuels). Le radius est plus court que le tibia, plus que pour toutes les espèces actuelles. La brièveté du segment distal des membres est donc remarquable : cela traduit une disposition fonctionnelle classique des grands herbivores fréquentant les marécages.

- faunes associées : pour une dizaine de gisements, les ruminants sont associés 9 fois (dont 2 fois seulement des antilopes, à caractère hypsodonte) ; les hipparions 6 et les suidés 7 fois, les mastodontes 6 fois, Anchitherium 5 fois, les dinothères 2 fois et les chalicothères 4 fois.

Il y a d'autres rhinocéros dans 4 cas : D. sansaniensis 4 fois, A. simorreense 3 fois, D. steinheimensis et Brachypotherium 2 fois. La dominance des éléments à caractère forestier et humide est donc écrasante.

- flores associées : on n'en a pas décrit à ma connaissance.

- conclusion : la longueur relative du segment distal des membres et la dominance des espèces associées à caractère forestier et humide laissent présumer d'un biotope forestier humide, plus ou moins palustre.

2. Aceratherium incisivum :

- données anatomiques : elles sont très proches de celles obtenues pour A. tetradactylum ; en ce qui concerne les rapports des segments de membres, il y a même exagération de tous les caractères de A. tetradactylum.

- faunes associées : pour 24 gisements, Hipparion est présent 21 fois et Anchitherium 1 seule ; les chalicothères sont associés dans 9 cas, les tapirs dans 5 cas. On trouve deux fois des hippopotames, 12 fois des suidés. Il y a des ruminants dans 18 cas, dont 16 avec des espèces hypsodontes. Les mastodontes de types divers existent dans 16 cas, des dinothères dans 20 cas, des castors au moins 6 fois.

D'autres rhinocéros sont représentés 11 fois : D. schleiermachi dans 9 cas, A. simorreense dans 6 cas, D. sansaniensis, D. steinheimensis, Brachypotherium et cf. Prosantorhinus sp. D une fois chacun.

Les mammifères de grande taille à biotope préférentiel de forêt humide et chaude sont donc largement dominants. On remarquera toutefois que les hipparions et les bovidés à tendance hypsodonte (antilopes) sont fréquents, ce qui nuance l'impression générale et oblige à penser à d'importantes étendues herbeuses entrecoupant les zones marécageuses et forestières.

- flores associées : décrites à Eppelsheim, Ambérieu, Priay et Venta del Moro. La forêt est importante ou dominante (20 à 60 %) dans tous les cas, avec conifères ailés, Taxodiacées, Bétulacées, Juglandacées, Myricacées, Bétulacées, Liquidambar. La tendance humide est particulièrement marquée à Eppelsheim et surtout à Venta del Moro où la flore est de type soit palustre soit lacustre.

- conclusion : biotope préférentiel à dominante forestière avec tendance palustre ou lacustre. On notera que A. Papp & E. Thenius (1954) ont représenté A. incisivum dans un cadre de ce type ; de plus beaucoup de gisements qui l'ont livré sont riches en lignites.

3. Aceratherium simorreense :

- données anatomiques : comme pour les deux acérathères précédents, le massif facial est bref, la face occipitale est inclinée vers l'arrière et le bas, le port de tête est haut. Les dents jugales sont très brachyodontes. Le segment distal de chaque membre est très court par rapport au segment moyen, beaucoup plus que pour toutes les espèces actuelles. Le radius est nettement plus court que le tibia.

- faunes associées : pour 21 gisements, Hipparion est présent 13 fois et Anchitherium 10 fois ; les chalicothères sont associés 11 fois, les tapirs 3 fois. Les suidés sont très fréquents : 17 fois, et les ruminants encore plus : 21 fois, dont 11 fois sous forme d'antilopes plus ou moins hypsodontes. Les mastodontes existent dans 18 cas et les dinothères dans 12 cas. Il y a des castors au moins 6 fois et des singes au moins 3 fois.

D'autres espèces de rhinocéros sont associées dans 19 cas : D. sansaniensis 9 fois, A. tetradactylum 7 fois, A. incisivum et Brachypotherium 6 fois, D. schleiermacheri 5 fois, D. steinheimensis 3 fois, "Rhinoceros" sp. D 1 fois.

Ici encore il y a donc dominance des espèces forestières affectionnant un environnement humide ; les espèces préférant les étendues herbeuses sont plus rares que pour A. incisivum.

- flores associées : on les connaît à El Firal (Seu de Urgell) et à Saint Béron ; il s'agit dans les deux cas d'une forêt tropicale, s'étageant autour d'un bassin lagunaire. On notera la fréquence des matrices riches en lignites.

- conclusion : biotope préférentiel à dominante forestière avec tendance palustre.

4. Dicerorhinus sansaniensis :

- données anatomiques : les caractères céphaliques sont proches de ceux du D. sumatrensis actuel, et traduisent un port de tête identique. Les dents jugales sont d'allure moins brachyodontes que pour les acérathères contemporains, mais en fait les indices d'hypsodontie sont inférieurs ou du même ordre.

Le manque de matériel empêche d'utiliser pleinement les rapports des segments de membres, dont je retiendrai seulement que le segment distal du membre postérieur est plus long par rapport au tibia que pour les trois acérathères vus précédemment : la taille relative est du même ordre que pour D. bicornis, laissant présumer d'un mode de vie pas très différent.

- faunes associées : pour 13 gisements, Hipparion est associé 6 fois, Anchitherium 8 ; les chalicothères sont présents dans 4 cas et les tapirs dans 2 ; il y a 9 fois des suidés divers, et 10 fois des ruminants dont 5 avec des antilopes. Les mastodontes existent 9 fois, les dinothères 5 fois, des castors au moins une fois.

D'autres rhinocéros sont associés dans 9 cas : A. simorreense 8 fois, A. tetradactylum et Brachypotherium 5 fois chacun, D. steinheimensis 3 fois, A. incisivum 1 fois.

Il y a donc dominance des espèces forestières à tendance humide.

- flores associées : aucune certitude, car il n'y a pas de détermination floristique précise dans aucun des gisements où j'ai vérifié l'existence de D. sansaniensis. Il y a toutefois de bonnes chances que cette espèce soit celle signalée à Azambujeira, où domine une forêt humide riche en camphriers (Antunes & Zbyszewski, 1974).

- conclusion : biotope préférentiel à dominante de forêt humide ; les facilités de déplacement sont cependant plus grandes que pour les acérathères et l'espèce doit être aussi ubiquiste que l'actuel D. bicornis.

5. Dicerorhinus steinheimensis :

- données anatomiques : le manque de matériel disponible fait qu'elles sont très pauvres. L'hypsodontie est moyenne, du même ordre que pour le D. sumatrensis actuel. Il n'y a pas de certitude quant aux valeurs des rapports de segments de membres, il est cependant probable qu'ils sont très proches, à une échelle beaucoup plus réduite, de ceux de D. sumatrensis.

- faunes associées : pour 4 gisements, Anchitherium et Hipparion sont présents deux fois ; il y a des chalicothères dans 3 cas et des tapirs dans 2 cas. Des Suidés existent dans 4 cas, des ruminants dans 4 cas également dont 2 fois avec des formes hypsodontes. Les mastodontes existent dans 3 cas, les dinothères dans deux ; il y a des singes dans deux cas.

Il y a d'autres rhinocéros dans tous les gisements : 3 fois A. simorreense, 2 fois chacun A. tetradactylum, D. sansaniensis et Brachypotherium, une fois A. incisivum.

- flores associées : aucune n'a été décrite.

- conclusion : biotope assez ubiquiste, avec dominante forestière humide.

6. Dicerorhinus schleiermacheri :

- données anatomiques : crâne avec massif facial moyennement allongé, face occipitale inclinée vers l'arrière et le bas ; port de tête haut ou mi-haut. Hypsodontie moyenne, de l'ordre des D. sumatrensis actuels. Les rapports des segments de membres montrent : un allongement du segment distal du membre antérieur (le rapport est supérieur à celui de D. sumatrensis qui est pourtant celle des espèces actuelles qui marque le mieux cette tendance), un tibia long par rapport au fémur (on dépasse D. bicornis), et un segment distal du membre postérieur court par rapport aux deux autres segments (le raccourcissement est plus marqué que chez Ceratotherium). Le radius est beaucoup plus court que le tibia. Il s'ensuit des proportions assez curieuses, réunissant à la fois des tendances que l'on observera chez des rhinocéros plio-villafranchiens et des tendances qui s'exprimeront surtout chez les plus grandes des espèces actuelles.

- faunes associées : pour 19 gisements, Hipparion est présent 17 fois et Anchitherium 1 seule ; il y a 7 fois des chalicothères, 4 fois des tapirs, 1 fois des hippopotames. Les suidés existent 11 fois, les ruminants 15 fois dont des formes hypsodontes dans 14 cas. Mastodontes et dinothères sont présents 12 fois chacun ; il y a des castors dans au moins 3 cas.

D'autres espèces de rhinocéros sont associées dans 11 cas : 10 fois A. incisivum, 4 fois A. simorreense, 1 fois Brachypotherium, 1 fois cf. Prosantorhinus sp. D.

Si la dominante forestière humide existe toujours, elle paraît moins marquée, au moins sur le plan forestier, que pour les autres espèces : la fréquence des Hipparion et des antilopes laisse présumer qu'il existait de vastes espaces de prairie.

- flores associées : on les a décrites à Eppelsheim, Orignac et Joursac. Dans tous les cas la forêt domine : Taxodiacées puis Alnus, Cupulifères, Myricacées, Juglandacées à Orignac, Camphriers à Joursac.

- conclusion : biotope ubiquiste, à dominante humide, et fondé surtout sur la forêt claire, avec étendues herbeuses.

7. Diceros pachygnathus :

- données anatomiques : les caractères crâniens et odontologiques sont les mêmes que ceux des Diceros actuels. Les rapports des segments des membres sont quelque peu différents : au membre antérieur, la longueur du segment médian par rapport au segment proximal est du même ordre que pour D. sumatrensis, et la longueur relative du segment distal est proche des Rh. sondaicus et D. bicornis. Au membre postérieur, la longueur du tibia par rapport au fémur est voisine de celle de D. bicornis, et le MtIII est relativement long, comme pour Rh. sondaicus. Le radius est à peine plus court que le tibia, à la façon des Rh. unicornis et D. sumatrensis.

- faunes associées : la faune de Pikermi est très riche et très variée. Les deux seuls gisements d'Europe Occidentale où j'ai vérifié l'existence de D. pachygnathus sont pauvres : il n'y existe guère qu'un hipparion et des cervidés.

- flores associées : on ne connaît de flore qu'à Pikermi : c'est une forêt à conifères dominants et à angiospermes, avec aussi des herbacées parfois abondantes.

- conclusion : l'espèce est probablement aussi ubiquiste que D. bicornis, avec peut-être une adaptation moins marquée au climat aride.

8. Brachypotherium :

Le matériel disponible est rare. Ce qu'on en connaît montre sur le plan anatomique l'allure très hippopotamoïde avec crâne large, corps en barrique et membres très courts et trapus, caractéristique du genre. Les dents jugales sont très brachyodontes.

Les faunes associées sont à caractère forestier et même palustre (Anchitherium, chalicothères, suidés, ruminants brachyodontes, mastodontes, dinothères et castors) ; les hipparions et les antilopes sont rares.

La seule flore associée connue est celle d'Eppelsheim, à dominante forestière humide.

- conclusion : biotope aquatique à environnement forestier.

9. cf. Prosantorhinus sp. D.

Le seul gisement connu est celui de Montredon, à caractère forestier et humide. Les proportions des os des membres laissent présumer ici encore d'un biotope très aquatique.

VI

L'ÉVOLUTION DES RHINOCÉROS DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR : TENDANCES ÉVOLUTIVES ET PHYLOGÉNÈSE

Le matériel disponible ne permet pas d'avoir une idée de l'évolution de cf. Prosantorhinus sp. D., qui, si ma détermination générique est exacte, est le dernier représentant d'un phylum particulier de petits Télécératinés encore bien développés au Miocène moyen. C'est encore l'insuffisance de matériel qui ne permettra d'avoir que quelques rares indications pour A. tetradactylum, D. sansaniensis et D. steinheimensis, toujours pauvrement représentés dans les niveaux qui nous intéressent ; pour D. pachygnathus, la démarcation est délicate entre l'évolution spatiale et l'évolution temporelle puisque je ne puis que comparer quelques pièces isolées du Pikermien supérieur d'Espagne à un important matériel de référence provenant d'Europe Orientale, en principe du même gisement de Pikermi mais dont l'âge peut être varié (il y a plusieurs niveaux dans ce gisement) ; enfin pour Brachypotherium l'incertitude de la détermination spécifique se superpose à la pauvreté du matériel. Nous n'aurons donc le plus souvent que de vagues indications de tendance, que j'utiliserai faute de mieux. Lorsque ce sera possible, c'est-à-dire lorsque je disposerai de 7 degrés de liberté au moins, j'appliquerai le test t.

1. A. tetradactylum

L'extension spatiale de l'espèce est considérable : outre l'Espagne (plus de 6 gisements) on la trouve en France (Sud-Ouest et Sud-Est) et en Allemagne Occidentale (essentiellement Steinheim) soit une bonne dizaine de gisements d'Europe Occidentale. Elle existe aussi en Europe Centrale, à savoir en Autriche (Wang, 1929 ; Thenius, 1951), et même jusqu'en Turquie (Heissig, 1976). Il n'a pas été décrit de sous-espèce particulière mais K. Heissig, après avoir écrit (1976, p. 63-64) que le binôme lui paraît devoir désigner des espèces différentes quoique proches (ce qui est possible mais demande à être prouvé), appelle A. aff. tetradactylum le matériel turc.

L'extension temporelle de A. tetradactylum en Europe Occidentale inclut les zones MN 6, 7, 8 et 9 (Guérin, 1979). Les échantillons de comparaison comprennent d'une part le matériel anté-vallésien, soit le matériel des zones MN 6 à 8, essentiellement Sansan augmenté à l'occasion de Arroyo del Val, Manchones, Simorre et Steinheim, d'autre part le matériel de la zone MN 9 qui provient surtout de Nombrevilla et de Polinya.

Mandibule

		Z. MN 6	Z. MN 9
H. br. horiz. sous :			
P ₃ – P ₄	(2)	60 – 63,25 – 66,5	(1) 64
P ₄ – M ₁	(3)	61,5 – 69,7 – 74	(1) 67
M ₁ – M ₂	(3)	72 – 75,7 – 80	(3) 71 – 83,2 – 93
M ₂ – M ₃	(3)	76 – 79,3 – 82	(3) 74,5 – 85 – 93
après M ₃	(1)	79	(3) 84 – 90,5 – 97
D.T. br. horiz. sous :			
P ₄ – M ₁	(3)	38 – 41,3 – 46	(2) 36 – 40 – 44
M ₃	(3)	40,5 – 42,2 – 45	(3) 42 – 45,8 – 51,5

Dents supérieures isolées :

		Z. MN 6 - 8	Z. MN 9
P ² L	(1)	35	(5) 30 – 34,1 – 36,5
l	(1)	41,5	(5) 33 – 35,4 – 37,5
P ³ L	(9)	36,39 var. : 2,049	(3) 35,17 var. : 6,083
l	(9)	46,11 var. : 2,861	t : 1,0848 70 %
P ⁴ L	(1)	42,5	(3) 43,17 var. : 11,583
l	(1)	51,5	t : 2,058 90 %
M ¹ L	(7)	46,36 var. : 8,226	(5) 36,5 – 39,8 – 43
l	(7)	47,29 var. : 0,571	(5) 45 – 47,3 – 50
			(11) 46,41 var. : 4,5409
			t : 0,0441 inf. 10 %
			(12) 48,75 var. : 1,932
			t : 2,5554 95 %

Tabl. 79 – Exemples de l'évolution des organes chez *A. tetradactylum*.

Tendances évolutives des organes :

Je donne à titre d'exemple le tableau 79, concernant la mandibule et les dents supérieurs isolées.

Les mandibules vallésiennes de Nombrevilla, Polinya et Saldana sont plus hautes et plus larges au niveau des molaires que celles de Sansan ; il y a donc tendance à l'accroissement de la taille de la branche horizontale.

Les dents supérieures ne montrent pas de différence sensible pour les molaires de lait ; les prémolaires sont plus courtes et surtout plus étroites au Vallésien qu'à l'Astaracien, avec une probabilité minimale à 90 % pour les largeurs des P³ ; pour les molaires, les M¹ du Vallésien sont aussi longues mais significativement plus larges (probabilité à 95 %) que celles de l'Astaracien (tabl. 79) et si l'hypsodontie ne

varie pas pour les M^1 elle s'accroît en moyenne pour les M^3 . Les rangées dentaires ne montrent pas de différence de taille significative. Pour les dents inférieures le segment prémolaire apparaît bien plus court sur une rangée de Nombrevilla que pour la moyenne des rangées dentaires de Sansan. Il y a accroissement de l'hypsodontie des M^3 .

Le squelette post-crânien montre que pour certains os (radius, Mc III) les épiphyses deviennent plus massives.

Phylogénèse :

Dans le même genre et le même sous-genre on connaît une espèce plus ancienne en Europe occidentale ; il s'agit d'A. platyodon Mermier, d'âge Orléanien, et ses caractères anatomiques sont voisins ; il est donc possible d'envisager une filiation A. platyodon - A. tetradactylum, qui est couramment admise (Ginsburg, 1974).

2. A. incisivum :

L'espèce est connue d'Europe Occidentale, en France (Sud-Ouest, Massif Central et couloir Saône-Rhône), en Espagne (Vallès-Penedès mais aussi nombreux autres points de la péninsule) et en Allemagne (Rhénanie essentiellement). On l'a aussi signalée en Europe Centrale (Autriche) mais sa présence n'est pas confirmée plus à l'Est dans les grands gisements d'Europe Orientale ou Sud-Orientale comme Pikermi et Samos. Son évolution spatiale est évidente puisque J. Santafé (1978) en a reconnu une forme particulière à Can Ponsic.

L'extension temporelle est très importante puisque l'espèce existe dès les gisements les plus anciens de la zone 9 (Saint-Jean-de-Bournay, Höwenegg, etc...) jusqu'à la fin de la zone 13 (Luberon, Venta del Moro) : elle couvre donc l'ensemble du Vallésien et du Pikermien.

J'ai comparé trois échantillons correspondant respectivement à la zone MN 9, à l'ensemble des zones MN 10 et 11, et à l'ensemble des zones MN 12 et 13.

Tendances évolutives des organes :

Je donne à titre d'exemple le tableau 80, volontairement réduit à la mandibule, aux dents isolées, à l'astragale et au Mc III.

Mandibule : celle du Vallésien supérieur est plus basse et moins large que celle du Vallésien inférieur ; celle du Pikermien a, au contraire, une branche horizontale plus haute (tabl. 80).

Dents supérieures : peu de variation pour les dents isolées, et pas de signification statistique ; une rangée dentaire du Vallésien supérieur montre des dents aussi larges que celles du Vallésien inférieur, avec des molaires un peu plus courtes.

Dents inférieures : les dents isolées du Vallésien supérieur montrent un net accroissement de largeur pour M^3 , P^2 , P^3 et P^4 (accroissement statistiquement significatif pour les deux premières). Les rangées dentaires du Vallésien supérieur ont des P^3 et P^4 un peu plus courtes que celles du Vallésien inférieur. Une rangée pikermienne ne montre pas de variation significative.

Squelette post-crânien : un Mc III du Vallésien supérieur a une longueur proche de ceux du Vallésien inférieur, mais ses épiphyses sont plus massives avec des diamètres transversaux nettement plus forts. Les astragales sont beaucoup plus hauts au Vallésien supérieur (différence significative) et un peu plus bas au Pikermien. Les calcanéums varient peu. Le naviculaire est au Vallésien supérieur nettement plus long et plus large qu'au Vallésien inférieur.

Mandibule	Zone MN 9	Zones MN 10 - 11	Zones MN 12 - 13
Longueur	(1) 505	(1) 468	
H. br. horiz. sous			
P3-P4	(2) 67 - 73 - 79	(1) 61,5	(1) 91
P4-M1	(3) 70 - 77,5 - 85	(1) 65,5	(1) 91
M1-M2	(7) 72 - 80,4 - 87	(1) 72	(1) 99
M2-M3	(7) 77 - 84,7 - 91	(1) 78	(1) 100
après M3	(6) 82 - 90,7 - 97	(1) 85	(1) 106
D.T. br. horiz. sous			
P4-M1	(5) 35,5 - 38,9 - 42	(1) 37,5	
M3	(7) 36 - 40,7 - 44	(1) 39,5	
Hauteur du condyle	(2) 240 - 246,5 - 253	(1) 222	
Dents supérieures isolées	Zone MN 9	Zones MN 10 - 11	Zones MN 12-13
D ² L	(2) 37 - 38,25 - 39,5	(1) 36	
l	(2) 34 - 34,5 - 35	(1) 33,5	
D ³ L	(4) 37,5 - 39,75 - 41,5	(1) 38	
l	(4) 36 - 37,5 - 38,5	(1) 37	
M ¹ L	(6) 50,0 var. 7,300	(5) 50,2 var. 0,825	t : 0,1570 10 %
l	(6) 52,33 var. 6,967	(6) 55,08 var. 8,0	t : 1,7330 85 %
M ² L	(3) 47 - 53,3 - 63	(1) 49,5	
l	(4) 47,5 - 53 - 56	(1) 51,5	
M ³ L abs.	(17) 51,47 var. 12,296	(3) 51,83 var. 7,583	t : 0,1688 10 %
L anat.	(17) 43,06 var. 9,215	(3) 42,17 var. 6,083	t : 0,4784 35 %
l	(17) 48,65 var. 16,368	(3) 48,66 var. 22,333	t : 0,0075
P ² L	(3) 33 - 36 - 38,5	(3) 33 - 35,3 - 38	
l	(6) 38,67 var. 8,267	(3) 39,67 var. 5,333	t : 0,5188 35 %
P ³ l	(6) 45,25 var. 11,775	(3) 48,5 var. 3,25	t : 1,5039 80 %
P ⁴ L	(11) 43,5 var. 11,775	(4) 45,13 var. 3,729	t : 1,0367 65 %
l	(12) 53,7 var. 6,384	(4) 51,75 var. 2,917	t : 1,4280 80 %
			(1) 44

Tabl. 80 - Exemples de l'évolution des organes chez *A. incisivum*.

Dents inférieures isolées	Zone MN 9	Zones MN 10 - 11	t	Probabilité significative minimale
D3 L	(1) 38,5	(1) 37,5		
I	(1) 22	(1) 18,5		
D4 L	(2) 35,5 - 36,25 - 37	(3) 43 - 44 - 45,5		
I	(2) 22 - 22,5 - 23	(3) 23,5 - 24,7 - 26,5		
M1 L	(2) 44,5 - 45,25 - 46	(2) 44 - 45,75 - 47,5		
I	(2) 28,5 - 29 - 29,5	(2) 27,5 - 29,5 - 31,5		
M3 L	(6) 47,67 var. 2,667	(3) 49,67 var. 11,083	1,2559	70 %
I	(6) 25,33 var. 1,367	(3) 29,5 var. 9,250	3,0975	98 % +
P2 L	(6) 29,67 var. 6,167	(3) 30,67 var. 6,333	0,5673	40 %
I	(6) 18,08 var. 4,742	(3) 21,67 var. 0,083	2,7439	95 % +
P3 L	(1) 38,5	(5) 38,5 - 41,5 - 45		
I	(1) 23,5	(5) 24 - 26,9 - 28,5		
P4 L	(1) 39,5	(5) 39,5 - 42,4 - 46		
I	(1) 26	(5) 27 - 28,3 - 29,5		

Astragale	Zone MN 9	Zones MN 10 - 11	t	Zones MN 12 - 13
D.T.	(12) 78,7 var. 14,703	(1) 78	0,1774	10 % (1) 74 t 1,1797
H	(13) 68,77 var. 15,901	(1) 80	2,7140	98 % + (1) 63,5 t 1,2733
D.A.P.	(11) 51,27 var. 15,218	(1) 51	0,0669	

Mc III	Zone MN 9	Zones MN 10 - 11
L	(3) 139,5 - 156,8 - 174	(1) 152
DT prox.	(3) 50 - 51 - 51,5	(1) 56,5
D.A.P. prox.	(3) 40 - 42,67 - 45,5	(1) 45,5
D.T. dia.	(3) 42 - 44,67 - 47	(1) 48,5
D.A.P. dia.	(3) 16 - 18,17 - 21,5	(1) 20,5
D.T. maxi distal	(3) 53 - 55,5 - 60,5	(1) 58
D.T. dist.	(3) 38,5 - 49,33 - 50	(1) 51,5
D.A.P. dist.	(2) 38,5 - 40 - 42,5	(1) 38

Tabl. 80 (suite) - Exemples de l'évolution des organes chez *A. incisivum*.

Dents supérieures isolées				Zones MN 9 - 10				t	Probabilité significative minimale
Zones MN 7 - 8									
D ³	L	(2)	36 - 36,25 - 36,5	(1)	39				
	l	(2)	31,5 - 33 - 34,5	(1)	33,5				
D ⁴	L	(4)	38,5 - 40,75 - 43	(2)	40	- 41,5	- 43		
	l	(4)	37,5 - 38,5 - 39,5	(1)	38				
M ¹	L	(7)	40,21 - var. 4,155	(4)	39,75 var. 4,250			0,3619	25 %
	l	(7)	44,29 var. 3,907	(5)	45,60 var. 9,175			0,9153	65 %
M ²	L	(5)	43 - 44,9 - 46	(3)	48	- 50,3	- 52		
	l	(5)	44 - 46,9 - 51	(3)	49	- 50,5	- 53		
M ³	L abs	(2)	42 - 43,5 - 45	(5)	45 - 47,9 - 52				
	L anat	(2)	34,5 - 36 - 37,5	(5)	38,5 - 40,2 - 42				
	l	(2)	39 - 39,25 - 39,5	(5)	41,5 - 44,5 - 50				
P ¹	L	(6)	19,75 var. 1,875	(6)	22,42 var. 5,542			2,3984	95 % +
	l	(6)	15,25 var. 5,975	(6)	18,0 var. 2,300			2,3416	95 % +
P ²	L	(8)	28,5 var. 5,214	(3)	30,5 var. 0,750			1,4377	80 %
	l	(8)	31,75 var. 5,643	(3)	35,83 var. 1,583			2,7701	95 % +
P ³	L	(3)	33 - 33,33 - 34	(5)	33	- 34,7	- 36		
	l	(3)	38 - 39,83 - 41	(5)	37	- 38,7	- 40,5		
P ⁴	L	(7)	36,50 var. 1,00	(4)	37,0 var. 2,833			0,6284	40 %
	l	(7)	44,86 var. 7,476	(4)	45,75 var. 1,417			0,6098	40 %
Dents inférieures isolées				Zones MN 9 - 10				t	Probabilité significative minimale
Zones MN 7 - 8									
D ₃	L	(3)	28,5 - 30,33 - 33	(1)	31				
	l	(3)	15,5 - 16,33 - 17,5	(1)	14,5				
D ₄	L	(1)	33,5	(1)	33,5				
	l	(1)	19	(1)	16				
M ₂	L	(11)	41,36 var. 7,855	(5)	42,60 var. 16,175			0,7166	50 %
	l	(11)	25,45 var. 3,573	(5)	26,20 var. 7,700			0,6340	45 %
M ₃	L	(3)	41 - 42,7 - 44	(4)	36,5	- 43,5	- 49,5		
	l	(3)	22,5 - 22,8 - 23	(4)	23,5	- 26	- 30		
P ₂	L	(10)	26,0 var. 1,778	(3)	29,83 var. 0,583			4,6614	sup. à 99 %
	l	(10)	16,70 var. 1,178	(3)	17,67 var. 1,083			1,3630	80 %
P ₃	L	(6)	34,58 var. 3,342	(5)	33,40 var. 1,675			1,2117	70 %
	l	(6)	22,08 var. 7,242	(5)	22,50 var. 1,500			0,3177	20 %
P ₄	L	(5)	37 - 38,8 - 41	(3)	34	- 37,5	- 41		
	l	(5)	23,5 - 25,6 - 28	(3)	24,5	- 24,83	- 25		

Tabl. 81 - Exemples de l'évolution
de *A. simorreense*.

Autant que l'on puisse en juger l'espèce est remarquablement stable ; il semble qu'il y ait tendance d'abord à l'affinement, ensuite au réhaussement de la branche horizontale de la mandibule, élargissement des jugales inférieures et accroissement de la massivité de certains métapodes et tarsiens. La forme ultime de l'espèce, au Pikermien, ne paraît pas confirmer les tendances de la forme du Vallésien supérieur, au contraire : elle serait plutôt plus petite et moins massive.

Phylogénèse :

Il serait tentant de faire descendre A. incisivum de A. tetradactylum du simple fait de la ressemblance morphologique des deux espèces, qui de plus occupent un biotope analogue ; cette hypothèse se heurte cependant à une difficulté majeure : les deux espèces coexistent dans la zone 9, encore que je ne les aie jamais trouvées dans un même gisement. Il me paraît donc plus prudent de leur assigner une origine commune, par exemple par cladogénèse à partir de A. platyodon.

3. A. simorreense :

L'extension géographique de l'espèce paraît considérable : on la connaît en effet en Espagne, en France, en Allemagne et très probablement en Suisse, mais on l'a signalée aussi en Turquie (Heissig, 1976) et j'en connais une forme très proche sinon identique dans le Vallésien des Siwaliks. (Guérin in Pilbeam et alii, 1979).

L'extension temporelle est grande, puisque L. Ginsburg (1974) l'a reconnue dès le niveau de Sansan (zone MN 6) et qu'elle est encore présente au Vallésien supérieur (zone MN 10) (Guérin, 1979).

Les échantillons de comparaison sont :

- d'une part le matériel provenant des zones 7 et 8, essentiellement de Simorre, Villefranche d'Astarac, La Grive et La Cisterniga.
- d'autre part le matériel vallésien des zones 9 et 10, essentiellement Can Ponsic, Can Llobateres, Nombrevilla, Höwenegg et Montredon.

Tendances évolutives des organes :

Je donne à titre d'exemple le tableau 81, réduit aux dents isolées, mais l'étude a pu être faite aussi sur le radius et des carpiens et tarsiens.

Dents supérieures : il y a tendance, de l'Astaracien au Vallésien, à l'augmentation de la taille des molaires et des prémolaires (la différence est statistiquement significative pour les P¹ et les P²) ; il y a aussi un léger accroissement de l'hypsodontie, plus net pour les M³ que pour les P⁴.

Dents inférieures : la forme vallésienne a des molaires de lait plus petites mais des molaires et des P₂ et P₃ plus grandes que la forme astaracienne ; il y a tendance à une diminution légère de l'hypsodontie, ce qui est inhabituel chez les rhinocéros.

Squelette post-crânien : de l'Astaracien au Vallésien, l'épiphyse distale du radius devient plus trapue ; les semi-lunaires, pyramidaux, onciformes, astragales, calcanéums et naviculaires deviennent plus volumineux (différence hautement significative pour le calcanéum), le Mt IV s'allonge et s'élargit.

Phylogénèse :

L. Ginsburg et moi avons montré (Ginsburg & Guérin, 1979) que Aceratherium (Alicornops) simorreense constituait la fin d'un phylum bien distinct de celui auquel appartiennent les deux espèces précédentes ; le sous genre Alicornops existe à Wintershof-West (base du "Burdigalien"), il semble qu'il soit apparu en Europe avec la grande vague de migration du début de la zone MN 3 (début de l'Orléanien).

D. sansaniensis, dents jugales isolées

		Zones MN 6 - 8				Zone 9							
M ¹	L	(2)	40	—	41	—	42	(5)	38	—	40	—	42
	l	(3)	40	—	45,17	—	48,5	(5)	42	—	43,2	—	45
M ²	L	(1)			47			(4)	46	—	48,5	—	50,5
	l	(1)			49			(4)	50	—	51,6	—	55,5
M ³	L abs.	(2)			50			(2)	49	—	50,5	—	52
	L anat.	(2)			43,5			(1)			43		
	l	(2)			45,5			(2)	42,5	—	46,75	—	48
M ₃	L	(1)			47			(1)			44,5		
	l	(1)			25			(1)			21,5		

D. steinheimensis, dents jugales isolées

		Zones MN 7 - 8				Zone 9							
M ³	L abs.	(1)			41,5			(2)	40	—	40,5	—	41
	L anat.	(1)			35			(2)	34,5	—	35	—	35,5
	l	(1)			40			(2)	38	—	38,25	—	38,5
P ²	L	(2)	24	—	25,5	—	27	(3)	27	—	27,2	—	27,5
	l	(2)			24			(3)	28	—	28,3	—	28,5
P ³	L	(2)			28,5			(1)			33		
	l	(2)	34	—	34,5	—	35	(1)			37		
P ⁴	L	(2)	31	—	31,25	—	31,5	(2)	34	—	34,25	—	34,5
	l	(2)	37	—	37,5	—	38	(2)	40	—	40,25	—	40,5

Tabl. 82 — Evolution de *D. sansaniensis* et *D. steinheimensis*.

4. *D. sansaniensis* :

L'extension spatiale paraît, dans l'état actuel de nos connaissances, réduite à l'Europe Occidentale : Espagne, France et Allemagne, outre une citation de D. cf. sansaniensis (Petrovic, 1963) en Serbie.

L'extension temporelle de l'espèce est importante puisque L. Ginsburg (1974) l'a trouvée dès le niveau de Baigneaux (zone MN 4 supérieure dans l'Orléanien) et qu'elle subsiste jusqu'au Vallésien inférieur, dans la zone MN 9 (Guérin, 1979).

Les échantillons de comparaison, malheureusement très pauvres du fait de la rareté de l'espèce, sont :

- d'une part le matériel astaracien provenant essentiellement de Fuensaldana, La Grive, Manchones, Murero, Sansan, Sant Pere de Ribes et Simorre.

- d'autre part le matériel vallésien de Can Ponsic, Ceindejas-Los Canalizos, Nombrevilla, Relea et Wissberg.

Tendances évolutives des organes :

Les seuls éléments anatomiques disponibles pour une comparaison sont les trois molaires supérieures et la dernière molaire inférieure (tabl. 82). Les molaires supérieures ne montrent pas de variation de taille et il semble que les M_3 deviennent plus petites ; l'hypsodontie ne varie pas, et le rapport des longueurs du segment "deux dernières prémolaires supérieures" et du segment "molaires supérieures" est très constant.

Phylogénèse :

Elle est particulièrement obscure : le seul Dicerorhinus connu en Europe occidentale avant D. sansaniensis est D. tagicus Roman, binôme dans lequel ont été rangés des rhinocéros très différents (Heissig, 1972) mais dans lequel se trouve aussi, à mon avis, un Dicerorhinus vrai ; il est de très petite taille, primitif, et il est difficile de croire qu'il puisse être l'ancêtre direct de D. sansaniensis.

5. D. steinheimensis :

L'extension géographique de l'espèce comprend l'Espagne, la France et l'Allemagne. Son extension stratigraphique est réduite à l'Astaracien supérieur (zones 7 et 8) et au Vallésien inférieur (zone 9).

Les quelques rares éléments anatomiques ont été répartis en un lot astaracien (La Grive et Steinheim) et un lot vallésien (Can Ponsic). Ces lots sont réduits aux dernières molaires et aux trois prémolaires supérieures (tabl. 82). Les M^3 ne changent pas de taille alors que les prémolaires du Vallésien sont plus longues et plus larges que celles de l'Astaracien. Elles sont aussi nettement plus hypsodontes.

La phylogénèse est encore plus obscure que pour l'espèce précédente.

6. D. schleiermacheri :

L'extension spatiale de l'espèce est relativement réduite puisqu'on ne la trouve qu'en Espagne, France et Allemagne, sa limite paraît ne pas dépasser l'Autriche (Thenius, 1951).

Son extension temporelle est importante, puisqu'elle recouvre l'ensemble du Vallésien et du Pikermien.

J'utilise deux échantillons de comparaison, l'un vallésien avec le matériel d'Aubignas, Can Llobateres, Eppelsheim, Lyon-Croix Rousse, Montredon, Orignac, Soblay, région de Vienne, l'autre pikermien avec le matériel d'Alcoy, Arquillo, Concud, El Fargue, La Alberca, Mont Luberon.

Si D. schleiermacheri est relativement fréquent, il n'est jamais très abondant dans les gisements et le matériel susceptible d'être comparé est finalement assez réduit.

Tendances évolutives des organes :

Le tableau 83 est donné en tant qu'exemple, il ne concerne que les rangées dentaires inférieures, les Mc III, les astragales et les calcanéums.

Rangées dentaires inférieures							t	probabilité significative minimale
	Zones MN 9 - 11			Zones MN 12 - 13				
P ₄	L	(8)	41,94	var. 13,746	(1)	40	0,4927	30 %
	l	(8)	31,38	var. 6,054	(1)	29	0,9100	60 %
M ₁	L	(10)	47,60	var. 14,100	(2)	43,75 var. 1,125	1,3891	80 %
	l	(10)	34,50	var. 7,111	(2)	32,25 var. 6,125	1,0969	70 %
M ₂	L	(9)	51,44	var. 10,028	(2)	48,75 var. 3,125	1,1326	70 %
	l	(9)	35,22	var. 10,382	(2)	31,5 var. 0	1,5673	80 %
M ₃	L	(7)	50,93	var. 10,869	(1)	53,5	0,7296	50 %
	l	(7)	32,29	var. 6,988	(1)	29	1,1626	80 %
L. des M	(9)	151,72	var. 125,382	(1)	146	0,4848	30 %	

Mc III

	Zones MN 9 - 10		Zones MN 12 - 13	
L	(2)	181 - 192,5 - 204	(2)	191 - 194,5 - 198
DT prox.	(2)	58,5 - 60,25 - 62	(2)	64,5 - 66,75 - 69
DAP prox.	(2)	52	(2)	49 - 50 - 51
DT dia.	(2)	49,5 - 50,25 - 51	(3)	56 - 58,33 - 60
DAP dia	(2)	23,5 - 24,5 - 25,5	(3)	22 - 23,17 - 24
DT maxi distal	(2)	61	(2)	63,5 - 66,25 - 69
DT artic. distal	(2)	49 - 50 - 51	(2)	55 - 55,5 - 56
DAP dist.	(2)	47 - 47,5 - 48	(2)	46,5 - 47,75 - 49

Astragales

	Zones MN 9 - 10		Zones MN 12 - 13			
DT	(7)	89,14 var. 10,143	(2)	93,75 var. 55,125	t : 1,4116	80 %
H	(9)	83,72 var. 17,007	(2)	92,0 var. 2	t : 2,7036	95 % +
DAP	(7)	61,71 var. 7,155	(2)	62,5 var. 112,5	t : 0,2079	10 %

Calcanéums

	Zones MN 9 - 10		Zones MN 12 - 13	
H	(3)	134 - 141,2 - 149	(1)	149
DAP bec	(4)	69 - 72 - 79	(1)	86
DT sust.	(3)	77 - 82 - 88	(1)	86

Tabl. 83 - Exemples de l'évolution des organes chez *D. schleiermacheri*.

Mandibule : du Vallésien au Pikermien, la branche horizontale s'abaisse franchement et se rétrécit légèrement.

Dents jugales inférieures : du Vallésien au Pikermien, la dernière prémolaire et les deux premières molaires deviennent à la fois plus courtes et plus étroites, la dernière molaire se rétrécit mais s'allonge ; ces résultats portent sur des moyennes mais les différences ne sont pas statistiquement significatives.

Squelette post-crânien : du Vallésien au Pikermien les carpiens, les métacarpiens médians et les tarsiens deviennent plus forts : la différence est statistiquement significative pour la hauteur des astragales ; les Mc III ne s'allongent pas mais deviennent nettement plus larges.

Je dois ici encore déplorer l'insuffisance du matériel : intuitivement il semble que les pièces anatomiques du Vallésien ancien sont plus volumineuses que les autres ; il y aurait alors trois stades, Vallésien inférieur, Vallésien supérieur et Pikermien.

Phylogénèse :

D. schleiermacheri est beaucoup plus gros que les Dicerorhinus qui l'ont précédé en Europe occidentale, il a aussi des caractéristiques plus modernes et il est enfin, dans la zone MN 9, contemporain des D. sansaniensis et D. steinheimensis ; il ne saurait donc descendre de ces derniers, avec lesquels il ne peut présenter au plus que de vagues rapports de cousinage. L'existence en Europe orientale d'un vicariant très semblable, D. orientalis, suggère une origine commune des deux espèces (cladogénèse) à partir d'un ancêtre probablement asiatique.

7. D. pachygnathus :

Cette grande espèce de Diceros est typique de l'Europe Sud-Orientale où elle abonde dans les grands gisements de Pikermi, Samos, Salonique etc. . . Des espèces affines mais distinctes existent en Turquie et en Afrique du Nord (Guérin, 1966). D. pachygnathus est d'âge pikermien ; E. Thenius (1956) l'a signalé en Autriche, je l'ai trouvé parmi du matériel récolté par E. Aguirre dans le bassin de Grenade, où il paraît être immigrant. Les sédiments de ce bassin étant eux aussi d'âge pikermien, il ne m'est pas possible d'indiquer des tendances évolutives dans le temps ; par contre une extrémité distale de tibia, un Mt III et un Mt IV complets, qui proviennent tous de Cenes de la Vega, montrent que le squelette du membre postérieur est plus élancé chez la forme espagnole, dont les métacarpiens sont plus longs d'un peu moins de 15 %. Il s'agit ici probablement d'une variabilité géographique.

D. A. Hooijer & B. Patterson (1972, fig. 11) ont publié un schéma phylogénétique montrant que dans la sous-famille des Dicerotinae, D. pachygnathus constitue un rameau latéral issu du tronc commun africain au Miocène moyen, bien avant que le genre Ceratotherium ne se détache du genre Diceros.

8. Brachypotherium :

La succession des espèces ouest-européennes au Miocène a été fort bien résumée par J. Viret (1961). Au B. aurelianense de l'Orléanien succède B. stehlini de l'Astaracien inférieur, puis B. brachypus de l'Astaracien moyen et supérieur ; B. goldfussi du Vallésien inférieur est la fin du phylum. Cette dernière espèce se distingue assez mal de celle qui la précède, J. Viret ne retenant, avec des doutes implicites, qu'une taille plus grande des dents et une évolution plus marquée de la morphologie des astragales (1961, p. 71-72).

VII

CONCLUSION SUR LES RHINOCÉROS DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR

A l'exception du rhinocéros cf. Prosantorhinus sp. D, dont les quelques restes connus n'autorisent qu'une définition provisoire, étant entendu que Diceros pachygnathus et Brachypotherium sont étudiés d'après des restes dont l'essentiel déborde de notre cadre spatial ou temporel, et sans tenir compte du crâne de Nérac ni de la mandibule du Monte delle Piche dont on ignore la position stratigraphique, il est possible pour chaque espèce de proposer une néodiagnose, d'en résumer l'intérêt stratigraphique et paléoécologique et de préciser les stades évolutifs successifs.

1. Genre Aceratherium :

- Sous-genre nominal Aceratherium

Crâne : massif facial bref, intermaxillaires longs, os nasaux courts et faibles insérés loin en arrière, échancrure nasale très largement ouverte en avant, toit crânien subrectiligne oblique vers l'avant et le bas. Face occipitale faiblement inclinée vers l'arrière et le bas, faisant un angle aigu avec la face supérieure. Processus sus-orbitaires bien marqués. Grande crête occipitale assez fortement relevée, plutôt étroite, faiblement déprimée dans son plan sagittal. Arcades zygomatiques peu développées vers l'extérieur et à peu près parallèles au plan sagittal.

Mandibule : symphyse longue, légèrement élargie vers l'avant ; branche horizontale assez basse, à bord inférieur presque rectiligne ; branche montante à bord antérieur légèrement oblique vers le haut et l'avant.

Denture antérieure avec I^1 moyennes ou régressées, I^2 et I_1 très petites ou disparues, I_2 très puissantes. Denture jugale très brachyodonte montrant de façon exemplaire les caractéristiques du genre, entre autres pour les dents supérieures le développement progressif d'avant en arrière d'un étranglement du protocone de plus en plus fort, d'arrière en avant d'un puissant cingulum interne, et d'une façon générale un profil mou de l'ectolophe ; pour les jugales inférieures, des vallées en U ou en V large à faible différence de niveau ; la vallée antérieure a un profil longitudinal avec une très nette rupture de pente,

et est fréquemment barrée à son débouché par une expansion linguale du cingulum antérieur.

Le squelette des membres montre des os longs élancés, un radius et un tibia très allongés, des métapodes longs, une patte antérieure tétradactyle.

Aceratherium (Aceratherium) tetradactylum

- Néodiagnose :

Aceratherium (Aceratherium) de taille moyenne.

Crâne à surface supérieure rectiligne ; nasaux droits dans le prolongement des frontaux. Pas de véritables processus antéorbitaires. Face occipitale peu élevée. Pseudoméat auditif fermé vers le bas. Apophyse post-glénoïde puissante, subverticale, plus longue que la post-tympanique et la paroccipitale.

Mandibule typique du sous-genre.

Denture antérieure avec I¹ non persistantes (?) et I₂ puissantes.

Jugales supérieures : D² à muraille externe convexe et mésostyle moyen à fort, crista et crochet présents, anticrochet éventuel, médifossette fermée, net cingulum interne. D³ et D⁴ avec pli du paracône épais et légère convexité au niveau du mésostyle ; crochet toujours présent, crista présente ou absente, médifossette fréquemment fermée à la D³ ; fort étranglement du protocône, cingulum interne variable quand il existe. M¹ et M² avec profil d'ectolophe en V asymétrique très ouvert, avec pli du paracône épais et peu saillant ; crochet toujours présent, parfois double, crista rare, pas de médifossette fermée ; protocône toujours étranglé ; cingulum interne variable plus souvent absent à M² qu'à M¹. M³ avec ectométalophe fortement convexe ; crochet présent, crista normalement absente ; protocône étranglé, cingulum interne variable. P¹ relativement fréquente, grande, avec médifossette fermée et cingulum interne continu. P² à ectolophe convexe, crochet toujours présent, crista rare, jamais d'anticrochet ; protocône étranglé, cingulum interne continu. P³ et P⁴ à ectolophe relativement plat, crochet toujours présent, crista présente ou absente, pas d'anticrochet, médifossette assez rarement fermée ; étranglement du protocône variable, cingulum interne toujours présent.

Jugales inférieures : molaires à vallées antérieures en V large ou en U, vallées postérieures en U, différence de niveau faible, en général pas de cingulum interne, cingulum externe toujours présent, mais d'importance variable. P₁ fréquente. P₂ à vallée postérieure en V, cingulum externe discontinu. P₃ et P₄ avec vallées en V ou en U à différence de niveau variable mais souvent forte, sans cingulum interne, à cingulum externe présent mais toujours variable.

Squelette post-crânien typique du sous-genre.

- Paléoécologie :

Biotope préférentiel à dominante de forêt humide, plus ou moins palustre.

- Répartition :

Dans l'espace : Europe Occidentale (France, Espagne, Allemagne) et Centrale (Autriche), et jusqu'en Turquie.

Dans le temps : zone 6 à zone 9.

- Tendances évolutives :

Augmentation de taille de la mandibule ; diminution de la taille des P supérieures, élargissement des M supérieures, léger accroissement de l'hypsodontie au moins pour les M³, épaississement de certains os longs.

- Stades évolutifs :

Le manque de matériel ne permet pas d'en définir alors qu'il en existe certainement car la durée de vie de l'espèce est longue.

- Biostratigraphie :

A. tetradactylum participe à la définition de l'Astaracien et aussi à la définition de la zone 9. C'est aussi un bon indicateur de l'environnement forestier et de l'humidité ambiante.

Aceratherium (Aceratherium) incisivum

- Néodiagnose :

Aceratherium (Aceratherium) de taille moyenne.

Crâne caractéristique du sous-genre et du genre, dont l'espèce constitue d'ailleurs le génotype. Extrémité rostrale des nasaux légèrement relevée, frontaux légèrement convexes au niveau des orbites. Grande crête occipitale plus relevée que dans l'espèce précédente, et angle dièdre du chignon plus aigu. Pseudo-méat auditif ouvert vers le bas : les apophyses post-glénoïde et post-tympanique sont très proches mais ne se touchent pas. Elles sont de longueur voisine, la post-glénoïde étant légèrement oblique vers l'arrière alors que la post-tympanique est légèrement oblique vers l'avant. L'apophyse paroccipitale, qui s'étend un peu plus ventralement, est elle aussi légèrement oblique vers l'avant.

Mandibule caractéristique du sous-genre, à symphyse plus longue que pour A. tetradactylum.

Denture antérieure avec I¹ bien développées et I₂ puissantes.

Jugales supérieures : D² à ectolophe irrégulièrement plat et mésostyle saillant, crochet présent, crista éventuelle, pas d'anticrochet, médifossette fermée ou non ; protocône étranglé, cingulum interne variable. D³ et D⁴ avec ectolophe à profil ondulé, doté d'un pli du paracône épais et d'un léger bombement au niveau du mésostyle ; crochet présent, crista rare, médifossette parfois fermée aux D³, cingulum interne faible ou nul, étranglement du protocône plus fort aux D⁴ qu'aux D³. M¹ et M² avec ectolophe tendant à s'onduler et muni d'un pli épais du paracône, à crochet toujours présent, crista et anticrochet exceptionnels ; étranglement du protocône toujours présent mais variable ; cingulum interne variable, plus souvent présent aux M¹ qu'aux M². M³ à ectométophe convexe, crochet toujours présent, crista rare, médifossette parfois fermée, protocône toujours étranglé, cingulum interne variable. P¹ normalement présentes mais très variables. P² avec ectolophe convexe, à crochet presque toujours présent, crista présente ou non, pas d'anticrochet, médifossette rarement fermée, étranglement du protocône rare ; cingulum interne toujours présent. P³ et P⁴ à ectolophe relativement plat, crochet normalement présent, crista présente ou absente, médifossette rarement fermée, étranglement du protocône variable, cingulum interne en général présent.

Jugales inférieures : D₃ et D₄ avec vallée antérieure en V, vallée postérieure en V large ou en U, différence de niveau normalement faible, cingulum externe parfois présent, en général pas de cingulum interne. Molaires avec vallées le plus souvent en U, différence de niveau faible à moyenne, cingulum interne variable. P₁ assez fréquente. P₂ à cingulum interne variable et cingulum externe présent. P₃ et P₄ avec vallées plus souvent en V qu'en U, différence de niveau faible à moyenne, cingulum interne parfois présent aux P₃ mais absent aux P₄, cingulum externe en principe présent.

Squelette post-crânien typique du sous-genre, avec, par rapport à l'espèce précédente, des os un peu plus petits ; ceux du troisième segment sont aussi plus trapus.

- Paléoécologie :

Biotope à dominante forestière entrecoupé d'étendues herbeuses avec tendance palustre ou lacustre, en climat chaud et humide.

- Répartition :

Dans l'espace : Europe Occidentale (Espagne, France, Allemagne de l'Ouest) et Centrale (Autriche).

Dans le temps : zone 9 à zone 13.

- Tendances évolutives :

Du Vallésien inférieur au Vallésien supérieur, réduction de taille de la mandibule ; légère réduction de la longueur et accroissement de largeur des dents jugales. Augmentation de la robustesse du métacarpien médian, augmentation du volume des principaux tarsiens. Au Pikermien, accroissement de taille de la mandibule et des dents inférieures, légère réduction de taille des tarsiens.

- Stades évolutifs :

La forme type est celle des gisements de la zone 9 ; le changement apparent des directions d'évolution permet de distinguer trois stades, le stade I pour le Vallésien inférieur de la zone 9, le stade II pour le Vallésien moyen et supérieur, le stade III pour le Pikermien.

- Biostratigraphie :

A. incisivum est une espèce typique du Vallésien et du Pikermien et participe à la définition des zones incluses dans ces "étages mammaliens" ; il permet de préciser le niveau stratigraphique selon son stade évolutif. Il est enfin un bon indicateur du paléoenvironnement végétal.

- Sous-genre Alicornops :

Diagnose sub-générique, d'après L. Ginsburg et C. Guérin, 1979 ; Acerathère de petite taille à prémolaires supérieures bien molarisées, avec net pli du paracône ; hypocône aussi développé transversalement que le protocône aux P³ et P⁴ ; il y a toujours un crochet et jamais de pont reliant le protocône à l'hypocône. Molaires supérieures à crochet allongé. Dents jugales relativement hypsodontes. Squelette des membres raccourci distalement, métapodes médians devenant trapus, main tridactyle.

Aceratherium (Alicornops) simorreense :

- Néodiagnose (d'après L. Ginsburg et C. Guérin, 1979, complétée)

Acerathère du sous-genre Alicornops, de taille très petite à petite.

Crâne (non vu, fide Roger) avec pseudo-méat auditif fermé vers le bas, apophyse post-glénoïde très puissante et beaucoup plus développée que la post-tympanique, venant au contact de celle-ci, toutes deux légèrement oblique vers l'avant.

Denture antérieure avec I¹ et I₂ puissantes.

Jugales supérieures : D² avec ectolophe irrégulièrement convexe montrant un fort point d'inflexion correspondant au pli du paracône ; crochet multiple, crista embryonnaire, pas de médifossette fermée, pas d'étranglement du protocône, cingulum interne continu. D³ et D⁴ avec ectolophe à pli du paracône épais et peu saillant, crochet toujours présent, crista présente ou pas, cingulum interne variable, étranglement du protocône plus fort à D⁴ qu'à D³. M¹ et M² à profil d'ectolophe en V très asymétrique et pli du paracône épais et peu saillant. Les trois molaires ont un crochet, une crista rare, pas d'anticrochet, une médifossette très rarement fermée, le protocône est étranglé de façon variable ; cingulum lingual présent ou non, parfois cingulum labial. P² à ectolophe convexe avec net point d'inflexion correspondant au pli du paracône ; crochet presque toujours présent, crista présente ou pas, médifossette rarement fermée, jamais d'anticrochet ; protocône isolé, cingulum interne normalement puissant et continu. P³ et P⁴ avec pli du protocône bien détaché, crochet normalement présent, crista fréquente, pas d'an-

tirochet, étranglement du protocône le plus souvent absent, cingulum lingual normalement présent, parfois cingulum externe.

Jugales inférieures : molaires avec vallées plus fréquemment en V large qu'en U, dont la différence de niveau est normalement faible ; en principe pas de cingulum interne ; cingulum externe normalement présent mais d'importance variable.

Squelette des membres typique du sous-genre avec os de petite taille et trapus, métapodes proportionnellement raccourcis.

- Paléoécologie :

Biotopie préférentiel à dominante forestière et tendance palustre ou lacustre.

- Répartition :

Dans l'espace : Europe Occidentale (Espagne, France, Allemagne), peut être aussi Turquie et péninsule indienne.

Dans le temps : zone 6 à zone 10.

- Tendances évolutives :

De l'Astaracien au Vallésien, on note l'augmentation de la taille des dents jugales, l'accroissement de l'hypsodontie des jugales supérieures, l'augmentation de la taille et de la robustesse des os des membres.

- Biostratigraphie :

A. simorreense participe à la définition de l'Astaracien et du Vallésien. Il constitue aussi un bon indicateur de l'environnement végétal.

2. Genre Dicerorhinus

- Sous-genre nominal Dicerorhinus :

Sa définition est celle du genre actuel, dont l'espèce type est D. sumatrensis ; le sous-genre se caractérise par ses os nasaux longs et libres à leur extrémité rostrale, l'absence normale d'ossification de la cloison nasale et la présence d'une denture antérieure.

Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis

Dicerorhinus (Dicerorhinus), de taille petite à moyenne.

Crâne à massif facial allongé, et os nasaux se terminant rostralement par une courbure vers le bas ; insertion de la corne frontale très faiblement marquée. Face occipitale presque verticale, faisant un angle aigu avec la face supérieure. Grande crête occipitale très élevée, étroite transversalement. Pseudo-méat auditif fermé en bas, apophyses post-tympaniques petites et obliques vers l'avant, apophyses post-glénoïdes volumineuses et inclinées vers l'arrière, apophyses paroccipitales inclinées vers l'arrière, puissantes mais ne descendant pas plus ventralement que les post-glénoïdes.

Mandibule à symphyse longue et de largeur à peu près constante, s'effilant régulièrement vers l'avant en vue latérale ; branche horizontale relativement épaisse, à bord inférieur concavo-convexe ; branche montante à bord antérieur légèrement oblique vers l'arrière et le haut.

Denture antérieure avec I₂ puissantes.

Jugales supérieures : D³ et D⁴ avec ectolophe muni d'un pli du paracône moins large et plus saillant que chez Aceratherium ; crochet toujours présent, pas de crista, étranglement du protocône variable, normalement pas de cingulum. M¹ et M² avec ectolophe en ligne brisée du fait de la présence d'un fort pli du paracône oblique vers l'avant, crochet toujours présent, crista rare aux M¹ et normalement absente aux M², jamais d'anticrochet, protocône le plus souvent étranglé, en général pas de cingulum interne. M³ avec ectométalophe anguleux, crochet toujours présent, crista et anticrochet rares, étranglement du protocône variable. P¹ rarement rencontrée. P² avec nets plis du paracône et du métacône, crochet et crista présents, médifossette normalement fermée, protocône isolé, cingulum interne variable. P³ et P⁴ à ectolophe en W, crochet toujours présent, crista présente ou pas, médifossette fermée fréquente, étranglement du protocône faible ou nul, cingulum interne présent ou non.

Jugales inférieures : D₃ et D₄ à vallées en U et différence de niveau moyenne et dépourvues en général de cingulum latéraux. Molaires à vallées en V, différence de niveau le plus souvent faible ou nulle, pas de cingulum interne et cingulum externe rare. Prémolaires à vallées en V, faible différence de niveau, pas de cingulum latéraux.

Squelette post-crânien de type Dicerorhinus ; les rapports de segments de membres sont voisins de ceux de l'actuel D. sumatrensis.

- Paléocologie :

Biotope probablement ubiquiste, mais préférendum forestier.

- Répartition :

Dans l'espace : Europe Occidentale (Espagne, France) et peut-être Sud-Centrale (Yougoslavie ?).

Dans le temps : de la zone 4 supérieure à la zone 9.

- Tendances évolutives et stades évolutifs :

Le matériel disponible étant trop pauvre, aucune tendance n'est discernable, et a fortiori aucun stade évolutif, alors que la durée de vie de l'espèce est telle que ces stades existent très probablement.

- Biostratigraphie :

D. sansaniensis participe à la définition de la zone 9.

Dicerorhinus (Dicerorhinus) steinheimensis

- Néodiagnose provisoire partielle :

Dicerorhinus présumé du sous-genre nominal, de très petite taille.

Crâne, mandibule et denture antérieure inconnus.

Jugales supérieures : D³ avec ectolophe à pli du paracône saillant et étroit, crochet présent, étranglement du protocône et cingulum interne nuls ou faibles, M¹ et M² avec ectolophe en ligne brisée, crochet toujours présent, crista souvent absente, pas d'anticrochet ; protocône modérément étranglé, normalement pas de cingulum interne. M³ avec ectométalophe anguleux, crochet toujours présent, pas de crista ni d'anticrochet, étranglement du protocône et cingulum interne présents ou non. Pas de P¹ observée. P² à ectolophe ondulé, crochet toujours présent, pas de crista ni d'anticrochet, protocône isolé, cingulum interne variable. P³ et P⁴ avec profil d'ectolophe en W, crochet toujours présent, crista présente ou non, médifossette parfois fermée, pas d'étranglement du protocône, cingulum interne plus fréquent aux P³ qu'aux P⁴.

Jugales inférieures : molaires à vallées en V, à forte différence de niveau, dépourvues de cingulum latéraux. P₃ et P₄ à vallées en V, différence de niveau moyenne, pas de cingulum latéraux.

Squelette des membres avec os courts et relativement trapus.

- Paléoécologie :

Biotope probablement ubiquiste mais à dominante forestière humide.

- Répartition :

Dans l'espace : Europe Occidentale (Espagne, France, Allemagne).

Dans le temps : zone 7 à zone 9.

- Tendances évolutives et stades évolutifs :

Il ne s'agit que d'indications vagues car le matériel est trop pauvre : le seul élément que l'on puisse retenir pour l'instant est, de l'Astaracien au Vallésien, une augmentation de la taille et de l'hypsodontie des prémolaires supérieures.

- Biostratigraphie :

L'espèce concourt à la définition de la zone 9.

Dicerorhinus (Dicerorhinus) schleiermacheri

- Néodiagnose :

Dicerorhinus du sous-genre nominal, de taille grande à très grande.

Crâne à massif facial allongé et os nasaux volumineux, épais, bien développés vers l'avant, se terminant rostralement par une courbure vers le bas. Nette convexité correspondant à l'insertion de la corne frontale. Grande crête occipitale élevée, large, légèrement déprimée dans le plan sagittal. Face occipitale faiblement oblique vers l'arrière et le haut, faisant avec la face supérieure un angle dièdre aigu. Pseudo-méat auditif ouvert vers le bas ; apophyse post-tympanique plus longue que la post-glénoïde ; apophyse paroccipitale très étendue ventralement.

Mandibule à symphyse longue et de largeur constante, dont le bord inférieur s'incline très obliquement par rapport au bord inférieur de la branche horizontale ; branche horizontale haute, à bord inférieur concavo-convexe, talon puissant.

Denture antérieure avec I^1 bien développées, I^2 petites, I_2 puissantes.

Jugales supérieures : D^2 avec ectolophe doté de plis du paracône et du métacône bien marqués, crochet toujours présent, crista et anticrochet en général absents, protocône étranglé ou non, cingulum interne présent ou non. D^3 et D^4 à ectolophe ondulé, crochet toujours présent, crista rare, étranglement du protocône faible à fort, cingulum interne en général absent. M^1 et M^2 à ectolophe ondulé avec fort pli du paracône et bombements au niveau du mésostyle et du pli du métacône ; crochet toujours présent, parfois double, crista rare, anticrochet fréquent, pas de médifossette fermée, net étranglement du protocône, normalement pas de cingulum interne. M^3 avec ectométalophe ondulé, crochet présent, crista variable, anticrochet rare, protocône le plus souvent faiblement étranglé, normalement pas de cingulum interne. P_1^f fréquentes, sans vrai protolophe, avec cingulum interne continu. P^2 à ectolophe convexe, nets plis du paracône et du métacône, crochet et crista toujours présents, médifossette parfois fermée, protocône isolé non étranglé, normalement pas de cingulum interne. P^3 et P^4 à ectolophe fortement ondulé grâce au développement des plis du paracône et du métacône, crochet normalement présent, crista fréquente, médifossette parfois fermée, cingulum interne rare, protocône et hypocône isolés sur les dents fraîches.

Jugales inférieures : molaires avec vallées antérieures toujours en V et vallées postérieures le plus souvent en V, différence de niveau moyenne à forte, pas de cingulum latéraux. P_1 fréquentes, P_2 à

vallée postérieure en V, cingulum interne rare, cingulum externe exceptionnel. P₃ et P₄ à vallées en V et différence de niveau moyenne, pas de cingulum interne, cingulum externe exceptionnel.

Squelette post-crânien de type Dicerorhinus avec allongement des segments 2 et 3 des membres.

- Paléoécologie :

Biotope assez ubiquiste, avec préférendum de forêt claire entrecoupée d'étendues herbeuses, ambiance assez humide.

- Répartition :

Dans l'espace : Europe Occidentale (Espagne, France, Allemagne) et Centrale (Autriche).

Dans le temps : zone 9 à zone 13.

- Tendances évolutives :

Réduction de la taille de la branche horizontale de la mandibule, diminution de la longueur et de la largeur des jugales inférieures, augmentation de la taille des carpiens et tarsiens, élargissement du métacarpien médian.

- Stades évolutifs :

La forme primitive (stade I) est celle des gisements Vallésiens inférieurs de la zone 9. La forme Pikermienne montre pleinement les tendances évolutives que je viens de résumer, mais ces tendances s'annoncent déjà nettement dès la zone 10. Je désignerai donc stade II la forme du Vallésien supérieur et stade III la forme pikermienne.

- Biostratigraphie :

L'apparition de l'espèce concourt à la définition de la zone 9. Ses stades évolutifs successifs permettent de distinguer le Vallésien supérieur et le Pikermien. Son ubiquité ne permet par contre guère de conclusion quant au paléoenvironnement.

3. Diceros pachygnathus

- Néodiagnose, pour mémoire :

Diceros de taille grande à très grande.

Crâne très grand à massif facial relativement court, os nasaux courts, convexes et épais.

Face occipitale oblique vers l'arrière et le bas, toit crânien à profil sub-rectiligne. Grande crête occipitale d'élévation médiocre, à forte dépression dans le plan sagittal. Pseudo-méat auditif fermé vers le bas ; apophyse post-glénoïde presque verticale et très puissante, apophyse post-tympanique courte et oblique vers l'avant ; apophyse paroccipitale oblique vers l'arrière et bien plus longue que la post-tympanique.

Mandibule à symphyse brève, rétrécie en son milieu en vue supérieure ; branche horizontale large, basse, à bord inférieur légèrement convexe ; talon large et arrondi ; branche montante à bord antérieur légèrement oblique vers l'avant.

Pas de denture antérieure.

Jugales supérieures : molaires à ectolophe presque plat, sans pli du paracône net ; crochet présent, crista peu développée quand elle existe, anticrochet rare ; étranglement du protocône toujours présent aux M¹ et M² ; cingulum interne faible ou absent. P³ et P⁴ à ectolophe presque plat, avec plis du pa-

racône et du métacône à peine sensibles ; crochet toujours présent, crista fréquente, pas d'anticrochet, pas de médifossette fermée observée ; pas d'étranglement du protocône ; cingulum interne normalement présent.

Squelette des membres de type Diceros, avec humérus allongé, radius plutôt court, et métapodes longs et épais.

- Paléoécologie :

Biotope probablement très ubiquiste.

- Répartition :

Dans l'espace : Europe Centrale et Sud-Orientale, formes affines en Turquie ; apparemment immigrant en Espagne.

Dans le temps : l'espèce est pikermienne ; c'est pendant la zone 13 qu'elle apparaît sporadiquement en Espagne.

- Tendances évolutives et stades évolutifs :

Il n'est pas possible de reconnaître de tendances évolutives car la durée de vie de l'espèce est courte. Les quelques restes découverts en Espagne montrent plutôt une variabilité d'ordre géographique, se traduisant par un allongement des métapodes.

- Intérêt biostratigraphique :

Réduit dans l'état actuel de nos connaissances. Sa présence en Espagne paraît limitée au bassin de Grenade et à la zone 13.

4. Brachypotherium brachypus et B. goldfussi

- Redéfinition provisoire, les deux espèces étant confondues :

crâne large à profil de type acerathère avec os nasaux minces et longs, toit crânien oblique vers l'avant et le bas, angle dièdre des faces supérieure et occipitale faiblement aigu.

Denture antérieure avec I^1 puissantes et I_2 bien développées.

Jugales supérieures : D^2 à ectolophe muni d'un pli du paracône épais et saillant, crochet et crista présents, anticrochet fréquent, médifossette généralement fermée, pas d'étranglement du protocône, cingulum interne continu, D^3 et D^4 avec ectolophe à profil en V asymétrique, pli du paracône très épais, crochet toujours présent souvent multiple, crista faible ou absente, étranglement du protocône faible ou nul, cingulum interne continu, cingulum externe fréquent. Molaires à ectolophe muni d'un gros pli épais du paracône, crochet toujours présent mais d'importance variable, crista variable, en principe pas d'anticrochet, protocône étranglé, cingulum interne toujours présent, cingulum externe fréquent. P^1 souvent présentes et très variables. P^2 à ectolophe faiblement convexe, faible pli du paracône, crochet normalement présent, crista réduite ou absente, pas d'anticrochet ni de médifossette fermée, protocône isolé et étranglé ; cingulum interne toujours présent, cingulum externe fréquent. P^3 et P^4 à profil d'ectolophe en V asymétrique et large pli du paracône, crochet et crista en général présents, médifossette rarement fermée, pas d'étranglement du protocône, cingulum interne normalement présent et continu, cingulum externe fréquent.

Jugales inférieures : D_2 et D_3 à vallées en V, différence de niveau nulle, D_4 à vallées en V large ou en U, différence de niveau faible ou nulle, cingulum interne en général absent, cingulum externe présent. Molaires à face labiale presque dépourvue de synclinal externe, vallées en V large ou en U,

différence de niveau faible à moyenne, pas de cingulum interne, cingulum externe fréquent. Prémolaires grosses, larges et brachyodontes, P₃ et P₄ à vallées en V à faible différence de niveau, pas de cingulum interne, cingulum externe fréquent.

Squelette post-crânien caractéristique par le raccourcissement et l'épaississement des os des membres.

- Paléoécologie :

Biotope très probablement lié à la présence de marécages, de lacs ou de grands cours d'eau.

- Répartition :

Dans l'espace : Europe Occidentale et Centrale.

Dans le temps : Astaracien (zone 6 à zone 8) pour B. brachypus (qui succède au B. stehlini de l'Orléanien) et Vallésien inférieur pour B. goldfussi (zone 9).

- Tendances évolutives et stades évolutifs :

Difficiles à exprimer du fait de la pauvreté du matériel, les auteurs hésitant même à faire de B. goldfussi une espèce à part entière tout en lui reconnaissant une taille plus forte et peut-être un dessin plus complexe des jugales supérieures.

- Biostratigraphie :

B. goldfussi participe à la définition de la zone 9 et est un bon indicateur de biotope.

5. cf. Prosantorhinus sp. D.

- Définition provisoire :

Une dent isolée et quelques restes osseux appartenant vraisemblablement au genre Prosantorhinus.

Molaire supérieure à ectolophe fortement concave en arrière du pli du paracône ; crochet présent ; étranglement de l'hypocône. Radius aussi long que chez A. incisivum mais plus trapu. Astragalé large et bas. Calcaneum court, large, bien étendu d'avant en arrière. Naviculaire long, étroit et bas.

- Paléoécologie et répartition :

Connu uniquement dans le gisement de Montredon (zone 10) en forêt marécageuse.

PLANCHES

PLANCHE 1

Crâne de *Rh. unicornis* juvénile, vue en *norma basalis* (BMNH, n° 1972-722). Remarquer l'état du remplacement dentaire et l'existence à la rangée dentaire gauche d'une vraie P1 commençant à affleurer. Noter aussi le détail des sutures osseuses.

(Cliché B.M.N.H.)

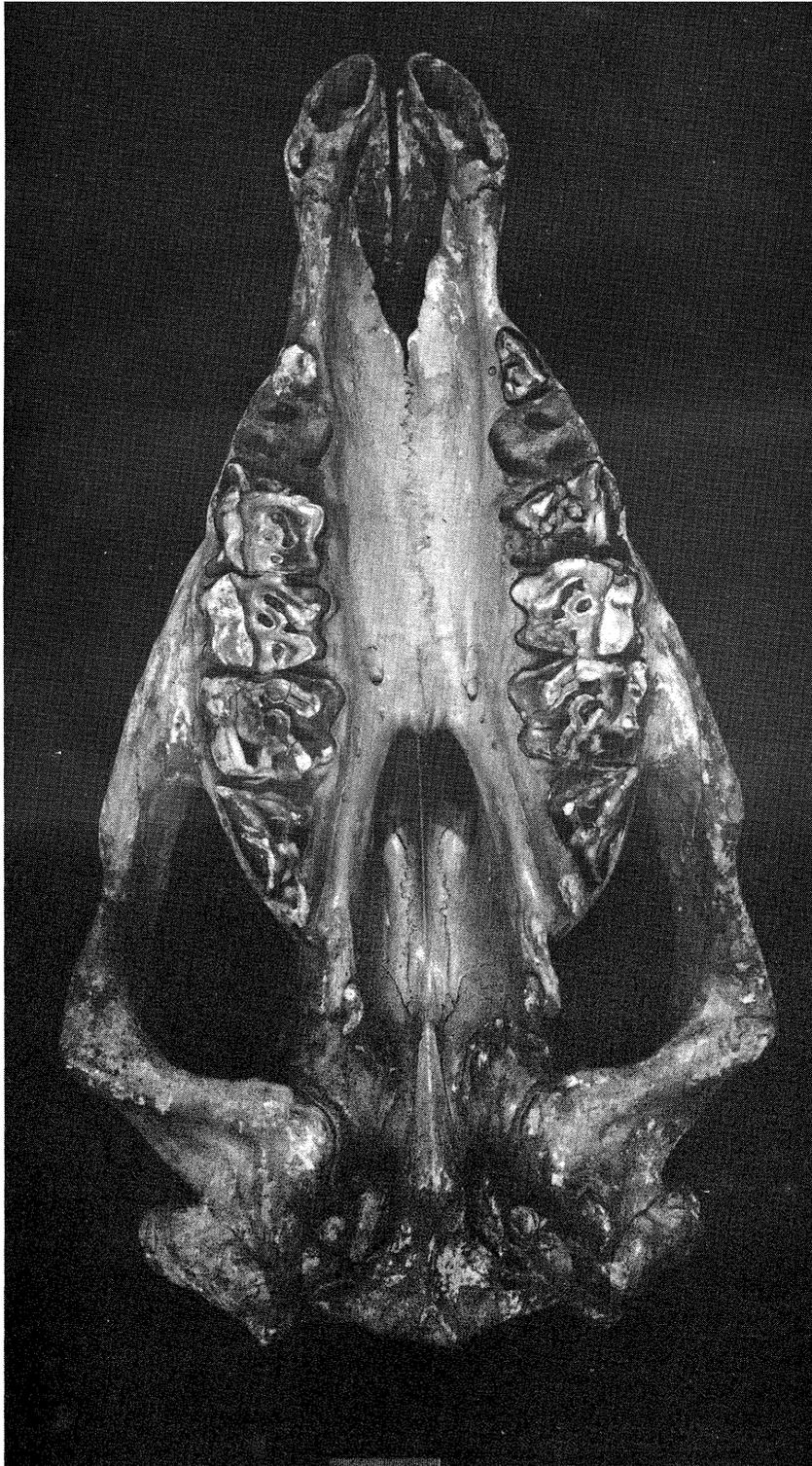


PLANCHE 2

- A — Crâne de *Rh. sondaicus* en *norma basalis* (Faculté des Sciences de Phnom-Penh).
Noter le contour général, la morphologie des dents jugales et le détail de la partie
gutturale, tous caractéristiques de l'espèce. (Cliché C. et R. Mourer)
- B — Crâne de *D. bicornis* en *norma basalis* (Musée de Nairobi, no OM 2056). Remar-
quer la rangée dentaire gauche anormale avec, en arrière de la D1 persistante,
une P1 poussée sur le côté lingual de la P2. (Cliché V. Eisenmann).



PLANCHE 3

Aceratherium (Aceratherium) tetradactylum

Crâne de Sansan n° Sa 6479, MNHN

A : vue latérale gauche

B : vue latérale droite

(clichés MNHN, dûs à l'obligeance de L. Ginsburg)



0 ————— 10

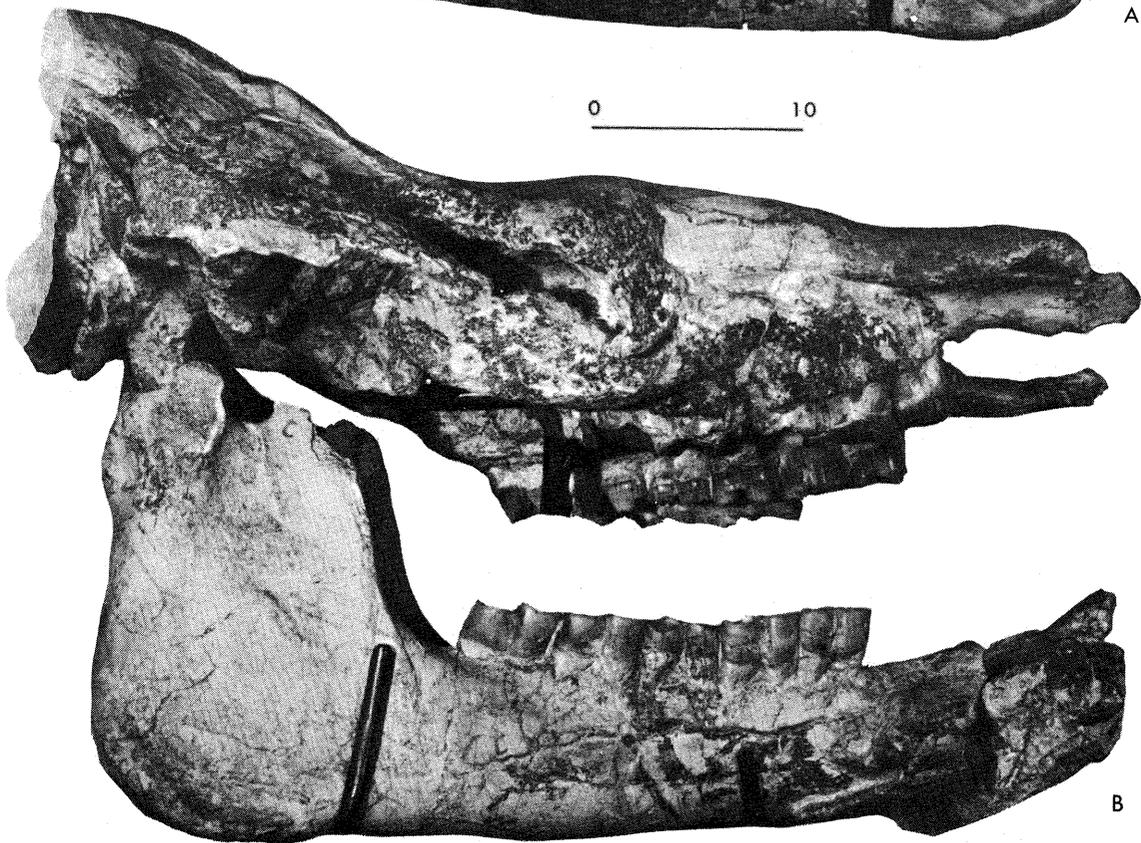


PLANCHE 4

Aceratherium (Aceratherium) tetradactylum

Fragments de crânes de Sansan, MNHN

A : vue latérale gauche du fragment n° 2379

B : vue occlusale des rangées dentaires supérieures du crâne n° 1887-12
(clichés MNHN, dûs à l'obligeance de L. Ginsburg)

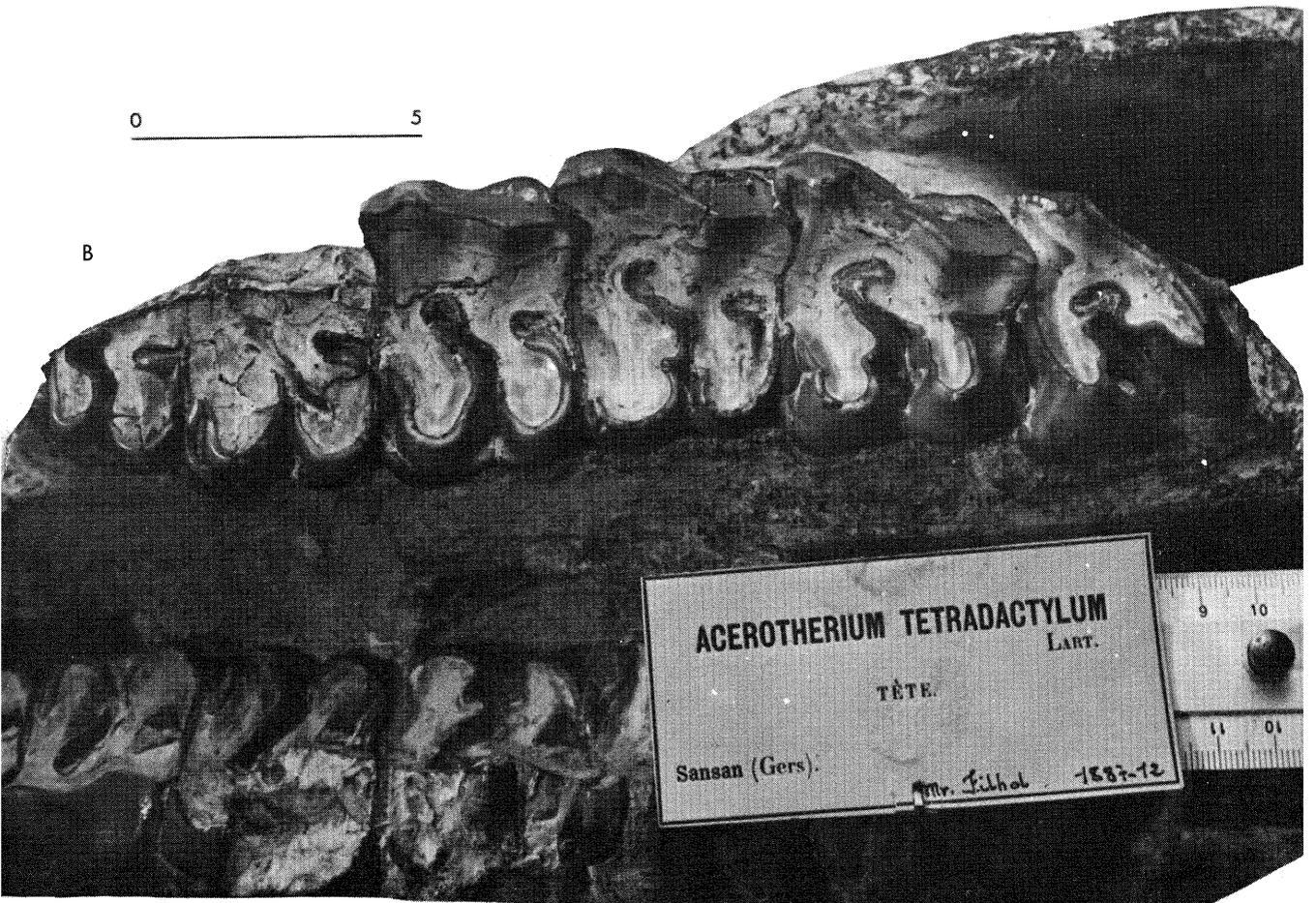
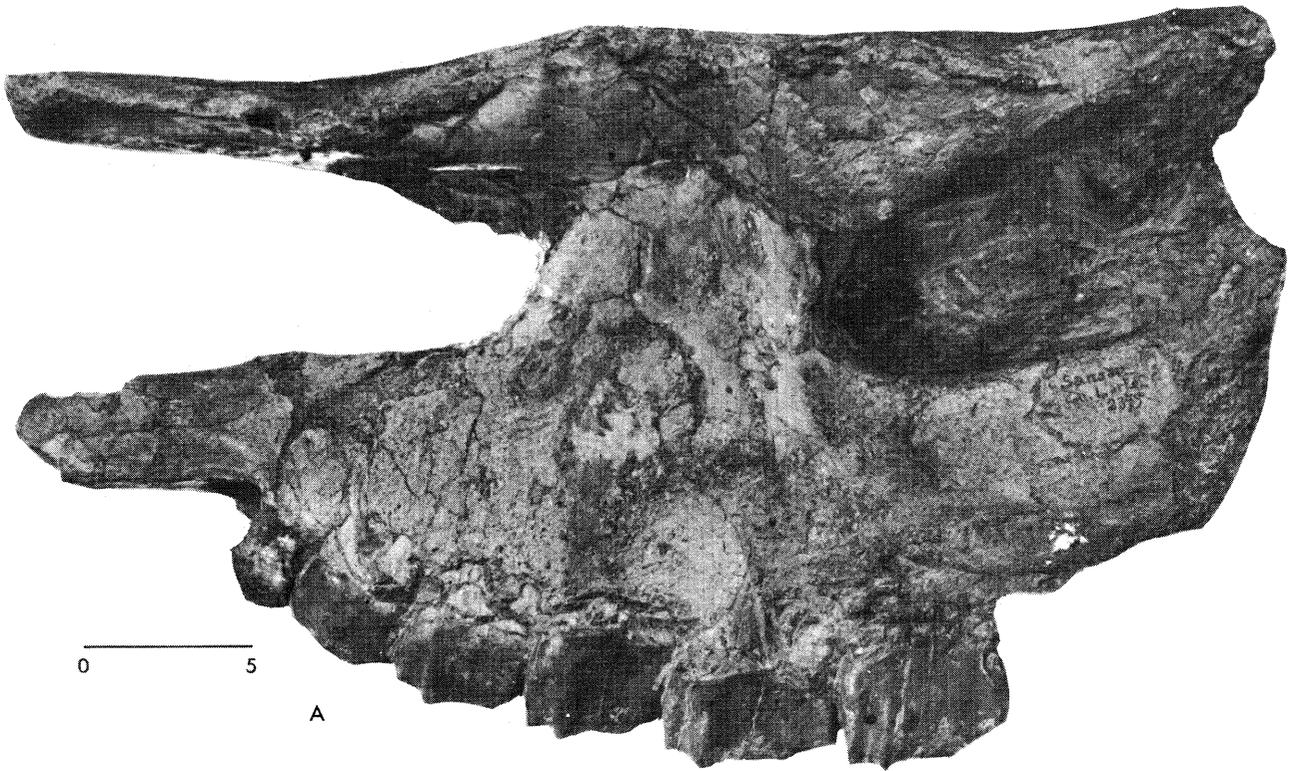


PLANCHE 5

Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis

Crâne de Sansan n^o Sa 6478, MNHN, vue latérale gauche (holotype)
(cliché MNHN, dû à l'obligeance de L. Ginsburg)



PLANCHE 6

Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis

Crâne de Sansan n^o Sa 6478, MNHN, vue latérale droite (holotype)
(cliché MNHN, dû à l'obligeance de L. Ginsburg)



PLANCHE 7

Aceratherium (Alicornops) simorreense

Fragment de crâne de Simorre, MNHN, en *norma basalis* avec rangées dentaires supérieures en vue occlusale (holotype)

(cliché MNHN, dû à l'obligeance de L. Ginsburg)



PLANCHE 8

Quelques exemples de rangées dentaires supérieures de rhinocéros du Miocène supérieur (vues occlusales) :

A : *Aceratherium incisivum*, Montredon, n^o 210400 ex-Mtn 75, FSL

B : *Aceratherium incisivum*, moulage du type de *Dicerorhinus belvederensis* WANG
Belvédère, Autriche.

C : *Dicerorhinus sansaniensis*, Sansan, moulage de l'holotype

D : *Dicerorhinus steinheimensis*, La Grive, n^o LGr 863, ML

(clichés R. Combémoré)

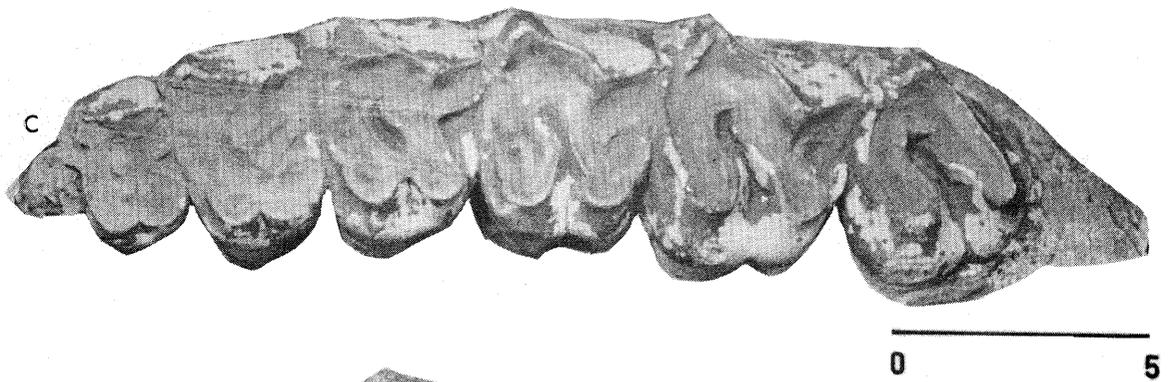
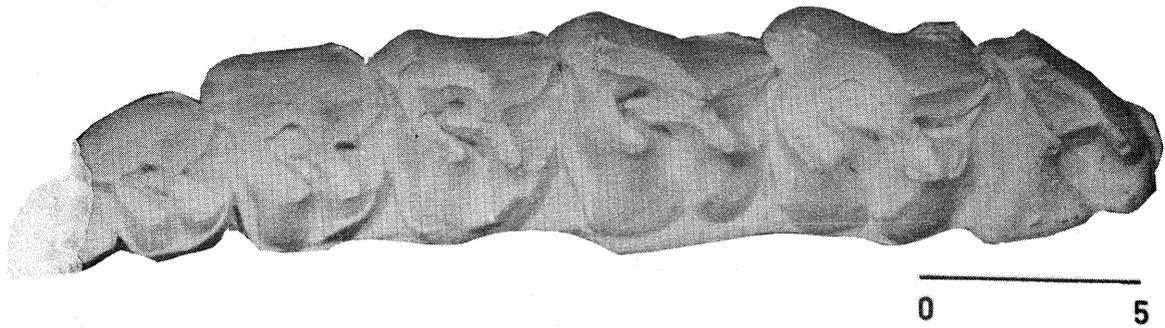
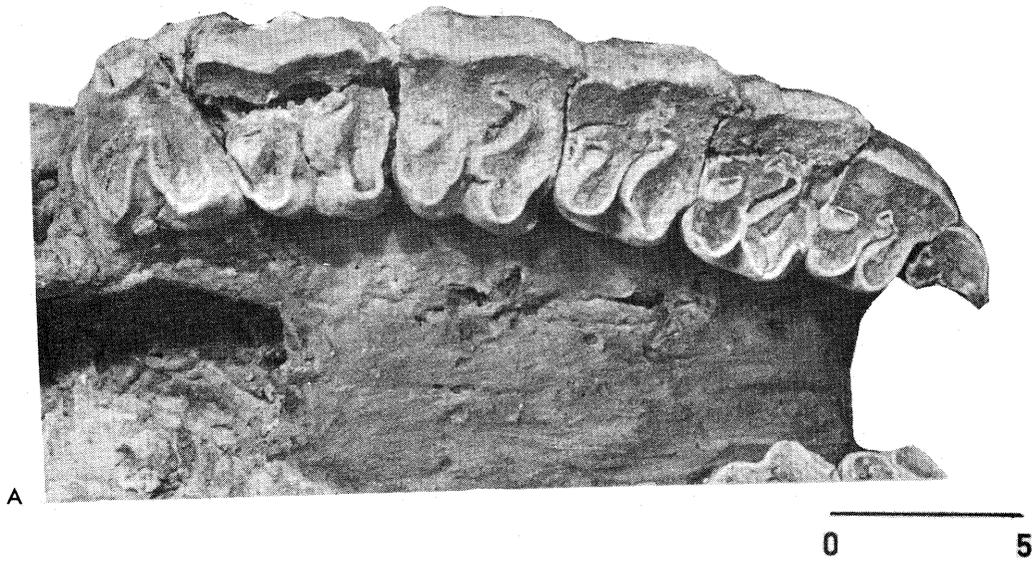


PLANCHE 9

Exemples de rangées dentaires inférieures de rhinocéros du Miocène supérieur

A : *Aceratherium incisivum*, Montredon, n^o 210400 ex-Mtn 75, FSL

1 : vue occlusale de la rangée dentaire

2 : vue latérale gauche de la mandibule

B : *Aceratherium incisivum*, formation de Vienne, n^o FV 100, ML. Vue occlusale de la rangée dentaire

C : *Dicerorhinus sansaniensis*, Sansan, moulage de la mandibule, vue occlusale de la rangée dentaire et vue supérieure de la symphyse.

D : *Dicerorhinus steinheimensis*, La Grive, n^o LGr 864, ML. Vue occlusale de la rangée dentaire

E : *Dicerorhinus schleiermacheri*, Soblay, n^o Sob 137, FSL. Vue occlusale d'un fragment de mandibule portant P₄-M₃.

(clichés R. Combémourel)

