

LES *RHINOCEROTIDAE* (*MAMMALIA*, *PERISSODACTYLA*) DU MIOCÈNE
TERMINAL AU PLEISTOCÈNE SUPÉRIEUR D'EUROPE OCCIDENTALE
COMPARÉS AUX ESPÈCES ACTUELLES : TENDANCES ÉVOLUTIVES ET
RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

par
CLAUDE GUÉRIN

LES RHINOCEROTIDAE (MAMMALIA, PERISSODACTYLA) DU MIOCÈNE
TERMINAL AU PLEISTOCÈNE SUPÉRIEUR D'EUROPE OCCIDENTALE
COMPARÉS AUX ESPÈCES ACTUELLES : TENDANCES ÉVOLUTIVES ET
RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

par
CLAUDE GUÉRIN *

Résumé

Pour les cinq lignées constituées par les représentants des sous-familles *Aceratheriinae*, *Dicerorhininae*, *Dicerotinae*, *Rhinocerotinae*, *Teleoceratinae*, les tendances évolutives sont mises en évidence par comparaison statistique d'échantillons d'âge différent, permettant de reconnaître chez certaines espèces plusieurs stades évolutifs successifs. Un essai d'interprétation phylogénétique est fourni.

Abstract

In the five lineage constituted by the *Aceratheriinae*, *Dicerorhininae*, *Dicerotinae*, *Rhinocerotinae* and *Teleoceratinae* subfamilies, the evolutionary trends are analysed by statistical comparisons of specific samples of different ages ; in several species it leads to the definition of successive evolutionary stages. A tentative phylogenetic interpretation is given.

MOTS-CLÉS : MAMMALIA, PERISSODACTYLA, RHINOCEROTIDAE, NÉOGÈNE, PLÉISTOCÈNE, ACTUEL, ÉVOLUTION, PHYLOGENÈSE, EUROPE OCCIDENTALE.

KEY-WORDS : MAMMALIA, PERISSODACTYLA, RHINOCEROTIDAE, NEOGENE, PLEISTOCENE, RECENT, EVOLUTION, PHYLOGENY, WESTERN EUROPE.

L'étude des *Rhinocerotidae* du Miocène terminal au Pléistocène d'Europe occidentale et de leurs rapports avec les espèces actuelles (1) a donné, outre les résultats biostratigraphiques déjà exposés (2), des résultats concernant l'évolution et la phylogénèse. Toutes les mesures prises ont été traitées statistiquement ; la

variation intraspécifique a été appréciée à l'aide du coefficient de variation, et les différences, en particulier entre les stades évolutifs de la même espèce, ont été analysées à l'aide du test t de Student. La fig. 1 résume les relations phylogénétiques et la fig. 2 tente une interprétation de celles-ci.

* Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, Laboratoire associé au CNRS (LA 11), Département des Sciences de la Terre, Université Lyon 1 - Claude Bernard, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

1 — Sous-famille *Aceratheriinae*

a. Sous-genre *Aceratherium*

Aceratherium tetradactylum et *A. incisivum* dérivent tous deux de *A. platyodon* de l'Orléanien d'Europe.

A. tetradactylum existe pendant les zones 6 à 9. Le matériel provenant de la zone 9 a été comparé au matériel astaracien : la branche horizontale de la mandibule devient plus puissante, les dents supérieures montrent une réduction de largeur des prémolaires et un élargissement des molaires, la rangée dentaire inférieure réduit son segment prémolaire, l'hypsodontie des M₃ s'accroît, les diaphyses de certains os deviennent plus massives (radius, Mc III).

A. incisivum existe pendant les zones 9 à 13. J'ai comparé le matériel réparti en trois échantillons : zone 9, zones 10 et 11, zones 12 et 13. L'espèce est remarquablement stable ; il semble qu'il y ait tendance d'abord à l'affinement, puis à l'élévation 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 (zones 12 et 13) ne paraît pas confirmer les tendances montrées par l'échantillon intermédiaire (zones 10 et 11), au contraire : elle serait plutôt plus petite et moins massive. La discontinuité des tendances évolutives et les différences biométriques qui sont

souvent significatives permettent de distinguer trois stades évolutifs, le stade I pour le Vallésien inférieur de la zone 9, le stade II pour les zones 10 et 11, le stade III pour les zones 12 et 13.

Il serait tentant de faire descendre *A. incisivum* de *A. tetradactylum* du fait de la ressemblance morphologique des deux espèces, qui de plus occupent un biotope analogue, mais les deux espèces coexistent pendant la zone 9, et il est logique de leur assigner une origine commune par cladogenèse à partir de *A. platyodon* (fig. 1 et 2).

b. Sous-genre *Alicornops*

Aceratherium simorreense existe de la zone 6 à la zone 10. J'ai comparé le matériel vallésien des zones 9 et 10 au matériel des zones 7 et 8. Les tendances évolutives sont l'augmentation de 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.

L'espèce constitue la fin d'un phylum bien distinct de celui constitué par le sous-genre précédent ; le sous-genre *Alicornops*, immigré en Europe au début de l'Orléanien, existe à Wintershof-West (MN3) dès la base du Miocène moyen.

2 — Sous-famille *Dicerorhininae*

a. Sous-genre *Dicerorhinus*

Je classe dans ce sous-genre des formes primitives sans cloison nasale ossifiée et pourvues d'une denture antérieure fonctionnelle. Ces formes comprennent l'actuel *D. sumatrensis*, qui n'a guère varié depuis le Pléistocène moyen. *D. sansaniensis* est connu de la zone 4 b à la zone 9. En dépit d'une vaste extension dans le temps l'espèce est rare et je n'ai pas réussi à mettre en évidence ses tendances évolutives. Morphologiquement *D. sansaniensis* est très voisin du *D. leakeyi* qui est son contemporain en Afrique, et proche de l'actuel *D. sumatrensis* ; il a dû être très semblable à la forme souche du phylum (fig. 1 et 2).

D. steinheimensis est une espèce plus récente que la précédente (zones 7 à 9). Une comparaison du matériel vallésien au matériel astaracien montre, malgré la pauvreté des échantillons que les prémolaires supérieures tendent à accroître leur taille et leur hypsodontie. Le crâne de l'espèce n'est pas connu, et il est bien

difficile de distinguer en son absence à quelle lignée appartient l'espèce. Toutefois les caractères dentaires sont ceux du sous-genre nominal, et ceux du squelette des membres ne s'en distinguent que par la taille très petite et l'allure trapue ; il est donc logique de faire dériver *D. steinheimensis* de la lignée des *Dicerorhinus* comme indiqué fig. 2.

Dicerorhinus schleiermacheri est cantonné à l'Europe occidentale et centrale mais existe pendant tout le Miocène terminal (zones 9 à 13). La comparaison d'un échantillon vallésien et d'un échantillon pikermien montre les tendances évolutives suivantes : réduction de la taille de la branche horizontale de la mandibule, diminution du volume des jugales inférieures, augmentation de la puissance des carpiens et tarsiens, accroissement de la massivité des métapodes médians ; il y a deux stades évolutifs, le stade I pour le Vallésien et le stade II pour les zones 12 et 13. Il est possible que la découverte de matériel nouveau amène à reconnaître un troisième stade car

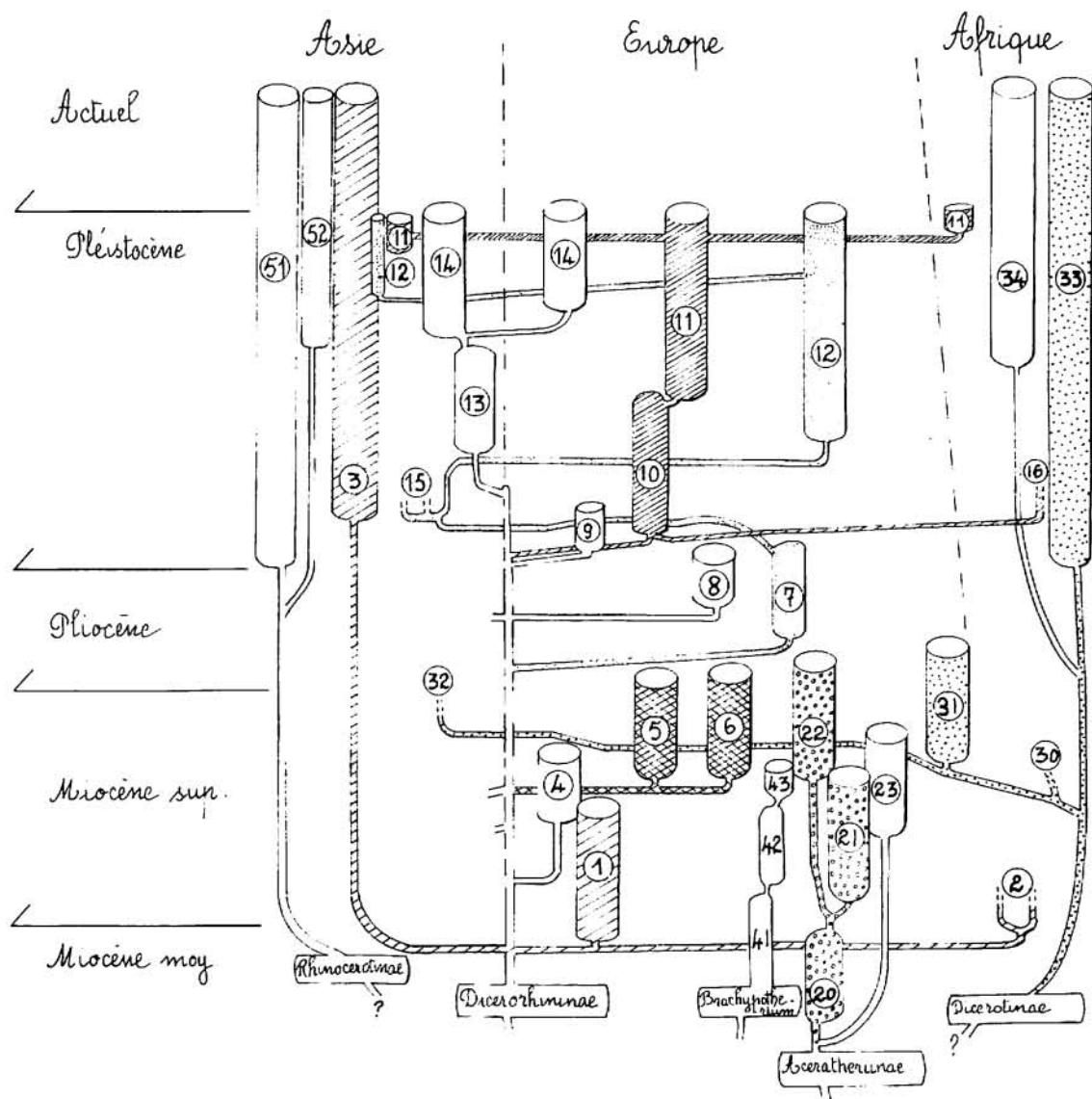


Fig. 1 — Schéma des relations phylogénétiques des rhinocéros du Miocène supérieur au Pléistocène en Europe occidentale. [d'après (1), p. 1056].

Phylogenetical relationship between the Western European Upper Miocene to Upper Pleistocene Rhinocerotids and recent rhinoceroses.

1 à 14 : lignée des *Dicerorhininae*. 1 : *Dicerorhinus sansaniensis*. 2 : vers *D. leakeyi* et *D. primaevus*. 3 : vers *D. sumatrensis*. 4 : *D. steinheimensis*. 5 : *D. schleiermacheri*. 6 : *D. orientalis*. 7 : *D. megarhinus*. 8 : *D. miquelcrusafonti*. 9 : *D. jeanvireti*. 10 : *D. etruscus*. 11 : *D. hemitoechus*. 12 : *D. mercki*. 13 : *Coelodonta nihowanensis*. 14 : *C. antiquitatis*. 15 : vers *Dicerorhinus choukoutienensis* et *D. nipponicus*. 16 : vers *Dicerorhinus africanus*.

20 à 23 : lignée des *Aceratheriinae*. 20 : *Aceratherium platyodon*. 21 : *A. tetradactylum*. 22 : *A. incisivum*. 23 : *A. simorreense*.

30 à 34 : lignée des *Dicerotinae*. 30 : *Diceros douariensis*. 31 : *D. pachygnathus*. 32 : vers *D. neumayri*. 33 : *D. bicornis*. 34 : vers *Ceratotherium simum*.

41 à 43 : lignée des *Brachypotherium* européens. 41 : *Brachypotherium stehlini*. 42 : *B. brachypus*. 43 : *B. goldfussi*.

51 à 52 : lignée des *Rhinocerotinae*. 51 : *Rhinoceros sondaicus*. 52 : *Rh. unicornis*.

les restes de la zone 9 semblent particulièrement volumineux. *D. schleiermachi* se distingue par l'acquisition d'une grande taille et d'un squelette des membres de type semi-cursorial, deux caractères synapomorphes qui apparaissent à plusieurs reprises dans la famille (fig. 2).

D. megarhinus n'existe qu'au Ruscinien (zones 14 et 15) et constitue l'évolution ultime du sous-genre : la denture antérieure existe encore mais n'est plus fonctionnelle. La comparaison de deux échantillons des zones 14 et 15 montre comme tendances évolutives une forte réduction de volume des jugales supérieures, une faible réduction des jugales inférieures, un net accroissement de l'hypsodontie, un raccourcissement et un affinement des os longs, une réduction de taille des carpiens et tarsiens, un amincissement des métacarpiens et un raccourcissement des métatarsiens qui deviennent plus graciles. Les différences sont souvent significatives ou hautement significatives et deux stades évolutifs, un pour la zone 14 et l'autre pour la zone 15, se distinguent aisément. Les fig. 1 et 2 montrent deux interprétations possibles des relations phylogénétiques de l'espèce.

b. Sous-genre indéterminé

D. miguelcrusafonti n'est connu que de deux gisements de la zone 15. Les dents sont caractéristiques du genre, les os des membres sont trapus, mais l'absence de crâne et de mandibule ne permet pas de savoir dans quelle lignée se situe l'espèce ; la répartition temporelle trop brève empêche pour l'instant de connaître les tendances évolutives.

c. Sous-genre *Brandtorhinus*

Ce sous-genre définit une lignée qui se caractérise par l'acquisition d'une cloison nasale ossifiée et la perte de la denture antérieure.

Dicerorhinus jeanvireti est le plus ancien représentant connu du sous-genre. L'espèce n'existe que pendant la zone 16 (Villafranchien inférieur) mais cette zone dure suffisamment longtemps pour que la comparaison de l'échantillon le plus ancien (matériel de Vialette, à l'extrême début de la zone) avec le reste du matériel fasse apparaître quelques tendances évolutives : raccourcissement du fémur, allongement du radius et du tibia, allongement et affinement des métapodes ; les fig. 1 et 2 montrent deux interprétations possibles des relations phylogénétiques de l'espèce.

Dicerorhinus etruscus existe de la zone 16 à la zone 22, donc pendant tout le Villafranchien et une bonne part du Pléistocène moyen ancien. La sous-espèce

nominale compte deux stades évolutifs, le stade I pour le Villafranchien inférieur et moyen (zones 16 et 17) et le stade II pour le Villafranchien supérieur (zones 18 et 19) ; du stade I au stade II les tendances évolutives sont les suivantes : modification des proportions du crâne avec recul de l'orbite, élargissement de l'arrière-crâne et du toit crânien, abaissement de la face occipitale ; amincissement et abaissement de la branche horizontale de la mandibule ; diminution de taille des dents et réduction relative des segments prémolaires ; réduction de taille du radius et modification de taille des épiphyses des os longs, raccourcissement et modification des proportions des métapodes. La sous-espèce *brachycephalus* se reconnaît à son crâne plus allongé, plus large et plus haut, à ses dents plus volumineuses et pour certaines plus hypsodontes, à ses os longs plus puissants et ses métapodes plus allongés. Cette sous-espèce dérive directement de la sous-espèce nominale.

Dicerorhinus mercki apparaît en Europe occidentale au début du Pléistocène moyen (zone 20) et y subsiste jusqu'au Pléistocène supérieur terminal (zone 26). J'ai réparti le matériel dont je disposais en trois échantillons, l'un correspondant aux zones 20 et 21, le second aux zones 22 et 23, le troisième aux zones 24, 25 et 26. De l'échantillon le plus ancien à l'échantillon le plus récent les tendances évolutives sont les suivantes : raccourcissement et affinement de la mandibule, modification des dimensions relatives des dents (en général réduction de taille mais augmentation de longueur pour P⁴ et M³ et augmentation de largeur pour P³ et P⁴), réduction de taille des os longs, carpiens, tarsiens et métapodes. Il y a deux stades évolutifs distincts, un pour les zones 20 et 21, un pour les zones 24 à 26 ; l'échantillon intermédiaire suggère qu'il pourrait lui aussi correspondre à un stade, mais il n'est pas suffisant pour qu'il soit possible d'en décider actuellement.

L'origine de *D. mercki* peut être recherchée du côté de *D. megarhinus* (fig. 1), ou, si l'on adopte le point de vue cladistique, et en vertu du principe de parcimonie, dans le rameau qui mène d'une part à *D. megarhinus*, d'autre part aux *Brandtorhinus* plus évolués et à *Coelodonta* (fig. 2).

D. hemitoechus apparaît en Europe occidentale vers la fin de la zone 22, au milieu du Pléistocène moyen, et perdure jusqu'à la zone 26. J'ai réparti le matériel en 3 échantillons et l'étude statistique montre qu'il y a deux stades évolutifs, l'un pour la fin de la zone 22 et la zone 23, l'autre pour les zones 25 et 16 ; ce dernier

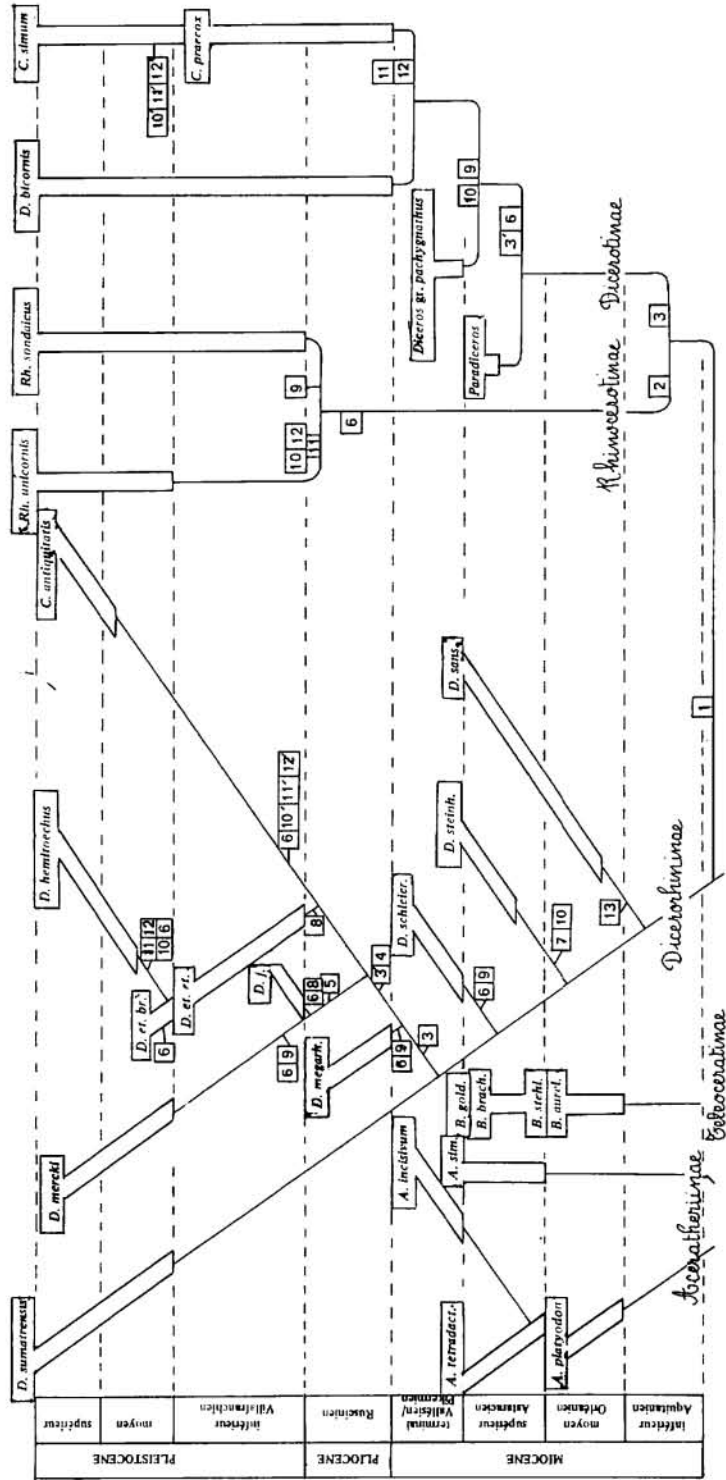


Fig. 2 — Essai d'interprétation des relations phylogénétiques entre les *Rhinocerotidae* du Miocène supérieur au Pléistocène d'Europe occidentale et les espèces actuelles.
Tentative interpretation of the phylogenetical relationships between the Western European Upper Miocene to Upper Pleistocene Rhinocerotids and recent rhinoceroses.

Caractères évolutifs 1 : réduction du massif facial ; 2 : perte de la corne postérieure et acquisition d'un toit crânien concave en long ; 3 : réduction de la denture antérieure qui devient non fonctionnelle (variante extrême 3' : disparition) ; 4 : ossification de la cloison nasale ; 5 : réduction des plis du paracône et du métacône sur l'écotrophe ; 6 : accroissement de la taille ; 7 : réduction de la taille ; 8 : squelette des membres élané, type cursorial ; 9 : squelette des membres semi-cursorial ; 10' : squelette des membres trapus (variante extrême 10' : type graviportail) ; 11 : tendance à l'hyposodontie (variante extrême 11' : forte hyposodontie) ; 12 : port de tête mi-bas et face occipitale inclinée vers l'arrière et le haut (variante extrême 12' : port de tête bas et face occipitale très inclinée) ; 13 : surélévation de la grande crête occipitale.

stade correspond peut-être à la sous-espèce *aretinus* AZZAROLI ; les tendances évolutives concernent la mandibule (accroissement de hauteur de la branche horizontale), les dents (élargissement des molaires supérieures et des jugales inférieures, réduction du segment prémolaire, léger accroissement de l'hypsodontie) et le squelette des membres (allongement de l'humérus, du fémur et du tibia, raccourcissement du radius, augmentation de volume de l'astragale et du calcanéum, raccourcissement des Mc III et Mc IV, allongement des Mt III et IV).

D. hemitoechus dérive par cladogénèse de *D. etruscus* (fig. 2).

3 — Sous-famille *Dicerotinae*

a. Genre *Diceros*

Les premiers représentants de ce genre datent de la fin du Miocène ; il s'agit d'un phylum circum-méditerranéen représenté par les espèces *pachygnathus* d'Europe orientale, *neumayri* de Turquie et *douariensis* d'Afrique du Nord. Ces trois formes sont regroupées sous le nom de *Diceros* gr. *pachygnathus* dans la fig. 2, et ont un représentant en Espagne pendant la zone 13. Les rapports phylogénétiques avec les autres membres de la sous-famille sont donnés fig. 1 et 2.

Diceros bicornis est une espèce actuelle connue depuis le Pliocène ; cette espèce particulièrement stable a si peu varié depuis son apparition que ses

d. Genre *Coelodonta*

Ce genre correspond à l'évolution ultime des *Dicerorhininae*. *C. antiquitatis* d'origine asiatique apparaît en Europe occidentale au début de la zone 24 avec la sous-espèce *C. a. praecursor* ; pendant les zones 25 et 26 c'est la sous-espèce nominale qui est présente. D'une sous-espèce à l'autre les tendances évolutives concernent surtout la stature : les os longs s'allongent légèrement et les métapodes se raccourcissent faiblement, tous devenant plus trapus.

représentants fossiles n'ont pu pour l'instant être distingués taxonomiquement des formes actuelles.

b. Genre *Ceratotherium*

L'actuel *Ceratotherium simum* est directement issu au Pléistocène moyen du *Ceratotherium praecox* apparu au Pliocène. *C. simum* présente de nombreuses convergences (synapomorphies) avec *Coelodonta antiquitatis*. De *C. praecox* à *C. simum* l'évolution a porté sur un accroissement de l'hypsodontie et surtout sur une modification des proportions des os longs et des métapodes qui deviennent beaucoup plus trapus, les membres prenant un type franchement graviportal.

4 — Sous-famille *Rhinocerotinae*

A l'exception d'une incursion du genre *Gandaitherium* dans le miocène ancien d'Europe occidentale il s'agit là d'un phylum exclusivement asiatique. *Rhinoceros sondaicus*, connu depuis le début du Villafranchien, est la moins évoluée des deux espèces actuelles ; deux sous-espèces pléistocènes précèdent

les sous-espèces actuelles.

Rhinoceros unicornis est une forme bien évoluée (denture hypsodonte, port de tête mi-bas) apparue au Pléistocène moyen ; une sous-espèce pléistocène a été décrite à Java.

5 — Sous-famille *Teleoceratinae*

Le genre *Brachypotherium* est connu au Néogène en Asie, Afrique, Europe. Les formes du Miocène moyen au Miocène terminal d'Europe me semblent constituer une anagenèse avec 4 espèces successives, que l'on rencontre de l'Orléanien au Vallésien inférieur ; chacune des espèces exprime les mêmes tendances évolutives (accroissement de taille, accroissement de l'hypsodontie).

Je désigne cf. *Prosantorhinus* sp. D quelques restes trouvés dans le gisement Vallésien supérieur de Montredon (Hérault, France) ; ce matériel est trop pauvre pour pouvoir être comparé avec les *Prosantorhinus* de l'Astaracien d'Europe ; si ma détermination générique s'avérait, nous aurions là les tous derniers représentants du genre.

6 — Sous-famille *Elasmotheriinae*

Les *Elasmotheriinae* sont un phylum d'origine asiatique aboutissant au genre *Elasmotherium* du Pléistocène d'Europe orientale et d'Asie occidentale. Ce genre extrêmement évolué (par sa denture hyperhypsodonte en particulier c'est le plus évolué de tous les *Rhinocerotidae*) semble avoir vécu sporadique-

ment en Europe occidentale, mais les restes recueillis ont soit disparu (dent d'Abbeville détruite par fait de guerre) soit sont mal localisés (arrière-crâne des « bords du Rhin » de la collection Gall au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris).

7 — Sous-famille indéterminée

Les deux pièces du gisement rusciniens ancien de Pont-de-Gail (Cantal, France) ne sont pas déterminables génériquement, mais pourrait être rapprochées

des genres *Chilotherium* ou *Aceratherium*. Dans l'un ou l'autre cas on aurait affaire au dernier représentant européen du genre.

Références bibliographiques

- (1) GUÉRIN C. - *Docum. lab. Géol. Lyon*, 79, 1-3, 1980, 1185 p. et *Thèse Sci., Université Claude Bernard-Lyon I*, 81-31 (1981).
- (2) GUÉRIN C. - *Geobios*, Lyon, 15,4, 1982, p. 593-598.

Manuscrit définitif reçu le 14.06.1982