

CHEZ LE MÊME ÉDITEUR

Dans la collection Préhistoire

- LA DOMESTICATION DES ANIMAUX PAR LES HOMMES PRÉHISTORIQUES, par D. HELMER. 1992, 184 pages.
- L'ENVIRONNEMENT AU TEMPS DE LA PRÉHISTOIRE. Méthodes et modèles, par J. RENAULT-MISKOVSKY. Préface de H. DE LUMLEY. 1991, 2^e édition, 216 pages.
- LA MAIN ET L'HOMINISATION, par J. PIVETEAU. 1991, 116 pages.
- HOMMES ET CLIMATS À L'ÂGE DU MAMMOUTH. Le paléolithique supérieur d'Eurasie centrale, par R. DESBROSSE et J. KOZŁOWSKI. Publié avec le concours du CNL. 1989, 160 pages.
- PRÉHISTOIRE DES RELIGIONS, par M. OTTE. 1993, 160 pages.
- AUX SOURCES DU LANGAGE ARTICULÉ, par R. SABAN. Préface de P. DELAVEAU. 1993, 264 pages.
- LE TCHAD DEPUIS 25 000 ANS. Géologie, archéologie, hydrogéologie, par J.-L. SCHNEIDER. Préface de Y. COPPENS. 1994, 144 pages.

Dans la collection Les grands problèmes de l'évolution

- ÉVOLUTION ET EXTINCTION DANS LE RÈGNE ANIMAL, par L. DE BONIS. 1991, 192 pages.
- LES MAMMIFÈRES AU TEMPS DES DINOSAURES, par D. SIGOGNEAU-RUSSELL. 1991, 204 pages.
- L'ÉVOLUTION CHIMIQUE ET LES ORIGINES DE LA VIE, par A. BRACK et F. RAULIN. 1991, 160 pages.

Autres ouvrages

- PALÉOÉCOLOGIE. Paysages et environnements disparus, par J.-Cl. GALL. *Collection Enseignement des sciences de la Terre*. 1994, 256 pages.
- ÉTHOLOGIE, par J.-Ch. GUYOMARCH. *Collection Abrégés de Sciences*. 1995, 2^e édition refondue et complétée, 256 pages.
- PRIMATES, RECHERCHES ACTUELLES, par J.-J. ROEDER et J.R. ANDERSON. 1990, 248 pages.

Revue

Annales de paléontologie.



COLLECTION PRÉHISTOIRE

LES GRANDS MAMMIFÈRES PLIO-PLÉISTOCÈNES D'EUROPE

sous la direction de :

Claude GUÉRIN

*Maître de conférences, Centre des sciences de la Terre
de l'université Claude Bernard-Lyon I*

et

Marylène PATOU-MATHIS

*Chargée de recherche au CNRS, laboratoire de préhistoire
du Muséum national d'histoire naturelle*

Préface de Yves COPPENS

MASSON 

I. Les *Ceratomorpha*

Ce sont les plus primitifs.

Leurs molaires sont lophodontes dès le départ.

Aux molaires supérieures, on note une tendance à l'allongement et à la fusion du paracône et du métacône, qui vont former ensemble une muraille externe ou ectolophe. Le parastyle tend à s'intégrer dans la muraille externe. En principe, il n'y a pas de mésostyle.

La molaire inférieure est de type lophodonte simple avec deux crêtes transversales.

A partir du Pliocène, le sous-ordre des Cératomorphes ne compte plus que deux familles :

- les *Tapiridae*;
- les *Rhinocerotidae*.

2. Les *Chalicotherioidea*

Ce sont des formes aberrantes de grande taille dotées de griffes bifides, chez qui la mésaxonie n'existe plus, disparues au Miocène terminal en Europe et en Amérique du Nord, et au Pléistocène en Afrique et en Asie. Les derniers représentants de ce sous-ordre en Afrique et en Asie du Sud-Est sont respectivement les genres *Ancylotherium* et *Nestoritherium* (Coombs, 1989).

3. Les *Hippomorpha*

Ils atteignent le plus haut degré d'évolution. Ils comprennent plusieurs familles, parmi lesquelles les *Brontotheriidae*, les *Paleotheriidae* et les *Equidae* sont les plus connues. Seule la dernière subsiste à partir du Néogène.

Le sous-ordre se caractérise par des molaires supérieures disposant d'une muraille externe en W grâce à un fort mésostyle.

Le plan de construction des molaires supérieures dérive d'un type bunosélénodonte. Il évolue ensuite, par apparition d'un protolophe et d'un métalophe qui incluront les conules lorsqu'ils existent, vers un type lophosélénodonte; le stade ultime est atteint chez les Équidés modernes par réunion de tous les lophes.

Les molaires inférieures sont typiquement sélénodontes avec deux croissants longitudinaux.

II. Famille des *Tapiridae*

par Cl. GUÉRIN et V. EISENMANN

A. Généralités et définition

Le type morphologique général est primitif avec un corps massif, bas sur pattes. Le nez et la lèvre supérieure sont soudés en une courte trompe très mobile. Il y a quatre doigts aux pattes antérieures (mais le n° 3 est dominant) et trois doigts aux pattes postérieures.

La formule dentaire est 3/3 I, 1/1 C, 4/3 P et 3/3 M.

La molaire supérieure est brachyodonte avec deux lophes linguaux; le paracône et le métacône sont séparés, le parastyle est isolé.

La molaire inférieure possède deux crêtes transverses.

Tous les *Tapiridae* pléistocènes et actuels appartiennent au genre *Tapirus* Brünich, 1772, qui est connu depuis le Miocène moyen et qui se définit ostéologiquement comme suit (Schoch, 1989) : *Tapiridae* de taille moyenne à grande; prémolaires très molariformes; jugales brachyodontes mais à couronne relativement haute par rapport aux autres *Tapiridae*; canine supérieure vestigiale remplacée fonctionnellement par la troisième incisive (I3/1).

B. Les tapirs actuels (fig. 21)

À l'heure actuelle, le genre *Tapirus* Linné, 1758 est représenté par une espèce asiatique et trois espèces américaines. L'espèce asiatique (*T. indicus* Desmaret, 1829) est rapportée au sous-genre *Acrocodia* Goldman, 1913, les espèces américaines (*T. terrestris* Linné, 1758, dont le synonyme le plus fréquent est *T. americanus* Brisson, 1762, qui est l'espèce type du genre, *T. pinchacus* Fischer, 1829 et *T. bairdi* Gill, 1865) aux sous-genres respectifs *Tapirus*, *Roulini* Cuvier, 1829 et *Elasmognathus* Gill, 1865 (Hershkovitz, 1954).

Les principales différences visibles sur le squelette concernent la taille et la morphologie crânienne. *Acrocodia* et *Elasmognathus* sont plus grands que *Tapirus* et *Roulini*. *Elasmognathus* se distingue par l'ossification antérieure de la cloison nasale; *Tapirus* par un front ascendant et une forte crête sagittale. Les différences dentaires et postcrâniennes sont moins évidentes.

Bien qu'ils se rencontrent dans des régions très différentes, tous les tapirs actuels à l'exception de *T. pinchacus* présentent les mêmes exigences écologiques : climat chaud, forêt tropicale et végétation dense, climat humide et proximité de plans d'eau suffisants; tous nagent très bien et grimpent volontiers dans les rochers lorsque c'est nécessaire. *T. pinchacus* est une forme montagnarde habitant les Andes, dotée d'une fourrure épaisse, qui paraît à première vue différente des autres mais vit en fait dans les buissons denses et la forêt de montagne entre 2 000 et 4 500 m d'altitude, descendant tous les jours dans les vallées pour se baigner et remontant ensuite; à l'exception de la température, son mode de vie est donc très proche de celui des autres espèces.

Les tapirs fossiles, qui présentent des caractéristiques anatomiques proches des formes actuelles, semblent avoir eu des exigences écologiques du même ordre.

C. Les tapirs du Plio-Pléistocène d'Europe

En Europe plusieurs espèces de tapirs sont connues pendant le Néogène (Eisenmann et Guérin, 1994; Guérin et Eisenmann, 1994). Au Ruscinien apparaissent *Tapirus arvernensis* Croizet et Jobert, sous sa forme *T. arvernensis minor* de Serres, qui évoluera en *T. arvernensis arvernensis*, très semblable mais de stature un peu plus forte, au Villafranchien, et *Tapirus jeanpiveteaui* Bœuf, récemment découvert à Ruffec (Charente, France), qui paraît pour l'instant difficile à rapprocher des espèces précédemment connues (Bœuf, 1991).

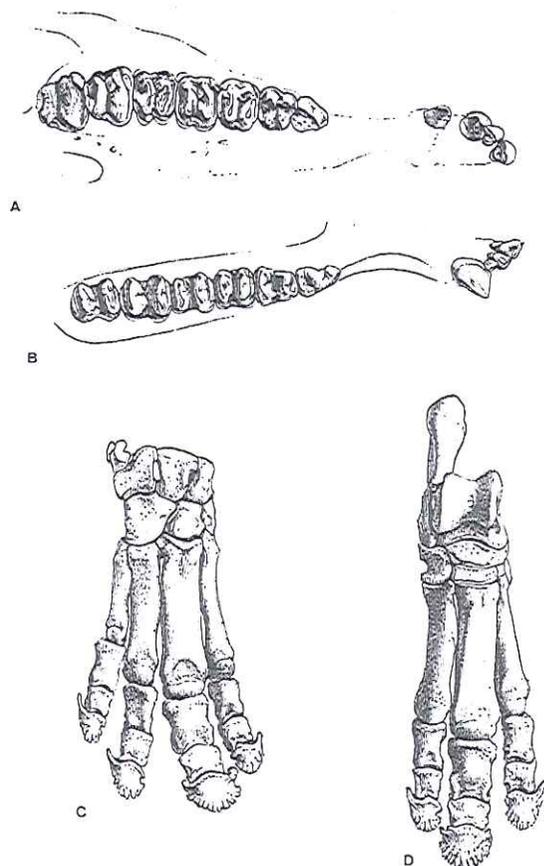


Figure 21. — *Tapiridae*.

A : mâchoire supérieure de *Tapirus terrestris*. B : mâchoire inférieure de *Tapirus terrestris*. C : main de *Tapirus terrestris*. D : pied de *Tapirus terrestris*. D'après H.M.D. de Blainville.

D. Le tapir arverne, *Tapirus arvernensis* Croizet et Jobert, 1828

Tapirus arvernensis est une forme d'assez petite taille, définie à Perrier-Les Étouaires et proche du *T. terrestris* actuel. Bien que plus petit, il présente des proportions proches de celles de *T. priscus* Kaup, 1833, du Miocène supérieur (Guérin et Eisenmann, 1994).

Par rapport à *T. terrestris*, la mandibule de *T. arvernensis* montre, pour une taille correspondant à celle de *T. pinchacus*, les mêmes proportions que *T. priscus*, avec notamment une hauteur relative de la branche horizontale qui les distingue des espèces actuelles.

Les longueurs relatives des prémolaires et molaires supérieures diffèrent de celles des espèces actuelles : par rapport à *T. terrestris* les P1/ et P2/ sont plus longues alors

que les M1/, M2/ et M3/ sont plus courtes. Chez *T. arvernensis arvernensis* les longueurs moyennes des prémolaires inférieures sont plus faibles que pour *T. terrestris* (elles sont du même ordre que pour *T. pinchacus*), sauf pour la P/2 et la P/4; les P/2 et P/3 sont larges; les largeurs postérieures des P/3 et P/4 sont à peu près équivalentes, comme chez *T. priscus*. La longueur moyenne des M/1 est à peine plus forte que celle des P/4. C'est avec la largeur relative des P/3 et des P/4 le seul caractère qui semble distinguer les tapirs européens miocènes et pliocènes des tapirs actuels (à l'exception de *T. pinchacus*).

Les os longs ont des proportions rappelant celles d'un petit *T. terrestris* à diaphyses particulièrement robustes.

T. arvernensis est connu dans les formations rusciniennes de Montpellier et de Perpignan (zones 14 et 15); il est remarquablement abondant à Vialette et assez fréquent à Perrier-Les Étouaires, deux sites d'âge villafranchien inférieur (zone 16). Il est bien représenté en Italie dans les niveaux supérieurs du Casino, à Meleto, Barga, Pieve Fosciana, et à Sarzanello en Toscane, au monte Bianco en Emilie Romagne, à Triversa dans le Piémont, à Spoleto en Ombrie, à Castel San Pietro dans le Lazio (Kotsakis, 1986). Il est encore attesté dans le gisement villafranchien supérieur français (zone 18) du Coupet (Heintz *et alii*, 1974), qui est peut-être le plus récent gisement européen à tapirs. Toutefois, si les restes de *T. arvernensis* de Tegelen (Pays-Bas) sont contemporains des *Sus strozzi* et *Dicerorhinus mercki* de ce même gisement, cette espèce serait connue jusqu'à l'extrême début du Pléistocène moyen.

III. Famille des *Rhinocerotidae*

par Cl. GUÉRIN

A. Généralités et définition

Les *Rhinocerotidae* constituent la plus importante famille parmi la superfamille des *Rhinocerotoidae*, qui comprend aussi les *Hyracodontidae* et les *Amynodontidae*; c'est la famille la plus diversifiée et la plus riche en genres et espèces au sein du sous-ordre des *Ceratomorpha*, sinon même parmi l'ensemble des Périssodactyles (Prothero, Guérin et Manning, 1989).

Les rhinocéros modernes sont des formes massives et relativement basses sur pattes. Leur crâne se caractérise (Viret, 1958; Radinsky, 1966; Prothero et Manning, 1987) par sa forme « en coin », avec un museau effilé, et un profil sagittal concave qui se relève vers l'arrière; la partie rostrale des nasaux et le frontal peuvent présenter des rugosités qui correspondent à l'insertion des cornes; il y a une corne insérée sur le nasal, ou deux cornes insérées l'une sur le nasal et l'autre sur le frontal, mais on connaît des formes fossiles qui étaient dépourvues de cornes. La corne de rhinocéros est faite d'une matière analogue à la kératine, elle n'a pas d'axe osseux et ne fossilise pas; elle repousse en cas de rupture. On lui prête de nombreuses propriétés à caractère magique (aphrodisiaque, détecteur de poison...) et ces légendes sont à l'origine d'un braconnage intensif qui met en danger la survie des espèces actuelles.

La formule dentaire générale est 0-1/0-1 I, 0/0 C, 3-4/3-4 P, 3/3 M. La lignée la plus évoluée sur ce plan (genre *Elasmotherium*, disparu au Quaternaire) avait une formule réduite à 0/0 I, 0/0 C, 1/1 P et 3/3 M.

La denture antérieure tend à ne plus se composer que de I¹/I₂, avec les incisives supérieures en lame de ciseau et les inférieures développées en baïonnettes.

Les dents jugales présentent sur leur table d'usure un émail finement strié transversalement (Fortelius, 1985). Elles sont lophodontes et ont un dessin typique. Les prémolaires des formes modernes (Néogène-Actuel) sont largement molarisées (fig. 22).

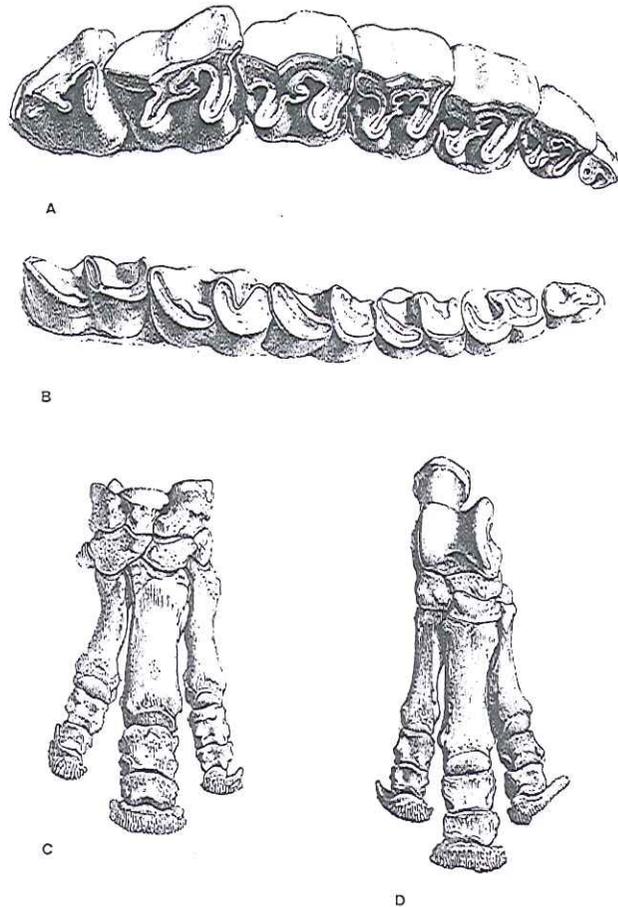


Figure 22. — Rhinocerotidae.

A : rangée dentaire supérieure de *Rhinocerotidae* actuel. B : rangée dentaire inférieure de *Rhinocerotidae* actuel. C : main de *Rhinocerotidae* actuel. D : pied de *Rhinocerotidae* actuel. D'après H.M.D. de Blainville.

Les jugales supérieures ont trois lames (protolophe, ectolophe — le parastyle est soudé à l'ectolophe —, métalophe) et des plis secondaires d'émail internes, le crochet issu du métalophe, la crista issue de l'ectolophe et l'anticrochet issu du protolophe; ces plis secondaires sont souvent absents. Les troisièmes molaires supérieures sont en général différentes des autres jugales supérieures, avec un fût à section triangulaire par suite de la confluence en un ectométalophe de l'ectolophe et du métalophe, avec disparition corrélative du métacône.

Les jugales inférieures présentent une lame longitudinale en croissant (paralophide et protolophide) suivie d'une autre lame en demi-croissant (métalophide et hypolophide).

Le squelette des membres a son second segment composé de deux os distincts; le carpe et le tarse sont complets, sans fusion interosseuse. La main est tétradactyle comme chez les tapirs pour certaines lignées primitives, elle est tridactyle chez les rhinocéros modernes, avec persistance d'un métacarpien V vestigial. Le pied est tridactyle.

La famille semble apparue dans l'Éocène supérieur d'Eurasie avec une forme voisine du genre *Hyrachyus* Leidy puis s'étend dans l'hémisphère Nord à partir de l'Oligocène, atteignant l'Amérique du Nord dès l'Oligocène inférieur, et l'Europe un peu plus tard (Prothero, Guérin et Manning, 1989). Elle comprend une douzaine de phylums évoluant chacune pour son compte et offrant entre eux maints exemples de parallélisme évolutif et de convergences. Diverses analyses cladistiques récentes ont eu le grand mérite de mettre en évidence la nature apomorphique (= primitive) ou plésiomorphique (= évoluée) de nombreux caractères anatomiques, mais elles n'ont pas réussi à préciser de façon satisfaisante la plupart des rapports de parenté entre les divers phylums, qui restent contradictoires selon les divers auteurs (Heissig, 1973, 1981; Guérin, 1982; Groves, 1983; Prothero, Manning et Hanson, 1986) : les caractères ostéologiques et odontologiques sont très difficiles à hiérarchiser, leur importance relative et parfois même leur polarité ne sont pas évidentes.

La famille des *Rhinocerotidae* compte onze principaux phylums ayant valeur de sous-familles (Guérin, 1989); il n'en subsiste plus que trois à l'heure actuelle; parmi les disparues se trouvent des rhinocéros à l'aspect très différent des actuels, avec notamment des formes coureuses, des formes tapiroïdes sans corne (*Aceratheriinae*), des formes hippopotamoides à corps en barrique et pattes très courtes (*Teleocera-tinae*), des formes gigantesques à long cou et petite tête dépourvue de cornes qui ont compté le plus grand Mammifère continental qui ait jamais existé (le *Baluchitherium* oligocène, qui atteignait 7 m au garrot).

La famille présente de nombreuses convergences adaptatives, apparues parfois à plusieurs reprises dans plusieurs sous-familles, qui concernent surtout l'évolution des proportions corporelles, le raccourcissement du crâne, l'apparition de cornes et le renforcement de leur assise, la simplification et même la disparition de la denture antérieure, l'acquisition de jugales hypsodontes souvent corrélée avec un abaissement du port de la tête.

B. Les rhinocéros actuels

Les rhinocéros actuels comptent 5 espèces réparties en 4 genres :

— *Rhinoceros unicornis* Linné, 1758, le grand unicorne d'Asie, et *Rhinoceros sondaicus* Desmaret, 1822, le rhinocéros unicorne de Java; leur peau se subdivise

en boucliers séparés par de grands plis (d'où le terme de Panzernashorn des auteurs germanophones), et leurs incisives inférieures sont développées en baïonnettes. Ce sont des *Rhinocerotinae*;

- *Dicerorhinus sumatrensis* Fischer, 1814, le petit bicolore d'Asie, a lui aussi des incisives inférieures en baïonnette. C'est le dernier survivant des *Dicerorhininae*;
- *Diceros bicornis* Linné, 1758, dit « rhinocéros noir », est africain; c'est le moins rare des rhinocéros actuels; sa face est raccourcie; il est bicolore et n'a pas de dents antérieures; sa lèvre supérieure pointue est préhensile (Spitzmaulnashorn des Allemands);
- *Ceratotherium simum* Burchell, 1817, le rhinocéros « blanc » d'Afrique, est de la même couleur que le précédent (le qualificatif de couleur viendrait d'une transformation de « weit » — pour sa lèvre supérieure large — en « white »); il est également bicolore, et à face courte. Ses jugales sont très hypsodontes. Il appartient comme *D. bicornis* à la sous-famille des *Dicerotinae*.

Ces espèces actuelles se distinguent bien les unes des autres par les caractères de leur crâne, de leur denture et de leur squelette postcrânien (Guérin, 1980a).

C. Les rhinocéros du Plio-Pléistocène d'Europe

Les rhinocéros fossiles du Pliocène et du Pléistocène d'Europe appartiennent tous, à une exception près, à la sous-famille des *Dicerorhininae* Ringström, dont la définition est la suivante : crâne à face allongée portant une corne nasale (insérée à mi-longueur des nasaux) et une corne frontale; prémolaires relativement grandes, bien molarisées. Sur les jugales supérieures vierges, le protocône et l'hypocône sont isolés. Chez les formes primitives les I¹ et les I₂ sont fortes, et les I₁ souvent persistantes. Dès le début la main est tridactyle.

La sous-famille compte deux lignées principales :

- une primitive à denture antérieure fonctionnelle, représentée par le *Dicerorhinus sumatrensis* actuel; elle correspond au genre *Dicerorhinus* Gloger, 1841 (dont *Didermocerus* et *Ceratorhinus* sont des synonymes inutilisables);
- une plus évoluée, correspondant au genre (ou sous-genre) *Brandtorhinus* Guérin, 1980; c'est dans cette dernière lignée que se rangent les formes villafranchiennes et pléistocènes d'Europe. Pour certains il conviendrait d'utiliser le genre *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942, mais ce dernier correspond à un concept différent : pour M. Kretzoi (1942a et b) il se définit comme regroupant des espèces à denture antérieure réduite; *Stephanorhinus* dont l'espèce type est « *Rhinoceros* » *etruscus* englobe aussi les espèces *megarhinus* et *mercki*, mais pas *hemitoechus* pour qui le genre *Procerorhinus* Kretzoi est proposé!

Brandtorhinus est défini comme correspondant à une lignée de *Dicerorhininae* dont les principaux caractères sont :

- la coossification de la partie antérieure de la cloison nasale, des intermaxillaires et des nasaux;
- une tendance des jugales vers la subhypsodontie;
- la molarisation des prémolaires;
- la disparition complète de la denture antérieure.

La morphologie de la base de l'arrière-crâne (notamment la fermeture du pseudo-méat auditif) et celle des dents restent, comme la face allongée, typiquement dicérorhiniennes, et il en est de même pour le squelette des membres. En Europe la lignée apparaît avec *D. (B.) jeanvireti* Guérin, grande forme semi-cursoriale du Villafranchien inférieur qui peut être considérée comme l'espèce type du sous-genre (ou genre).

1. Le rhinocéros de Montpellier, *Dicerorhinus (Dicerorhinus) megarhinus* (de Christol, 1834)

C'est la forme de rhinocéros la plus typique du Rusciniens. Elle est de très grande taille. Le crâne à massif facial long est dépourvu de cloison nasale ossifiée. Le pseudo-méat auditif est fermé vers le bas. La mandibule est à symphyse très longue, le bord inférieur de la branche horizontale est faiblement convexe. La denture antérieure ne comporte plus que deux incisives inférieures vestigiales non fonctionnelles, dites « en bouton ». M1/ et M2/ ont un ectolophe ondulé par un épais pli du paracône et un faible mésostyle; le crochet est toujours présent, la médiofossette est parfois fermée, le protocône est habituellement bien étranglé, il n'y a pas de cingulum lingual. P3/ et P4/ ont un ectolophe faiblement convexe, un pli du paracône épais et un très faible pli du métacône; elles disposent toujours d'un crochet, souvent d'une crista; l'étranglement du protocône est rare; il y a presque toujours un cingulum lingual. Le squelette postcrânien montre des os longs grands et massifs, un troisième segment des membres allongé, des métapodes médians longs, larges et aplatis.

L'espèce est exclusivement rusciniens (zones MNQ 14 et 15); définie à Montpellier, elle est aussi fréquente dans les gisements du Roussillon. Elle existe aussi en Italie, en Espagne, en Allemagne, en Belgique, en Pologne, en Roumanie, en Ukraine et en Russie.

Son biotope préférentiel est la forêt claire entrecoupée d'étendues herbeuses, en climat humide et sans doute assez chaud.

2. Le rhinocéros de Viret, *Dicerorhinus (Brandtorhinus) jeanvireti* Guérin, 1973

C'est encore un rhinocéros de très grande taille. Le massif facial est très long, les nasaux assez développés vers l'avant disposent d'une cloison nasale ossifiée dans sa partie antérieure. Le pseudo-méat auditif est fermé vers le bas. La mandibule à longue symphyse a son bord inférieur faiblement convexe. M1/ et M2/ ont un ectolophe presque plat muni d'un très faible pli du paracône; il y a toujours un crochet, rarement une crista; le protocône est étranglé, il n'y a pas de cingulum interne. P3/ et P4/ à ectolophe presque plat et très petit pli du paracône, à crochet toujours présent, crista très fréquente et médiofossette souvent fermée; le protocône n'est pas étranglé; il y a toujours un cingulum lingual. Les os longs sont très grands et élancés; les segments 2 et 3 sont très allongés; les métapodes médians sont longs et relativement minces.

L'espèce, définie à Viret est connue aussi aux Étouaires, ainsi qu'aux Pays-Bas, en Italie, en Tchécoslovaquie et sans doute en Roumanie, caractérise le Villafranchien inférieur (zone 16).

Le biotope préférentiel est à dominante de forêt claire avec des zones herbeuses à graminées et fougères, sous un climat humide.

3. Le rhinocéros de Crusafont, *Dicerorhinus (Brandtorhinus) miquelcrusafonti* Guérin et Santafé, 1978

C'est une forme trapue, de taille moyenne. M1/ et M2/ sont volumineuses, avec un ectolophe en W, un fort crochet et un protocône étranglé. La P3/ possède des plis du paracône et du métacône bien marqués sur l'ectolophe; le crochet est bifide, il existe un cingulum lingual continu; le protocône n'est pas étranglé. Elle est limitée au Ruscinien supérieur (zone MNQ 15) et n'est connue pour l'instant qu'à Layna en Espagne, où elle est définie, et dans le Roussillon. Son biotope pourrait être la prairie humide.

4. Le rhinocéros étrusque, *Dicerorhinus (Brandtorhinus) etruscus* (Falconer, 1859)

C'était un rhinocéros relativement petit (de l'ordre de 1,5 m au garrot), coureur, à pattes allongées, très ubiquiste mais préférant les secteurs buissonneux. Ses jugales à couronne basse ne lui permettaient pas de consommer des graminées.

La cloison nasale est ossifiée dans sa partie antérieure. La mandibule possède une symphyse longue et élargie en avant, une branche horizontale plutôt courte, mince, relativement haute, à bord inférieur relativement convexe. Il n'y a pas de denture antérieure. Les M1/ et M2/ ont un ectolophe ondulé grâce à un pli du paracône petit mais net, un faible mésostyle et un très faible pli du métacône; le crochet est normalement présent, et la crista est en général absente; le protocône est ordinairement étranglé. P3/ et P4/ ont un ectolophe faiblement convexe avec un petit pli du paracône; elles ont un crochet, souvent une crista, et leur médifossette est rarement fermée; l'étranglement du protocône s'observe rarement; il y a le plus souvent un cingulum lingual. Les os longs sont graciles et relativement petits; les segments 2 et 3 sont très allongés.

D. etruscus est répandu dans toute l'Europe et au Moyen-Orient.

Il apparaît durant le Villafranchien inférieur, en zone 16, et il est présent à côté de *D. jeanvireti* à Perrier-Les Étouaires. C'est une espèce fréquemment rencontrée, bien représentée par exemple à Saint-Vallier et à Senèze. Elle persiste jusqu'au Pléistocène moyen (elle disparaîtra au cours de la glaciation du Mindel, vers 500 000 ans) avec une sous-espèce plus évoluée, *D. etruscus brachycephalus* (Schröder, 1903, Guérin, 1980), de plus forte taille, qui survivra plus tard encore dans le Caucase (Guérin et Baryschnikov, 1987). La forme évoluée est bien connue au Vallonnet et à Lunel-Viel en France, à Mauer et Mosbach en Allemagne (dans ce dernier site, elle est associée au rhinocéros de Merck). Par rapport à la sous-espèce nominale, le crâne est plus volumineux, la partie faciale est plus allongée, la mandibule est plus haute et plus puissante; l'hypsodontie s'accroît. Les os longs et les métapodes sont moins graciles, les segments 2 et 3 des membres s'allongent.

5. Le rhinocéros de Merck, *Dicerorhinus (Brandtorhinus) mercki* (Jäger, Kaup, 1839-1841)

Le grand rhinocéros de Merck (le nom spécifique *mercki* doit être conservé en lieu et place de *kirchbergensis*, voir Viret, 1954 et Guérin, 1980) est par son squelette postcrânien très proche du *Dicerorhinus megarhinus* ruscinien, dont il n'est qu'une version modernisée.

Le crâne était porté mi-haut. Le massif facial est très long; les os nasaux et intermaxillaires allongés, sont réunis rostralement par la cloison nasale ossifiée dans sa partie antérieure. Une convexité bien visible de profil marque l'insertion de la corne postérieure. Le pseudo-méat auditif est fermé vers le bas. La symphyse mandibulaire est longue. Les molaires sont très volumineuses, à émail épais et lisse; M1/ et M2/ ont un ectolophe à profil presque plat; le crochet est toujours présent, la crista est présente ou absente; P2/ avec ectolophe convexe muni d'un petit pli du paracône, avec crochet et crista présents; P3/ et P4/ à profil d'ectolophe plat ou faiblement convexe, dépourvu de pli net; crochet toujours présent, crista fréquente, médifossette rarement fermée, étranglement du protocône rare, cingulum lingual en général présent. Les os longs sont très grands et massifs; le métapode médian est long, large et aplati; les premier et troisième segments des membres sont allongés.

Il apparaît au tout début du Pléistocène moyen, dès la zone 20, et survit jusque vers la fin du Pléistocène supérieur.

Les grands mâles atteignaient 2,5 m au garrot, ce qui est presque la taille d'un éléphant actuel d'Asie. Contrairement au rhinocéros laineux, ses molaires à couronne relativement basse ne lui permettaient pas de consommer des graminées et c'était un mangeur de buissons et de rameaux; sa tête était portée haut. C'était un habitant de la forêt claire et des zones buissonneuses. Le rhinocéros de Merck est en partie contemporain du rhinocéros de prairie et du rhinocéros laineux mais ne vivait pas dans le même biotope.

L'espèce est connue dans toute l'Europe et jusqu'au Moyen-Orient. On a recueilli ses restes dans de nombreux gisements tels que Grays et Ilford en Angleterre, Mosbach, Taubach et Weimar-Ehringsdorf en Allemagne, les grottes de Grimaldi et la région de Rome en Italie, la Caune de l'Arago, les abîmes de la Fage et Biache-Saint Vaast en France... L'espèce a eu deux vicariants en Asie orientale, *D. (B.) choukoutienensis* Wang et *D. (B.) nipponicus* Shikama, 1967.

6. Le rhinocéros de prairie, *Dicerorhinus (Brandtorhinus) hemitoechus* (Falconer, 1868) (fig. 23)

C'est une espèce de taille moyenne à grande, aux jugales subhypsodontes, très probablement issue de *D. (B.) etruscus*. Le rhinocéros de prairie avait à peu près la taille d'un rhinocéros noir actuel d'Afrique. Bicolore comme tous ses congénères, il a souvent été confondu avec le rhinocéros de Merck. C'est pourtant une espèce plus récente : il est apparu pendant la glaciation du Mindel, il y a environ 500 000 ans, et a disparu à la fin du Pléistocène.

Le crâne était porté en position mi-basse ou basse. Le massif facial est long, la cloison nasale est ossifiée dans sa partie antérieure; de profil, l'insertion de la corne postérieure est très peu ou pas marquée. Le pseudo-méat auditif est fermé. La mandibule a une

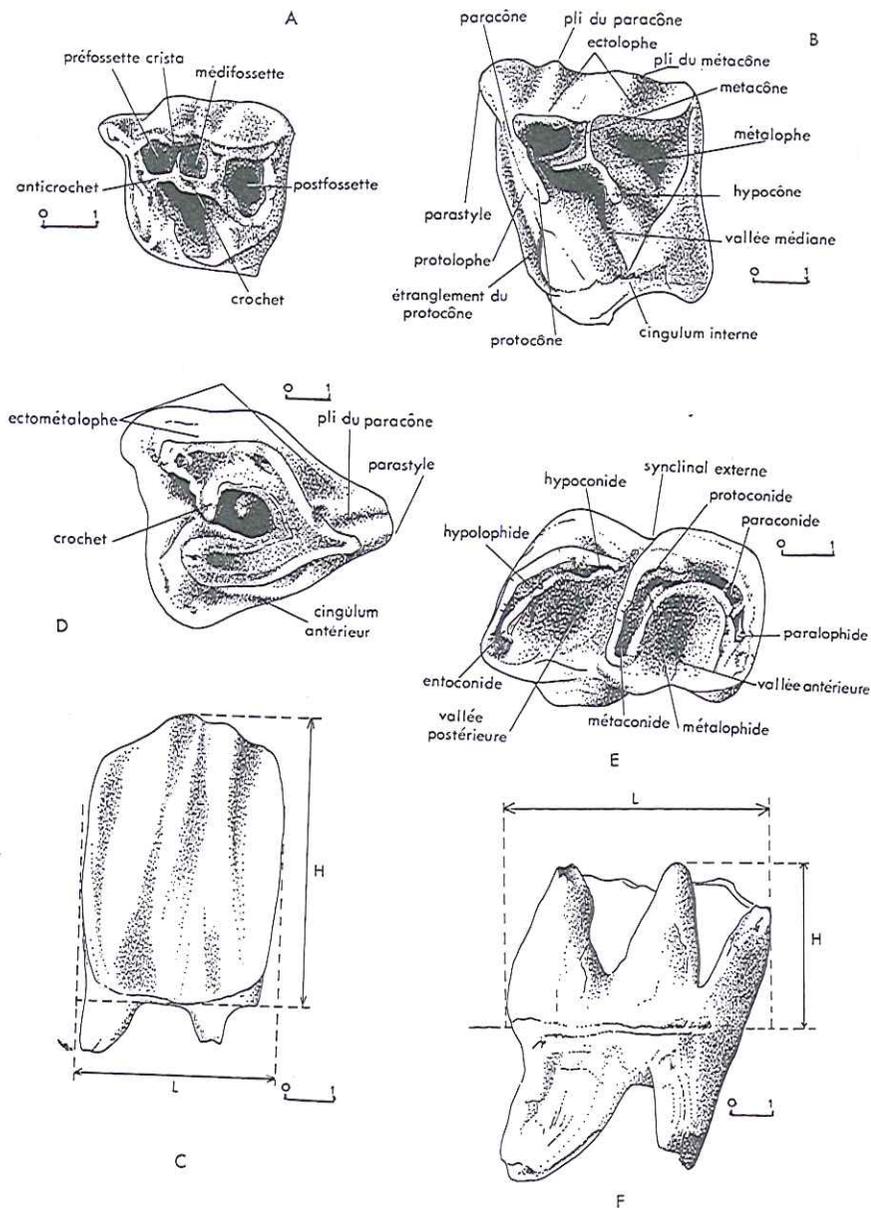


Figure 23. — Nomenclature et mensurations des dents jugales des *Rhinocerotidae*. A : D2/ gauche, vue occlusale; B : P4/ gauche, vue occlusale; C : P4/ gauche, vue labiale; D : M3/ droite, vue occlusale; E : M3/ gauche, vue occlusale; F : M3/ gauche, vue linguale. Le matériel figuré appartient à *Dicerorhinus hemitoechus* du Pléistocène supérieur de la grotte du Castillo en Espagne (d'après Guérin, 1980).

symphyse longue; la branche horizontale relativement basse et étroite a un bord ventral faiblement convexe. M1/ et M2/ à profil d'ectolophe fortement ondulé, le pli du paracône constituant l'ondulation la plus forte; crochet toujours présent, crista fréquente. P3/ et P4/ à profil d'ectolophe ondulé grâce aux plis du paracône et du métacône, et grâce au mésostyle; crochet normalement présent, crista fréquente, la médifossette est rarement fermée; le protocône est parfois étranglé; un cingulum labial est assez fréquent. Le premier segment des membres est court.

Le biotope préférentiel était la prairie-parc, avec des bosquets d'arbres. Son régime alimentaire était plus éclectique que celui de l'espèce précédente.

Il est connu dans toute l'Europe et en Asie occidentale, et il s'est étendu jusqu'au Maghreb pendant le Pléistocène supérieur, en passant probablement par le détroit de Gibraltar. On l'a trouvé dans de nombreux gisements français (Arago, les grottes de Mars, de La Masque, de l'Observatoire à Monaco, des abîmes de La Fage), anglais (Birchington, Clacton), allemands (Weimar-Ehringsdorf), italiens..., et jusqu'au Portugal où c'est le seul rhinocéros quaternaire dont la présence soit certaine (Cardoso, 1993). Il est parfois associé au rhinocéros de Merck, plus rarement au rhinocéros laineux.

L'homme préhistorique l'a représenté dans la célèbre « scène du puits » de la grotte de Lascaux.

7. Le rhinocéros laineux, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) (fig. 24)

Le genre *Coelodonta* Bronn, 1831 constitue l'ultime évolution de la lignée, réalisant l'ossification complète de la cloison nasale; on notera aussi la très forte inclinaison vers l'arrière de la face occipitale (autorisant un port de tête bas conforme à son mode de vie de tondeur d'herbes) et surtout la franche hypsodontie de ses dents jugales dont la morphologie est bien différente de celle observée dans le genre précédent.

La taille était moyenne à très grande. Le massif facial est très long, la cloison nasale totalement ossifiée unit solidement les nasaux et les intermaxillaires. En vue de profil, l'insertion de la corne postérieure est bien marquée sous forme d'une petite convexité.

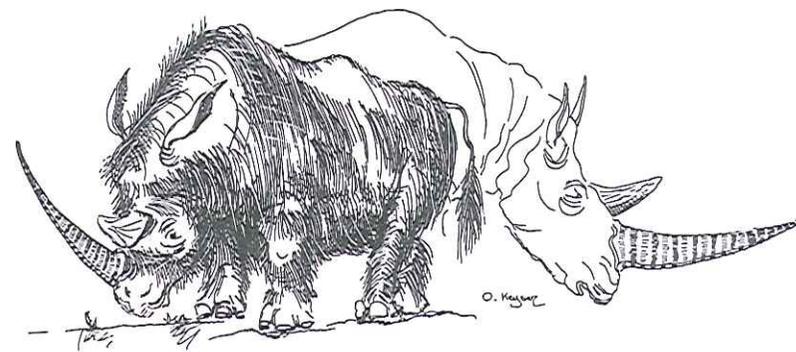


Figure 24. — Reconstitution du rhinocéros laineux (dessin de O. Keyser).

La face occipitale s'étend vers l'arrière et le haut, sa partie supérieure surplombe largement les condyles occipitaux. Le pseudo-méat auditif est fermé vers le bas. Mandibule à symphyse longue et élargie en avant, à branche horizontale épaisse et haute dont le bord ventral est fortement convexe. Les jugales à émail chagriné sont munies de beaucoup de ciment. M1/ et M2/ à ectolophe très fortement ondulé, pli du paracône petit mais net; crochet toujours présent, crista normalement présente, médifossette habituellement fermée. Les prémolaires ont les mêmes caractères; leur protocône peut être isolé (surtout aux P2/). Le squelette postcrânien montre des os longs puissants et des métapodes trapus; les membres sont de type graviportal.

Apparu dans le Villafranchien de Chine, le genre ne compte qu'une seule espèce en Europe, *C. antiquitatis* (Blumenbach), arrivée à la fin du Pléistocène moyen au début de l'avant-dernière glaciation (Riss), et disparue à la fin de la dernière glaciation (Würm) lors de la grande extinction qui s'est produite entre 13 000 et 10 000 ans. Ses premiers représentants appartiennent à la sous-espèce *C. antiquitatis praecursor* Guérin, 1980, qui se caractérise notamment par ses membres plus élancés.

Au Pléistocène supérieur son aire de répartition est immense, de la Corée du Sud jusqu'à l'Écosse et à l'Espagne. Le rhinocéros laineux, appelé aussi « rhinocéros à narines cloisonnées » (*Rhinoceros tichorhinus* Cuvier, *Rhinoceros lenensis* Pallas), est le plus fréquent et le dernier représentant de la lignée des *Dicerorhininae*; chez lui, les tendances évolutives atteignent leur maximum et il est suffisamment différent de ses ancêtres et cousins pour constituer à lui seul un genre particulier.

L'anatomie de ses parties molles est bien connue car des cadavres momifiés ont été retrouvés, conservés dans les pergélisols de Sibérie et dans les ozocérites de Galicie, dans la région de Starunia, à la frontière polono-soviétique. Deux des momies sibériennes ont été décrites, l'une ayant été découverte en 1771 près de Vilouisk, sur les rives de la Vilioui (affluent de la Léna), l'autre en 1887 dans la région de Verkhoiansk sur les bords d'un affluent de la Iana; les deux momies polonaises recueillies en 1907 et 1929 ont fait aussi l'objet d'études détaillées. A l'exemple du mammouth qui vivait à la même époque dans le même environnement, le rhinocéros laineux est donc un fossile particulièrement bien connu. Pour un animal de taille moyenne, la longueur de la tête atteint 90 cm, celle de l'ensemble tête et corps (de la pointe des naseaux à la naissance de la queue) est de 400 cm. La hauteur au garrot est d'au moins 185 cm. La corne antérieure dépasse 130 cm de long et servait à l'occasion à déblayer la neige; la corne postérieure est longue de 90 cm. Le poids d'un vieux mâle devait largement dépasser deux tonnes. Il était recouvert d'une fourrure au sous-poil très dense, brun-roux à blond, épaisse de 10 à 15 cm sur le corps; il disposait d'une crinière brun sombre.

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

L'espèce était bien adaptée à un environnement de steppe froide. Le rhinocéros laineux vivait en groupes familiaux d'une dizaine d'individus et consommait des herbes (graminées, composées, armoises) et des rameaux de saule et d'aulne. On ne peut actuellement expliquer pourquoi cette espèce n'a pas franchi le détroit de Bering comme l'a fait le mammouth, son compagnon habituel (Guérin, 1980b).

Ses restes osseux et dentaires ont été découverts dans plusieurs milliers de gisements de l'empire zoogéographique paléarctique, notamment en Europe occidentale. Il est connu de très nombreux gisements européens; vers le Sud, il est attesté en Espagne, et en Italie jusqu'en Calabre. Parmi les gisements les plus importants, citons Pair-Non-Pair, La Fage, Jaurens, Coulon en France, Hofstade en Belgique...

Il a été représenté par l'homme du Paléolithique supérieur sur des parois de grottes (entre autres à Rouffignac, Font de Gaume...) et sur des supports mobiliers tels que des galets et des plaques de schiste (La Colombière, Arcy-sur-Cure).

8. L'élastotherium, *Elasmotherium sibiricum* Fischer, 1808

La sous-famille des *Elasmotheriinae* Gill se caractérise par sa très grande taille et par ses jugales extrêmement hypsodontes, à l'émail très plissé, qui deviennent prismatiques et perdent leurs racines; il y a réduction du nombre des prémolaires.

Elasmotherium Fischer von Waldheim atteignait la taille d'un éléphant d'Asie actuel. Le crâne à face courte, à région occipitale allongée, aux nasaux réduits et effilés vers l'avant, a des orbites saillantes et un front en dôme, sur lequel était insérée une corne unique. Il n'y a plus qu'une prémolaire. Deux espèces se sont succédées en Europe orientale et Asie nord-occidentale, *E. caucasicum* Borissiak du Villafranchien et *E. sibiricum* Fischer du Pléistocène moyen et supérieur. Ce dernier rencontré surtout le long des cours d'eaux tributaires de la Caspienne et de la mer Noire semble avoir réalisé quelques incursions en Europe occidentale (Guérin, 1980b).

IV. Famille des Equidae

par Cl. GUÉRIN

A. Généralités et définition

La famille est apparue dans l'Éocène d'Amérique du Nord, où s'est effectué l'essentiel de son évolution. A diverses reprises des genres ont migré dans le reste du monde, où ils se sont établis, ont évolué puis disparu. Les deux dernières migrations ayant concerné l'Europe sont celles du genre *Hipparion*, à la fin du Miocène moyen, et celle du genre *Equus*, à la fin du Ruscinién. Ces deux genres (pris au sens large) constituent les Équidés modernes (fig. 25).

Les Équidés modernes montrent le maximum d'évolution observable chez les Périssodactyles. Ils ont acquis une grande taille (les premiers représentants de la famille n'étaient pas plus gros qu'un renard) et présentent les caractères suivants :

- molarisation des prémolaires avec réduction ou disparition des P1/1;
- la formule dentaire de l'adulte est 3/3 I, 0-1/0-1 C, 3/3-4 P et 3/3 M;
- jugales complexes de type lophosélénodonte hypsodonte, adaptées à la consommation des graminées; elles acquièrent de l'ivoire secondaire qui protège la cavité pulpaire lorsque la dent s'use;