

CAHIERS DE PALÉONTOLOGIE  
sous la direction de Françoise DEBRENNE

*TRAVAUX DE PALÉONTOLOGIE EST-AFRICAINE*  
*sous la direction de Yves COPPENS*

LES FAUNES PLIO-PLÉISTOCÈNES  
DE LA BASSE VALLÉE DE L'OMO  
(Éthiopie)

TOME 1

Les Périssodactyles  
Les Artiodactyles (les Bovidae)  
Expédition internationale 1967-1976

*Publié sous la direction d'Yves COPPENS*  
*et de Francis CLARK HOWELL*

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
15, quai Anatole-France — 75700 PARIS  
1985

LES FAUNES PLIO-PLÉISTOCÈNES DE LA BASSE VALLÉE DE L'OMO (Éthiopie)  
Cahiers de paléontologie – Travaux de paléontologie est-africaine – *Éditions du CNRS, Paris, 1985*

**LES RHINOCÉROS ET LES CHALICOTHÈRES  
(MAMMALIA, PERISSODACTYLA)  
DES GISEMENTS DE LA VALLÉE DE L'OMO EN ÉTHIOPIE  
(collections françaises)**

Par Claude GUÉRIN (\*)

---

(\*) «Laboratoire de Paléontologie stratigraphique» associé au CNRS, LA n° 11, Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard – Lyon I, 15-43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69621 VILLEURBANNE.

RÉSUMÉ - ABSTRACT. . . . .	69
INTRODUCTION. . . . .	71
<b>RHINOCEROTIDAE</b> . . . . .	72
<i>Ceratotherium simum</i> . . . . .	72
Matériel . . . . .	72
Description . . . . .	76
Affinités . . . . .	78
<i>Diceros bicornis</i> . . . . .	79
Matériel . . . . .	79
Description . . . . .	81
Affinités . . . . .	82
<b>CHALICOTHERIIDAE</b> . . . . .	83
<i>Ancylotherium hennigi</i> . . . . .	84
Matériel . . . . .	84
Description . . . . .	84
Affinités . . . . .	85
CONCLUSION . . . . .	86
Biostratigraphie . . . . .	86
Paléoécologie . . . . .	86
BIBLIOGRAPHIE . . . . .	88
PLANCHES . . . . .	90

## RÉSUMÉ

Les expéditions françaises de l'Omo ont recueilli deux espèces de Rhinocerotidae, *Ceratherium simum* (55 restes identifiables) et *Diceros bicornis* (23 restes identifiables) ainsi que 4 restes du Chalicotheriidae *Ancylotherium hennigi*. Les deux rhinocéros appartiennent aux mêmes espèces que les rhinocéros africains actuels mais à des sous-espèces différentes, sensiblement moins évoluées. Le Chalicothère est une espèce très rare encore mal connue dont le calcanéum et le métatarsien externe sont décrits ici pour la première fois. Une tentative est faite en vue d'obtenir une conclusion d'ordre paléoécologique et biostratigraphique à partir d'un groupe zoologique rarement utilisé dans ce but.

## ABSTRACT

The French Omo Expeditions have recovered two species of Rhinocerotidae, *Ceratherium simum* (55 identifiable remains) and *Diceros bicornis* (23 identifiable remains), as well as four remains of Chalicotheriidae *Ancylotherium hennigi*. The two rhinos belong to the same species as the recent african ones but are slightly less evolved subspecies. The Chalicothere is a very rare, poorly known species, and the calcaneum and the external metatarsal are described here for the first time. An attempt is made to arrive at a conclusion about the palaeocology and biostratigraphy of the Omo deposits. This taxonomic group has seldom been utilised to this end.

## INTRODUCTION

Les premiers fossiles provenant de la basse vallée de l'Omo furent recueillis lors de l'expédition du Bourg de Bozas en 1902 ; il ne s'agissait que d'un ramassage épars. Les premières récoltes systématiques ont été faites à l'occasion de l'expédition dirigée par C. Arambourg en 1932-1933. Les résultats paléontologiques de cette expédition firent l'objet d'un gros volume (Arambourg, 1947-1948) dans lequel une seule espèce de rhinocéros est décrite, *Ceratotherium simum*. Ni le rhinocéros « noir » *Diceros bicornis*, ni le Chalicothère *Ancylotherium hennigi* n'avaient encore été découverts à l'Omo.

De 1967 à 1974, une campagne de fouilles fut organisée chaque année par une équipe française dirigée d'abord par C. Arambourg et Y. Coppens, puis par Y. Coppens seul. Parallèlement aux recherches françaises, et en liaison avec elles, une équipe américaine monta elle aussi une série d'expéditions annuelles dirigées par F. Clark Howell. Les périssodactyles recueillis par les expéditions américaines furent confiés pour étude à D.A. Hooijer qui publia à plusieurs reprises (Hooijer, 1969, 1973, 1975, 1976) ses résultats relatifs aux rhinocéros et aux chalicothères. L'étude des rhinocéros et des chalicothères recueillis par les expéditions françaises m'a été confiée en 1973 par Y. Coppens, à l'occasion du symposium de septembre-octobre 1973 à Nairobi, j'ai publié à leur sujet (Guérin, 1976) un bref travail ne portant que sur trois campagnes de fouilles (1967, 1968 et 1973 *pro parte*), et pour lequel les limitations imposées à la publication n'autorisaient pas une étude détaillée.

Bien que les formations de l'Omo n'atteignent pas l'énorme richesse en fossiles de celles de l'Afar, elles ont néanmoins livré un matériel considérable. Y. Coppens a utilisé les associations fauniques qui y ont été recueillies pour son essai de corrélation à l'échelle continentale de l'ensemble des gisements africains à mammifères (Coppens, 1972). Dans les associations fauniques africaines, à partir du Pléistocène au sens large (moins de 4 millions d'années environ), les rhinocéros n'ont joué jusqu'à présent qu'un rôle restreint : ils sont rarement abondants, souvent mal conservés, et ne diffèrent que subspécifiquement des espèces africaines actuelles. Quant aux chalicothères, ils ne comprennent à partir du Pliocène qu'une seule espèce toujours très rare dont maints éléments du squelette sont encore totalement inconnus. Au cours d'un long travail sur les rhinocéros actuels et sur les rhinocéros fossiles d'Europe occidentale depuis le Miocène supérieur jusqu'au Pleistocène supérieur (Guérin, 1972, 1973 et thèse en cours de finition) j'ai pu cependant constater que l'intérêt biostratigraphique et paléoécologique du groupe était évident à partir du moment où le matériel disponible était suffisamment abondant : il est possible de définir chaque espèce actuelle à partir de caractères ostéologiques et odontologiques précis ; chacune est tributaire d'un environnement végétal bien déterminé ; en procédant par comparaison et analogiquement, il est possible d'établir pour chaque espèce fossile une définition odontologique et ostéologique, un environnement écologique, et des modalités d'évolution parfaitement définies.

Le matériel recueilli à l'Omo provient de tous les « membres » de la formation de Shungura et aussi en beaucoup plus petite quantité, de la formation de Mursi et de la formation de Kalam (tableau 1). Les restes recueillis par C. Arambourg en 1932-1933 n'ont pas été repérés stratigraphiquement (ils proviennent de toute la séquence s'étendant du sommet du « membre » B à la base du « membre » G) et ne figurent donc pas dans le tableau 1 ; tous ces restes sont notés « Coll. Arambourg » dans la liste détaillée du matériel, cette mention étant suivie du numéro de collection du Muséum National d'Histoire Naturelle et s'il y a lieu de la référence de figuration dans le travail de C. Arambourg (1947-1948). Le matériel recueilli à partir de 1967 est en principe répertorié par un triple numéro, le premier correspondant à

l'année de récolte, le second au site fossilifère, le troisième qui n'existe d'ailleurs pas toujours étant le numéro propre de chaque pièce. Le numéro de chaque pièce est suivi entre parenthèses de sa position stratigraphique (indication du «membre»).

Les âges absolus, servant de repères dans le tableau 1, sont repris de mon travail de 1976, d'après l'étude de Y. Coppens (1973).

Les dimensions des pièces étudiées sont données dans 7 tableaux. Aussi souvent que possible j'ai fait figurer les dimensions des pièces homologues d'un échantillon des représentants actuels des mêmes espèces (valeurs extraites de ma thèse). J'y ai joint dans chaque cas la valeur obtenue pour le test t de Student, que j'ai utilisé systématiquement pour vérifier jusqu'à quel point il y a conformité entre le matériel fossile et le matériel homologue actuel. Le test t n'a pas été effectué lorsqu'il s'agissait de dents de lait (insuffisance du matériel actuel) ni pour les longueurs des dents définitives lorsque celles-ci sont trop usées. Lorsque la valeur de t est significative (seuil des 95 %), elle est suivie d'une croix ; elle est suivie de deux croix lorsqu'elle peut être considérée comme hautement significative (seuil des 99 %).

Toutes les dimensions sont en millimètres et sont prises selon la technique brièvement évoquée dans mes publications de 1972 et 1973, et largement développée dans ma thèse.

## RHINOCEROTIDAE

Tous les restes de rhinocéros appartiennent aux deux espèces qui existent toujours à l'heure actuelle en Afrique : *Ceratotherium simum* (rhinocéros «blanc») et *Diceros bicornis* (rhinocéros «noir»). Un petit nombre de restes n'ont toutefois pas permis une détermination générique (débris dentaires 1967-Omo 28-539, 1968-Omo 18-360, 1969-Omo 75, 1971-Omo E-1873, 1970-Omo 33-2590, 1969-Omo K7-559, 1970-Omo 33-2598, 1973-Omo 33-3372; moitié proximale d'un fémur gauche juvénile 1968-Omo 3162; phalange 2 médiane 1970-Omo 50 F-2318).

*Ceratotherium simum* est une espèce descendant de *Ceratotherium praecox* Hooijer et Patterson dont les plus anciens représentants datent de 3 à 4 millions d'années (Hooijer, 1972, 1973, 1975, 1976; Guérin, thèse). On lui connaît deux sous-espèces actuelles (Groves, 1972) : *C. simum simum* (Burchell) et *C. simum cottoni* Lydekker, et deux sous-espèces fossiles : *C. simum mauritanicum* (Pomel) d'Afrique du Nord, et *C. simum germanoaffricanum* Hilzheimer d'Afrique australe et surtout orientale. On l'a trouvé à l'état fossile dans de nombreux gisements d'Afrique de l'Est : Chemeron formation, Lac Naivasha et Est Rodolphe au Kenya, Afar en Éthiopie, Olduvai et Laetolil en Tanzanie, etc. C'est à *C. simum germanoaffricanum* que C. Arambourg attribuait dès 1947-1948 les premiers restes de rhinocéros provenant de l'Omo. Rappelons que cette sous-espèce se distingue essentiellement des formes actuelles par ses dents jugales moins évoluées, avec protolophe et ectolophe moins inclinés vers l'arrière à leur extrémité linguale, une taille générale plus grande et un indice d'hypsodontie plus faible.

*Diceros bicornis* est une espèce connue en Afrique depuis environ 4 millions d'années (Hooijer, 1972, 1973; Guérin, thèse). On l'a découverte à l'état fossile, entre autres, à Olduvai, à l'Est Rodolphe, au Lac Baringo, dans la Kapthurin formation et en Afar. La première indication de sa présence à l'Omo est due à D.A. Hooijer (1969). On distingue chez *D. bicornis* au moins 7 sous-espèces actuelles (Zukowsky, 1964; Groves, 1967) mais la forme fossile n'a jamais fait jusqu'à présent l'objet d'une distinction subsppécifique. Elle se reconnaît cependant à certains caractères crâniens et à ses dents jugales en principe plus grandes et moins hypsodontes (Hooijer, 1973, 1975; Harris, 1976; Guérin, thèse). Rappelons que D.A. Hooijer (1973, 1975, 1976) a fait connaître un beau crâne recueilli par les expéditions américaines à l'Omo, et aussi que si à l'heure actuelle *D. bicornis* est beaucoup plus fréquent que *C. simum*, la proportion relative des deux espèces s'inverse dans la plupart des gisements quaternaires.

### *Ceratotherium simum*

#### Matériel

- D<sup>1</sup> D, 1970 - Omo 33-2603 (F inférieur)
- P<sup>2</sup> G, coll. Arambourg, texte-fig. 22 b et pl. 8, fig. 2 et 2a
- P<sup>2</sup> D, 1968 - Omo 28 - 2087 (B supérieur)
- P<sup>4</sup> D, coll. Arambourg, texte-fig. 22 a et pl. 8, fig. 3 et 3 a, n° 1933-9-778

TABLEAU 1

Répartition stratigraphique des restes de *Rhinocéros* et de *Chalicothères* recueillis par les expéditions françaises de l'Omo.  
 x = dent; - = élément de mandibule; □ = élément de crâne; Δ = élément de squelette postcrânien

	âges absolus	"membres"	<i>Ceratotherium simum</i>	<i>Diceros bicornis</i>	<i>Ancylotherium hennigi</i>
formation de Kalam		K/L	xxxx	xx	
formation de Shungura	1 930 000 <	G	xxxxxxxxxxx xxxxxxxxxxx -	x -	x ΔΔ
	2 040 000 <	F	xxx Δ -	xxxxx xxxxx □	
		E	xxxx	xxx	
	2 120 000 <	D		x □	
	2 410 000 <	C	x Δ		□
	2 940 000 <	B	xxxx xxxx		
	3 750 000 <	A		xx	
formation de Murei				x	

- P<sup>4</sup> G, 1967 - Omo 6 - 934 (G inférieur)
- M<sup>2</sup> G, 1969 - Omo 29 - 555 + 556 (G inférieur à moyen)
- M<sup>2</sup> G, 1974 - Omo 89 - 1656 (position stratigraphique incertaine)
- M<sup>2</sup> G, 1970 - Omo 29 - 844 (G inférieur)
- M<sup>3</sup> D, 1973 - Omo 160 - 435 (C moyen)
- M<sup>3</sup> G, coll. Arambourg, pl. 9, fig. 1 a et b, n° 1933-9-404
- M<sup>3</sup> D, 1969 - Omo 75 - 557 (G inférieur à moyen)
- Fragment de M supérieure, 1970 - Omo 75 (G inférieur à moyen)
- Fragment de M supérieure G, SH1 (G supérieur)
- Fragment de M supérieure G, 1969 - Omo 71 (E inférieur)
- Fragment de jugale supérieure, 1967 - Omo 20.4-832 (B inférieur)
- Fragment de jugale supérieure, 1967 - SH 1 - 248 (G inférieur)
- Fragment de jugale supérieure, 1968 - Omo 28-984 (B supérieur)
- Fragment de jugale supérieure, 1973 - Omo 223-2856 (G inférieur)
- Fragment de jugale supérieure, 1973 - Omo 223-2863 (G inférieur)
- Fragment de jugale supérieure, 1973 - Omo 175-2-953 (position stratigraphique incertaine)
- Fragment de jugale supérieure, 1970 - Omo 76 (F)
- Fragment de jugale inférieure, 1968 - Omo 28-3155 (B supérieur)
- Fragment de jugale supérieure G, 1968 - Omo 53-3158 (G inférieur)
- Fragment de prémolaire supérieure G, 1968 - Omo 47-3154 (G inférieur)
- Fragment de jugale inférieure, 1968 - Omo 28-3159 (B supérieur)
- D<sub>2</sub> G, 1974 - Omo 33-3413 (F)
- P<sub>2</sub> G, coll. Arambourg, pl. 8, fig. 4, n° 1933-9-616
- P<sub>2</sub> G, 1970 - Omo 75 (G inférieur à moyen)
- P<sub>2</sub> G, 1968 - Omo 28-2088 (B supérieur)
- Fragment de P<sub>2</sub> G, 1968 - Omo 28-2089 (B supérieur)
- P<sub>2</sub> D, 1967 - Omo 28-935 (B supérieur)
- P<sub>3</sub> G, 1970 - Omo 75 (G inférieur à moyen)
- P<sub>4</sub> D, 1968 - Omo 29-2086 (G inférieur)
- M<sub>1</sub> G, 1970 - Omo 75 (G inférieur à moyen)
- M<sub>1</sub> D, 1970 - Omo 76 (F)
- M<sub>2</sub> D, 1970 - Omo 29-1168 (G inférieur)
- M<sub>2</sub> G, 1970 - Omo 75 (G inférieur à moyen)
- M<sub>3</sub> D, incomplète 1969 - Omo 75 (G inférieur)
- M<sub>3</sub> G, 1969 - Omo 75 (G inférieur)
- M<sub>3</sub> G, 1969 - Omo 71 (E inférieur)
- M<sub>3</sub> G, 1969 - Omo 29-554 (G inférieur)
- M<sub>3</sub> D, incomplète, 1969 - Omo 71 (E inférieur)
- Fragment de prémolaire inférieure, 1972 - Omo 57-4-61 (E)
- Fragment de molaire inférieure, coll. Arambourg, n° 1933-9-450
- Fragment de jugale inférieure, 1972 - K 20-19 (K à L)
- Plusieurs fragments de 3 prémolaires inférieures, 1969 - Omo K7 (K/L)
- Fragment de mandibule D juvénile portant P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub>, D<sub>4</sub>, P<sub>4</sub>, M<sub>1</sub>, coll. Arambourg, n° 1935-9-403, pl. 8, fig. 1 et 1 a
- Fragment de demi mandibule droite portant M<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> 1968, Omo 6-3616 (G inférieur)
- Fragment de mandibule adulte avec branche horizontale portant P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub>, M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>, M<sub>3</sub>, 1969 - Omo 1 B (F)
- Fragment de Mc III, 1967 - Omo 18-917 (C moyen)
- Moitié proximale d'un Mc II G, B 113 A, ?
- Astragale D, 1973 - Omo 118-2633 (F)
- Astragale G, 1968 - Omo -3153, ?

Soit 55 restes, provenant de 21 localités repérées et comprenant 3 importants fragments de mandibules, portant chacun des éléments d'une rangée dentaire :



**TABLEAU 2**  
*Dimensions comparées des dents isolées de Ceratotherium simum de l'Omo*

		C. simum actuels		C. simum de l'Omo								
				1968 - Omo 28-2087		Coll. Arambourg						
		n	moyenne	variance	valeur	t	valeur	t				
P <sup>2</sup>	L				(44)		(38)					
	l	14	37,93	4,9175	39,5	0,6846	40,5	1,1202				
				1967 - Omo 6-934								
P <sup>4</sup>	L	9	50,22	11,0069	54	1,0802						
	l											
				1970 - Omo 29-844		1969 - Omo 29-555 + 556						
M <sup>2</sup>	L				(56)		68,5	0,8703				
	l	17	62,35	62,7426	73	1,3062						
				1973 - Omo 160-435		Coll. Arambourg		1969 - Omo 75-557				
M <sup>3</sup>	L abs	14	69,18	101,1387	72	0,2710	83	1,3277	est. 72	0,2710		
	L anat	13	62,46	80,8942	62	0,0494	76,5	1,5040				
	l	11	55,09	62,0909	56	0,1104	66	1,3255	env. 54			
				Coll. Arambourg 1933-9-616		1970 - Omo 75		1968 - Omo 28-2088		1967 - Omo 28,935		
P <sub>2</sub>	L	9	37,78	13,7569	35,5	0,5825	37	0,3126	37,5	0,4405	38,5	0,6963
	l	13	22,15	2,9743			19	1,7621				
				1970 - Omo 75								
P <sub>3</sub>	L	11	41,09	9,6909	41	0,0279						
	l	17	26,68	4,4669	28	0,6084						
				1968 - Omo 29-2086		détachée de la mandibule Coll. Arambourg						
P <sub>4</sub>	L	11	44,64	9,4545	40	1,4436	50,5	1,8258x				
	l	17	29,15	9,5238	30	0,2686						
				1970 - Omo 75		1970 - Omo 76						
M <sub>1</sub>	L				(48)							
	l	17	30,76	6,9269	30,5	0,0974	37,5	2,4948x				
				1970 - Omo 75		1970 - Omo 29-1168						
M <sub>2</sub>	L	13	55,46	17,9358	57	0,3500	55	0,1050				
	l	18	30,75	10,3014	34	0,9855	37,5	2,0469x				
				1969 - Omo 71		1969 - Omo 29-554		1969 - Omo 75				
M <sub>3</sub>	L	16	57,75	15,1616	66	2,0551	61	0,8096	61	0,8096		
	l	11	30,14	11,4045	33,5	0,9536			env. 28	0,6056		

- 24 dents supérieures isolées dont 12 à peu près complètes
- 24 dents inférieures dont 15 à peu près complètes
- 4 restes du squelette postcrânien dont 2 complets.

La répartition stratigraphique de ce matériel montre (tableau 1) qu'on le retrouve du «membre» B au «membre» G de la série de Shungura (avec une absence remarquable dans le «membre» D), et aussi dans la série de Kalam («membre» K/L).

### Description

#### P<sup>2</sup>

Deux dents d'usure moyenne à forte. La médifossette est fermée dans un cas, pas dans l'autre, où la crista est faible. La muraille externe est dépourvue de pli du paracône. Il n'y a pas de cingulum ni d'étranglement du protocône. Les dimensions sont données dans le tableau 2.

#### P<sup>4</sup>

Un exemplaire d'usure nulle et un autre incomplet et assez usé. Pas de pli du paracône. Fort crochet; trace de crista dans un cas, pas de crista dans l'autre; pas de médifossette fermée. Pas d'étranglement du protocône. Pas de cingulum. Dimensions: tableau 2. Hypsodontie: 138,8.

#### M<sup>2</sup>

Trois exemplaires d'usure moyenne à forte dont un non mesurable. Crista et crochet bien développés fusionnés distalement et donnant une médifossette fermée. Pas d'étranglement du protocône. Pas de cingulum interne. Dimensions: tableau 2.

#### M<sup>3</sup>

Un exemplaire d'usure très faible, un autre d'usure faible. Section nettement triangulaire. Profil de muraille externe (ectométalophe) nettement convexe mais dépourvu de pli du paracône. Le crochet bien développé est le seul repli interne. On observe une trace d'étranglement du protocône, et une trace de cingulum interne. Dimensions: tableau 2. Hypsodontie: 118 pour l'exemplaire 1973 - Omo 160-435.

#### D<sup>1</sup>

Un exemplaire assez usé. Pas de crochet, crista double. Protocône isolé. Cingulum interne continu. Longueur 25,5 (un actuel 27,5), largeur 26 (un actuel 22,5).

#### P<sub>2</sub>

Quatre exemplaires isolés dont 3 mesurables, plus un compris dans une des deux rangées dentaires inférieures, non mesurable. La vallée postérieure est en V aigu. Pas de trace de cingulum. Au moins dans un cas (1970 - Omo 75) émail à stries horizontales. Dimensions: tableau 2. Hypsodontie: 135,2 pour l'exemplaire isolé de la collection Arambourg.

#### P<sub>3</sub>

Un exemplaire isolé et deux compris dans chacune des rangées dentaires. Tous sont mesurables. La vallée postérieure est fermée dans un cas; dans les autres cas les deux vallées internes sont en V aigu, la différence de niveau est importante; pas de cingulum. Le synclinal externe est étroit. Dimensions: tableaux 2 et 3. Hypsodontie: 166,7 pour l'exemplaire porté par la demi-mandibule de la collection Arambourg.

#### P<sub>4</sub>

Un exemplaire isolé et deux compris dans les rangées dentaires. L'un de ces derniers est un bourgeon surmonté par la D<sub>4</sub> encore en place, mais il peut être détaché latéralement de son alvéole. L'exemplaire de la mandibule adulte a sa vallée postérieure fermée jusqu'à mi-hauteur. Les autres ont leurs deux vallées en V aigu, présentant une forte différence de niveau. Pas de cingulum. Dimensions: tableaux 2 et 3. Hypsodontie: le bourgeon détaché de la mandibule, bourgeon qui n'est probablement pas complètement calcifié à la base, donne un indice de 118,8.

#### M<sub>1</sub>

Deux exemplaires isolés, l'un déjà usé et l'autre très usé, et deux autres compris dans les rangées dentaires. Vallées internes en V, forte différence de niveau. Pas de cingulum. Dimensions: tableaux 2 et 3.

**TABEAU 3**  
*Dimensions comparées des mandibules et des rangées dentaires inférieures chez C. simum*

	C. simum actuels			C. simum de l'Omo					
	n	moyenne	variance	1969 - Omo 1b		Coll. Arambourg		1968 - Omo 6-3616	
				valeur	t	valeur	t	valeur	t
<b>Hauteur br. horizontale</b>									
sous P <sub>2-3</sub>	24	107,23	137,3473	106	0,1027				
P <sub>3-4</sub>	25	117,28	90,7308	114	0,3376				
P <sub>4-M<sub>1</sub></sub>	25	123,86	44,0733	125,5	0,2422				
M <sub>1-2</sub>	25	125,82	45,8308	129	0,4606				
M <sub>2-3</sub>	25	120,84	44,2650	124	0,4657			128,5	0,3881
après M <sub>3</sub>	22	127,70	43,3680	113	2,1838			117	0,5659
<b>DT br. horizontale</b>								114	2,0352
niveau P <sub>4-M<sub>1</sub></sub>	25	59,88	13,1308	63,5	0,9795				
M <sub>3</sub>	25	61,90	15,8750	65	0,7629			70,5	2,8738xx
P <sub>3</sub> L	11	41,09	9,6909	38,5	0,7968	45	1,2022	68	1,5012
l	17	26,68	4,4669	26,5	0,0812				
P <sub>4</sub> L	11	44,64	9,4545	46	0,4246				
l	17	29,15	9,5238	28,5	0,2037				
M <sub>1</sub> L	9	49,22	21,6944	45	0,8599	56	1,3804		
l	19	30,76	6,9269	28	1,0232	31	0,0877		
M <sub>2</sub> L	13	55,46	17,9358	52	0,7876			47	1,9252
l	18	30,75	10,3014	33,5	0,8339			35	1,2888
M <sub>3</sub> L	16	57,75	15,1666	61	0,8096			61	0,8096
l	11	30,14	11,4045	32	0,5283			28	0,6056
L. des 2 dernières P	25	79,70	52,5416	84	0,5817	estimé 86,5	0,9198		
L. des M	23	153,13	70,1640	155	0,2184				

**M<sub>2</sub>**

Deux exemplaires isolés plus deux compris dans les rangées dentaires adultes. Vallées internes en V, forte différence de niveau. Pas de cingulum latéraux. Dans un cas au moins (1970 - Omo 75) l'émail présente une fine striation horizontale. Dimensions : tableaux 2 et 3.

**M<sub>3</sub>**

Trois exemplaires isolés et deux autres compris dans les rangées dentaires adultes. Vallées internes en V, forte différence de niveau. Pas de cingulum. Synclinal externe ouvert à angle droit. Dimensions : tableaux 2 et 3.

**D<sub>2</sub>**

Un seul exemplaire assez usé ; la vallée postérieure est en V, il y a une trace de cingulum externe. Dimensions : longueur : 33,5 ; largeur : 19 mm (pour une D<sub>2</sub> actuelle, 34 x 19 mm).

**D<sub>4</sub>**

Un seul exemplaire, bien usé. La vallée postérieure est en V large ; pas de cingulum latéral. Dimensions : longueur : 48 ; largeur : 25,5 mm (pour une D<sub>4</sub> actuelle 46,5 x 24 mm).

**Mandibule**

Celle de la collection Arambourg est trop juvénile pour donner lieu à une étude descriptive ou comparative et l'essentiel de son intérêt réside dans la rangée dentaire qu'elle porte. Par contre, la mandibule 1969 - Omo 1b est très intéressante. Elle est très épaisse, haute et massive avec un bord inférieur très convexe longitudinalement (pl. 1, fig. A). La symphyse paraît brève, bien que mal conservée dans sa partie rostrale (pl. 1, fig. B) ; sa face ventrale est dépourvue de carène. Le bord postérieur de la symphyse se situe au niveau de l'intervalle P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub>. Le fragment Omo 6 montre les mêmes caractères de la branche horizontale. Dimensions : tableau 3.

## MC II

Une moitié proximale montrant les mêmes caractères que les MC II actuels. Dimensions :

- DT artic. prox. : 46 (moyenne pour 12 actuels : 45)
- DT prox. : 52,5 (46,7)
- DAP prox. : 44,5 (47)
- DT diaphyse : 39,5 (37,5)
- DAP diaphyse : env. 26 (25).

## MC III

Il s'agit d'une moitié distale. L'extrémité inférieure est très trapue. La section médiane de la diaphyse figure un trapèze aux angles arrondis, elle est à la fois plus épaisse et plus irrégulière que chez *D. bicornis*, avec une face postérieure moins déprimée et des proportions différentes. Dimensions :

- DT maximal distal 71,5 (moyenne pour 12 actuels : 70,60)
- DT articulaire distal 57 (moyenne pour 12 actuels : 57,92)
- DAP distal  $\geq$  45 (moyenne pour 11 actuels : 48,09).

## Astragales

Ces os sont assez bien conservés et se caractérisent par la grande largeur de la pulvie articulaire et le grand développement transversal de l'articulation distale. L'articulation antéro-supérieure est limitée en avant et vers le bas par une faible dépression transversale, un peu plus creusée en son centre. Il n'y a pas sur la face latérale de facette distincte répondant au péroné. La face médiale porte un fort tubercule très proche du milieu de son bord distal.

L'articulation distale a son bord antérieur rectiligne, l'avant de la facette cuboïdienne n'est donc pas décalé par rapport à la facette naviculaire. Dimensions comparées : tableau 4.

TABLEAU 4  
Dimensions comparées de l'Astragale du *C. simum* de l'Omo

	<i>C. simum</i> actuels			<i>C. simum</i> de l'Omo			
				1973 - Omo 118-2633		1968 - Omo - 3153	
	n	moyenne	variance	valeur	t	valeur	t
DT	12	95,08	40,1287	104	1,3523	110	2,2623x
H	12	84,46	15,0208	94	2,3653x	98	3,3569xx
DAP côté lèvre interne	12	58,50	12,6818	67	2,2932x	73	3,9119xx
DT articulation distale	11	79,95	21,1227	91,5	2,4051x	91	2,3009
DAP articulation distale	11	48	7,1000	50,5	0,8942	59	3,9524xx
DT partie distale de l'os	12	86,54	14,6571	95,5	2,2481x	96	2,3736x
Distance des sommets des 2 lèvres	11	64,86	10,3545	env. 76	3,3134xx	73	2,4208x

## Affinités

Les dents jugales supérieures répondent parfaitement par leur morphologie à la définition de l'espèce *Ceratomyxomys simum* (C. Guérin, thèse): pli du paracône faible ou nul, convexité maximale de l'ectolophe située au niveau du mésostyle, crochet toujours présent, crista fréquente, présence fréquente d'une médifossette fermée, pas de cingulum interne, prémolaires dépourvues d'étranglement du protocône. La seule différence sensible que j'ai pu relever se situe au niveau de la crista, presque toujours présente sur les dents actuelles et qui est absente ou peu développée dans 3 des 4 prémolaires et dans les deux arrières-molaires de l'Omo. Rappelons toutefois que dans presque toutes les espèces de rhinocéros la crista est une formation généralement labile. Les jugales supérieures de l'Omo sont en outre plus grandes que les actuelles (tableau 2), la différence de taille étant souvent assez forte bien que statistiquement non significative (largeur de la M<sup>2</sup> Omo 29, toutes les dimensions de la M<sup>3</sup> de la collection Arambourg) Par contre elles sont nettement moins hypsodontes que les actuelles: l'indice d'hypsodontie est de 188,7 et 202 pour deux P<sup>4</sup> actuelles, contre 138,8 pour la P<sup>4</sup> d'Omo 6, et de 136,8 pour une M<sup>3</sup> actuelle contre 118 pour la M<sup>3</sup> d'Omo 160.

Les jugales inférieures sont elles aussi caractéristiques de *C. simum* avec leurs vallées en V étroit dont la différence de niveau par rapport au collet est importante, la fermeture fréquente d'une de ces vallées (en général la postérieure), l'absence de cingulums latéraux, le synclinal externe large et peu profond et le dessin de la table d'usure (pl. 1 b). Leurs dimensions sont parfois significativement plus grandes que celles des dents inférieures actuelles (tableau 2), comme les longueurs de la P<sub>4</sub> de la coll. Arambourg et de la M<sub>3</sub> d'Omo 71, et les largeurs de la M<sub>1</sub> d'Omo 76 et de la M<sub>2</sub> d'Omo 29. Cependant, la D<sub>2</sub> de l'Omo n'est pas particulièrement plus grande et la D<sub>4</sub> est à peine plus grande que les actuelles.

La mandibule se distingue des mandibules actuelles de *C. simum* par deux points importants :

– Le bord postérieur de la symphyse se situe plus en arrière : il est au niveau de l'intervalle P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub>, alors que je n'ai observé un tel cas qu'une fois sur 26 : actuellement la position correspondante la plus fréquente est au niveau de P<sub>3</sub> (20 cas) ou plus antérieurement (5 fois au niveau de P<sub>2</sub> ou de l'intervalle P<sub>2-3</sub>).

– Le rapport  $100 \times \frac{\text{Longueur des deux dernières P}}{\text{Longueur des M}}$  atteint 54,19 à l'Omo contre une moyenne de 52,05 pour les actuels : dans la rangée dentaire de l'Omo les deux dernières prémolaires occupent donc une place relativement plus importante, comme le montre la fig. 1. Cette figure montre aussi que sous ce rapport *C. simum simum* est plus évolué que *C. simum cottoni* (la plupart des exemplaires dont la sous-espèce n'est pas précisée appartiennent à cette dernière). Le *C. simum germanoaffricanum* de l'Omo est plus proche de *C. simum cottoni*. Il en est de même pour la rangée dentaire de l'Est Rodolphe (formation d'Ileret), que j'ai pu mesurer grâce à l'obligeance de R. Leakey et de J.M. Harris : cette pièce, vieille de moins de 2,6 MA, se situe sur le graphique de la fig. 1 très près de celle de l'Omo. Rappelons que la tendance évolutive qui se traduit par la réduction de l'importance relative des prémolaires dans la rangée dentaire est constante chez les rhinocéros (C. Guérin, thèse).

La moitié distale du MC III présente une morphologie des dimensions et des proportions identiques à celles des actuels. Il en est de même pour la moitié proximale du MC II.

Les astragales présentent la même allure que celui des *C. simum* actuels mais ils sont beaucoup plus grands : la différence est significative ou même hautement significative pour presque toutes les dimensions sur un total de 7 mesures (tabl. 4).

Comme je l'ai dit plus haut, C. Arambourg (1947-48) avait rapporté les restes de *C. simum* de l'Omo à la sous-espèce *C. simum germanoaffricanum*. Dans son étude des restes recueillis à l'Omo par les expéditions américaines, D.A. Hooijer (1976) note que le matériel provenant de la base de la série de Shungura n'est pas suffisamment caractéristique pour permettre une détermination subsppécifique. Je pense quant à moi que les restes de *C. simum* provenant des «membres» B à G de la série de Shungura peuvent au moins, pour les plus anciens, être rattachés à *C. simum germanoaffricanum* d'après la morphologie, la taille, et surtout la différence d'hypsodontie. Le degré d'évolution des *C. simum* de l'Omo permet donc de les distinguer sans trop de difficultés d'un échantillon actuel.

## Matériel

### *Diceros bicornis*

- P<sup>2</sup> D, 1970 - Omo 81 (A)
- Fragment de P<sup>2</sup> G, Omo 58 (F inférieur)
- Fragment de P<sup>2</sup> G, 1969 - Omo K 7 (K/L)
- D<sup>4</sup> G, 1969 - Omo Y S (*Yellow sands*, formation de Mursi)
- M<sup>3</sup> G, Omo 58-2085 (F inférieur)
- M<sup>3</sup> D, Omo 58-2085 (F inférieur)
- M<sup>3</sup> G, 1967 - Omo 6-931 (G inférieur)
- Trois molaires de lait supérieures incomplètes Omo 70 (E)
- Trois jugales supérieures fragmentaires, Omo 58 (F inférieur)
- Fragment de jugale supérieure, 1970 - Omo 81 (A)
- Débris de dents jugales, 1968 - Omo 54 (D)
- Fragments de dent supérieure, 1968 - Omo 58-2085 (F inférieur)
- Fragment de mandibule portant D<sub>3</sub> et D<sub>4</sub>, 1970 - Omo 75 5b - 584 (G inférieur à moyen)
- Molaire de lait gauche incomplète, 1970 - Omo 33-2601 (F 1)
- D<sub>3</sub> D, 1969 - Omo K 7 (K/L)

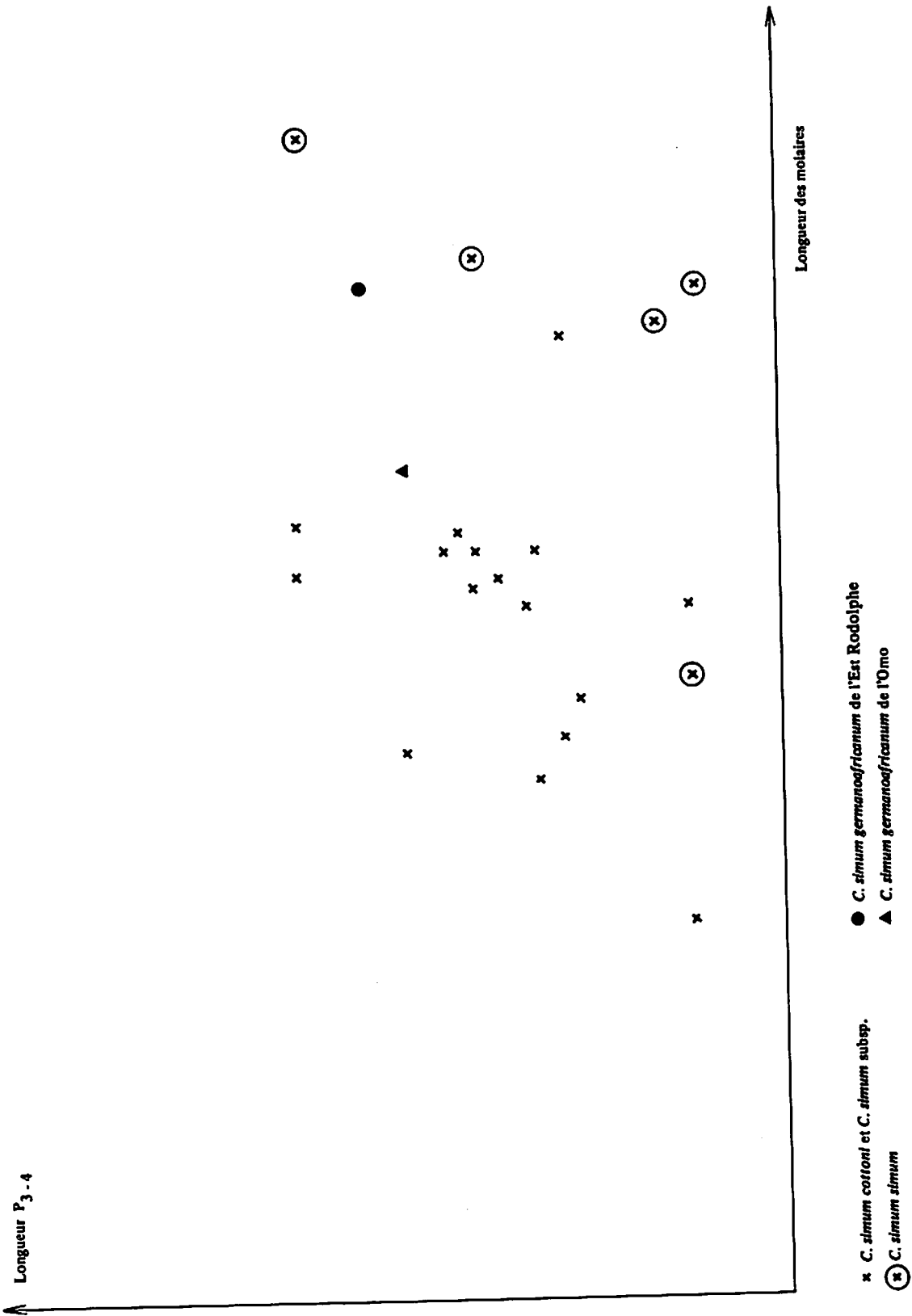


Fig. 1. — Diagramme de dispersion des longueurs des segments «deux dernières prémolaires» en fonction du segment «molaire» dans la rangée dentaire inférieure chez *Ceratotherium simum*

- P<sub>4</sub> G, 1969 - Omo 33 (F)
- arrière-crâne avec partie postérieure des maxillaires, 1968 - Omo 58-2085 (F)
- Important fragment de crâne avec insertion de corne nasale, toit crânien et arrière-crâne complet, 1968 - Omo 54 (D)
- Moitié distale d'un radius, L 68-12.

Soit un total de 23 restes identifiables provenant de 11 localités et comprenant :

- 16 dents supérieures dont 5 à peu près complètes
- 4 dents inférieures à peu près complètes
- 2 importants fragments de crânes
- 1 élément de squelette postcrânien.

### Description

p<sup>2</sup>

Trois exemplaires dont un complet d'usure moyenne et deux incomplets et bien usés. Crochet fort, crista faible, anticrochet net. Le cingulum interne est très fort et continu ; le cingulum antérieur est remarquable par sa puissance. L'émail très épais est strié longitudinalement. Dimensions : tableau 5.

TABLEAU 5  
Dimensions comparées des dents isolées de *Diceros bicornis* de l'Omo

	<i>Diceros bicornis</i> actuels			<i>Diceros bicornis</i> de l'Omo						
	n	moyenne	variance	1970 - Omo 81						
				valeur	t					
P <sup>2</sup>	L	29	34,09	8,3405	32	0,7102				
	l	41	38,67	8,7826	36	0,8903				
D <sup>4</sup>					1969 - Omo YS					
	L	3	48,5		env. 49					
	l	3	42,83	13,6570	48,5	3,2278				
M <sup>3</sup>					1967 - Omo 6-931		Omo 58-2085		Omo 58-2085	
	L abs.	30	54,43	22,9264	60	1,1436	56	0,3218	57	0,5273
	L anat.	31	44,26	18,7145	52	1,7614	47	0,6238	47	0,6238
	l	35	54,61	17,2218	53	0,3835	55	0,0916	54	0,1459
P <sub>4</sub>					1969 - Omo 33					
	L	23	42,96	10,2025	env. 51	2,4651x				
	l	38	31,49	6,6417	env. 28,5	1,1439				

D<sup>4</sup>

Un exemplaire d'usure moyenne, plus un incomplet. La muraille externe possède un fort pli du paracône. Le crochet est le seul repli interne. Pas de cingulum. Pas d'étranglement du protocône. Dimensions : tableau 5.

M<sup>3</sup>

Trois exemplaires dont un d'usure nulle. Le pli du paracône est net. Le crochet bien développé est le seul repli interne. Il n'y a ni étranglement du protocône, ni cingulum interne. Dimensions : tableau 5. Hypsodontie : 100.

D<sub>3</sub>

Deux exemplaires d'usure moyenne. La vallée interne antérieure en V, la postérieure en V très large ; la différence de niveau entre les deux vallées est moyenne. Il n'y a pas de cingulum. Dimensions :

- 1969 - Omo K7 : L: 44 - l: 23

- 1970 - Omo 75-5b 584 : L: 43 - l: 23

(3 actuelles 28 x 20,5).

D<sub>4</sub>

Un exemplaire d'usure moyenne. Vallées internes en V, différence de niveau moyenne. Pas de cingulum. Dimensions : L: 46 - l: 25,5 (3 D<sub>4</sub> actuelles (moyennes) : L: 41,5 - l: 23,16).

P<sub>4</sub>

Un exemplaire non usé. Vallées internes en V, différence de niveau forte. Pas de cingulum. A remarquer une subdivision de la vallée antérieure. Dimensions: tableau 5. Hypsodontie: environ 100.

– Arrière-crâne : Deux exemplaires particulièrement intéressants. Celui d'Omo 58 comprend le pariétal, la partie postérieure des frontaux, les temporaux avec l'écaïlle et les arcades zygomatiques, l'arrière des maxillaires portant les racines des molaires. L'orbite droite est complètement conservée. Le chignon (grande crête occipitale) et le contour de la face occipitale sont bien visibles malgré la destruction de la surface des occipitaux. Celui d'Omo 54 comporte une face occipitale bien conservée avec l'essentiel de l'arcade zygomatique droite, le toit crânien et l'insertion de la corne antérieure.

Dans les deux cas, l'absence d'échancrure au centre du chignon, la faiblesse du surplomb vers l'arrière de la grande crête occipitale, le contour de la face occipitale sont bien typiques de *D. bicornis*. Dimensions : tableau 6.

TABLEAU 6

Dimensions comparées des arrière-crânes de *D. bicornis* de l'Omo

	<i>D. bicornis</i> actuels			<i>D. bicornis</i> de l'Omo			
				1968 - Omo 58-2085		1968 - Omo 54-2090	
	n	moyenne	variance	valeur	t	valeur	t
Largeur arrière-crâne niveau constriction	53	116,46	66,7773	env. 104	1,5108	112	0,5409
Largeur aux processus sus-orbitaires	53	324,08	464,8436	316	0,3715		
Largeur aux processus anté-orbitaires	53	364,26	430,5827	354	0,4900		
Largeur grande crête occipitale	53	186,28	336,037	165	1,1502	199	0,6872
Largeur aux apophyses mastoïdes	53	230,37	209,6360	222	0,5725	220	0,7094
Largeur aux arcades zygomatiques	53	328,12	290,7587			env. 338	0,5738
Hauteur face occipitale	53	151,66	99,9497			153	0,1327
Diamètre trou occipital	52	53,90	31,2748			43,5	1,8427
Largeur sur l'extérieur des condyles occip.	52	132,82	71,8728			env. 128	0,5628

– La moitié distale de radius présente tous les caractères de *D. bicornis* (C. Guérin, thèse). Dimensions :

DT diaphyse 59,5 (moyenne pour 30 actuels: 52,45)  
 DAP diaphyse 36 (moyenne pour 31 actuels: 38,00)  
 DT distal 95 (moyenne pour 31 actuels: 97,13)  
 DAP distal 59,5 (moyenne pour 31 actuels: 67,98)  
 DT artic. dist. 76,5 (moyenne pour 9 actuels: 85,28)  
 DAP artic. dist.: 43 (moyenne pour 8 actuels: 45,69).

### Affinités

Les dents jugales supérieures correspondent bien à celles de *D. bicornis* (C. Guérin, thèse): P<sup>2</sup> à profil de muraille externe assez régulier, de convexité moyenne, avec pli du paracône faible ou nul, munie d'un cingulum interne bien marqué, disposant toujours d'un crochet et assez souvent d'une crista. Notons toutefois que les trois P<sup>2</sup> de l'Omo possèdent un anticrochet net, alors que l'anticrochet ne s'observe presque jamais sur les P<sup>2</sup> actuelles.



La  $D^4$  se distingue de ses homologues actuelles par l'absence de crista (elle est normalement plus souvent présente qu'absente) et surtout par l'absence de cingulum interne qui est normalement puissant et continu. Elle est aussi beaucoup plus large que les actuelles.

Les  $M^3$  présentent le même profil de muraille externe que les actuelles : allure générale à peu près régulièrement convexe avec pli du paracône épais et peu saillant ; les autres caractères sont ceux de la majorité de leurs homologues actuelles. Leur taille est cependant un peu plus forte, les longueurs du spécimen d'Omo 6 étant même nettement bien que pas significativement plus grandes (tabl. 5). J'ai donné dans mon étude préliminaire de 1973 (Guérin, 1976, fig. 3 - noter que la légende de cette figure est inversée avec celle de la fig. 2) un diagramme de dispersion des longueurs par rapport aux largeurs des  $M^3$  de *D. bicornis* : ce diagramme ne montre pas de différence sensible avec les actuelles.

L'hyposodontie de la  $M^3$  d'Omo 6 (indice 100) est un peu plus faible que celle de deux  $M^3$  actuelles (102,4 et 121,2).

Les jugales inférieures montrent elles aussi les mêmes caractères que les actuelles : vallées internes en V, avec nette différence de niveau entre les deux vallées aux prémolaires et faible différence pour les molaires de lait. Les dimensions de la  $P_4$  d'Omo 33 montrent (tabl. 5) que la longueur est significativement plus grande que celle des  $P_4$  actuelles. Les molaires de lait fossiles sont également plus grandes que les actuelles.

L'arrière-crâne montre une forme typique de *D. bicornis* et se distingue de celui de *C. simum* par le contour de la face occipitale, la position de la plus grande largeur de cette face au niveau des apophyses mastoïdes, l'absence d'échancre au milieu du chignon et la faiblesse du surplomb vers l'arrière de la grande crête occipitale. Le tableau 6 montre qu'aucune des dimensions des crânes de l'Omo ne présente de différence significative par rapport à l'échantillon actuel. Remarquons que la largeur minimale de l'arrière-crâne au niveau de la constriction postorbitaire est plus faible que pour la moyenne des actuels ; il en est de même pour un crâne de *D. bicornis* de l'Est Rodolphe vieux d'environ 2,6 MA (Guérin, thèse, tableau 37A). Les remarques de J.M. Harris quant à ce crâne de l'Est Rodolphe concernent aussi l'arcade zygomatique, moins massive, et la région occipitale plus carrée que pour les actuels, ce que confirment très bien les arrières-crânes de l'Omo. Comme vu précédemment, le radius est très proche des radius actuels de *D. bicornis* ; son diamètre antéro-postérieur distal et son diamètre transversal articulaire distal sont nettement inférieurs à la moyenne des actuels.

J'ai rappelé précédemment que les *D. bicornis* fossiles n'ont jamais été distingués subséparément. Il y a tout lieu de croire qu'une telle distinction pourra être établie dès qu'on pourra disposer de suffisamment de matériel. D'ores et déjà le matériel de l'Omo, qu'il ait été recueilli par les expéditions françaises ou américaines (particulièrement le crâne provenant du «membre» D, décrit par D.A. Hooijer en 1972 et 1973), comme celui trouvé à l'Est Rodolphe et étudié par J.M. Harris (1976) et D.A. Hooijer (1973) concourent à montrer quels sont ces caractères distinctifs ; certaines dimensions et proportions des crânes, la taille et l'hyposodontie des dents jugales, etc.

## CHALICOTHERIIDAE

Une seule espèce de chalicothères est connue jusqu'à présent dans la Plio-Pléistocène d'Afrique orientale : il s'agit d'*Ancylotherium hennigi* (Dietrich), signalé avec parfois quelques doutes dans au moins 7 gisements est-africains :

- Laetolil (holotype, Dietrich, 1942)
- Olduvai-Bed I (Butler, 1965)
- Chemeron formation (Hooijer, 1972, 1973)
- Omo, formation de Shungura, «membres» D 5 et G (Hooijer, 1975, 1976 ; Guérin, 1976)
- Peut-être à Kaiso (Butler, 1965)
- Makapansgat (avec quelques doutes, Butler, 1965)
- Lukeino (avec quelques doutes, Hooijer, 1975).

Le dernier de ces gisements est sans aucun doute le plus ancien de tous (entre 6,7 et 5,4 MA). Dans tous les cas, le matériel récolté est rare et pauvre, et de nombreux éléments de la dentition et du squelette sont encore totalement ignorés.



La partie proximale comporte une surface articulaire supérieure répondant au cuboïde, et une facette articulaire médiale répondant au MT III (pl. 3 C). La facette cuboïdienne occupe presque toute la surface supérieure: cette articulation est presque rectangulaire, étirée transversalement, à bord postérieur un peu plus long que le bord antérieur; l'ensemble de la surface articulaire est incliné obliquement vers l'extérieur et le bas. La facette répondant au MT III constitue une petite plate-forme située dans la moitié antérieure du bord médial de la facette cuboïdienne: c'est une surface semi circulaire inclinée vers l'avant, l'intérieur et le bas (Pl. 3 D et E).

La diaphyse possède une section quadratique. J'ai déjà signalé la concavité de ses bords antérieur et postérieur.

La partie distale très épaisse constitue une surface articulaire très importante, dotée d'une forte quille-guide médiane s'étendant sur la face postérieure de l'os où elle remonte jusque presque au tiers de la longueur (pl. 3 E). Cette quille-guide ne passe pas sur la face antérieure (pl. 3 D). Dimensions: tableau 7.

#### *Fragment d'arrière-crâne*

C'est avec quelques doutes que j'attribue cette pièce assez mal conservée à *A. hennigi*.

La face occipitale est en forme de trapèze arrondi; sa largeur maximale se situe au niveau des apophyses mastoïdes et atteint environ 162 mm. Malheureusement, si le contour de la face occipitale est à peu près correctement conservé, la surface est très abîmée: les condyles occipitaux sont détruits, les limites du foramen magnum ne sont plus discernables. Sur le sommet du crâne on distingue deux crêtes occipitales latérales qui ne viennent pas au contact. Des traces de crêtes pariétales évoquent nettement un crâne de rhinocéros, mais il n'y a pas de pseudo-méat auditif externe. Sur le côté gauche on peut voir le départ d'une apophyse postglenoïde. Il ne semble pas que la surface articulaire des condyles occipitaux s'étendent plus en avant que le foramen magnum.

#### Affinités

J'avais souligné en 1973 (C. Guérin, 1976) la ressemblance frappante de la molaire inférieure avec la  $M_2$  de *Phyllotillon* aff. *naricus* du Miocène supérieur de la Grive-Saint-Alban (Isère, France), décrite et figurée par J. Viret (1961, pl. V, fig. 8b), tout en notant que la dent de la Grive est plus petite et plus brachyodonte (indice 56,7). Cette ressemblance confirme l'attribution de *A. hennigi* à la sous-famille des *Schizotheriinae*, telle que l'avait faite J. Viret dès 1958.

Le calcanéum n'a jamais été décrit jusqu'à présent chez *A. hennigi*. Celui de *A. pentelicum*, seule autre espèce connue dans le genre, a été brièvement décrit et figuré par A. Gaudry dès 1862; la Pl. XX, fig. 4 de A. Gaudry montre une ressemblance nette avec notre individu; la courte description de la p. 134 insiste sur le large décalage vers l'avant de la région cuboïdienne par rapport à la région scaphoïdienne; je n'ai pas trouvé sur la pièce d'Omo 210 de région scaphoïdienne, mais la surface de la pièce n'est pas parfaitement conservée. Les dimensions données par A. Gaudry montrent que le calcanéum de *A. pentelicum* est un peu plus grand et nettement plus large que celui de *A. hennigi*. Les calcanéums de *Chalicotherium grande* et *C. goldfussi* (Schaefer et Zapfe, 1971) ne sont pas très différents que celui de l'Omo, qu'ils évoquent par leur forme générale.

Celui de *Phyllotillon*, décrit comme *Metaschizotherium* par G.H.R. Von Koenigswald (1932), ressemble beaucoup au calcanéum de l'Omo, malgré son *sustentaculum* moins développé transversalement.

Le métatarsien IV n'a non plus jamais été décrit chez *A. hennigi*. On connaît celui de *A. pentelicum* d'abord d'après l'étude de A. Gaudry (1862, p. 134 et pl. XX, fig. 3-4) et surtout grâce à M.T. Autunes (1965). La description de A. Gaudry est très brève, sa fig. 3 de la pl. XX montre une grande ressemblance avec l'os de l'Omo pour sa forme générale; les dimensions de l'espèce du Pikermien de Grèce sont sensiblement supérieures. La description détaillée de M.T. Autunes confirme à la fois la similitude des caractères qualitatifs des deux espèces, en particulier l'obliquité des différentes facettes articulaires par rapport à l'axe de l'os, et la plus grande taille de l'espèce européenne. M.T. Autunes insiste en outre sur la constitution du pied chez *Ancylotherium*, écrivant que le MT IV est le plus puissant des métatarsiens, mais qu'il n'est pas aussi long que le MT III, et que MT III et MT IV sont étroitement accolés; il ajoute qu'il y avait probablement métatarsogradie, c'est-à-dire que le membre postérieur portait sur l'extrémité distale, les phalanges griffues étant relevées pendant la marche. La forme trapue de l'extrémité distale du MT IV de l'Omo rend l'interprétation de M.T. Autunes parfaitement plausible.

Le métatarsien externe des divers *Chalicotherium* est bien différent et de proportions générales beaucoup plus trapues (Schaefer et Zapfe, 1971).

On ignore tout de l'arrière-crâne d'*Ancylotherium*; le seul fragment jamais représenté l'a été par C. Arambourg et J. Piveteau (1929) pour *A. pentelicum* du «Pontien» de Salonique; cette espèce très incomplète (il ne reste rien de l'arrière des pariétaux, ni de l'ensemble des occipitaux) appartient de plus à un individu juvénile. J'ai dit plus haut que l'arrière-crâne de l'Omo ressemblait beaucoup à celui d'un rhinocéros, et même à un rhinocéros juvénile car la suture pariéto-occipitale ne paraît pas encore totalement fermée. Cependant, justement, cette suture serait déjà fermée depuis longtemps, même pour un rhinocéros de cette taille (c'est la première à s'oblitérer, cf. C. Guérin, thèse); de plus, l'arrière-crâne de l'Omo est beaucoup trop large en avant de l'articulation temporo-maxillaire; le pseudo-méat auditif devrait être nettement visible; les bulles tympaniques très étendues transversalement n'ont rien de commun avec les petites bulles à forme tourmentée que montrent les crânes de rhinocéros. C'est donc à la fois parce qu'il ressemble à un rhinocéros et qu'il en diffère en même temps de façon très nette que j'attribue l'arrière-crâne d'Omo 18 à *Ancylotherium*. L'arrière-crâne de *Chalicotherium* (Depéret, 1892) est complètement différent par sa crête sagittale née de la fusion des crêtes fronto-pariétales latérales et par son profil qui présente son point le plus haut entre les orbites et la grande crête occipitale, au lieu de s'élever progressivement jusqu'à celle-ci comme pour notre individu: les grandes différences ostéologiques entre les *Schizotheriinae* et les *Chalicotheriinae* (Viret, 1958) ne permettent donc pas de tirer argument de la totale dissemblance de notre arrière-crâne avec le crâne de la Grive-Saint-Alban.

*A. hennigi* est connu depuis le Pliocène jusqu'au moins au Pleistocène ancien terminal. L'insuffisance du matériel existant jusqu'à présent ne permet pas de dégager de conclusion biostratigraphique. Notons que pour P.M. Butler (1965) *A. hennigi* serait, bien que plus récent, moins évolué que l'espèce européenne *A. pentelicum*: la morphologie de ses métacarpiens impliquerait une métacarpograde moins évidente, ce qui excluerait toute filiation entre les deux espèces. J'estime qu'il est plus prudent, ici encore, d'attendre la découverte d'un matériel plus conséquent: il faudrait au moins pouvoir comparer la morphologie crânienne, l'hypsodontie de nombreuses dents, l'importance des prémolaires dans les rangées dentaires et les rapports des segments de membres.

## CONCLUSION

Les *Rhinocerotidae* et les *Chalicotheriidae* recueillis par les expéditions françaises de l'Omo représentent 82 restes déterminables provenant de tous les «membres» de la formation de Shungura et aussi de celle de Kalam. Bien que pas encore suffisamment abondant pour résoudre tous les problèmes qu'il peut poser, l'ensemble constitue un matériel intéressant autorisant des conclusions tant biostratigraphiques que paléocologiques.

### Biostratigraphie

*C. simum* est l'espèce dominante dans les «membres» B, E et G; il n'existe qu'à partir du «membre» B, et devient l'espèce dominante à partir du «membre» G. L'assimilation à la sous-espèce *C. simum germanoaffricanum* me paraît parfaitement justifiée à la fois à cause de la morphologie dentaire moins évoluée, de l'hypsodontie plus faible, de la plus grande importance des prémolaires dans la rangée dentaire inférieure, et de la taille générale des pièces squelettiques. On peut estimer que jusqu'au «membre» G inclus, soit jusque vers 1,8 MA, la distinction du matériel est parfaitement possible.

*D. bicornis* est l'espèce dominante dans les «membres» A, C, D, F. Il se présente sous une forme primitive aux dents jugales un peu différentes par leur morphologie, leur taille, leur hypsodontie plus réduite, leur arrière-crâne plus étroit. Ce sont là les caractères d'une sous-espèce encore à décrire: son degré d'évolution est largement inférieur à celui des représentants actuels de l'espèce; les plus grandes différences ( $D^4$  par exemple) sont nettes lorsqu'il s'agit des pièces les plus anciennes.

Pour *A. hennigi*, aucune conclusion biostratigraphique n'est possible tant que tous les éléments du squelette et de la denture ne sont pas encore décrits.

### Paléoécologie

L'ensemble des résultats obtenus quant au nombre d'individus de chaque espèce de rhinocéros et de chalicothère à l'intérieur de chaque «membre» de la formation de Shungura peut permettre quelques hypothèses relatives à la

paléoécologie de chacun des niveaux de la formation. En effet, des herbivores de cette taille sont étroitement dépendants de l'environnement végétal, au sein duquel ils vivent, et parmi lequel ils trouvent une nourriture soigneusement sélectionnée. Les indications exposées ci-dessous et relatives aux deux espèces de rhinocéros sont extraites de ma thèse. Il est particulièrement intéressant de confronter les résultats obtenus avec ceux acquis grâce à la palynologie (Bonafille, 1972, 1976) et grâce à l'étude des micromammifères (Jaeger et Wesselman, 1976).

*C. simum* est une espèce hautement spécialisée peuplant seulement les régions basses. Selon les régions où elle habite, l'espèce vit dans la savane ouverte avec arbres isolés, dans l'«open bushveld», dans la forêt riveraine à *Combretum* ou dans la prairie à *Themeda trianda*. Il consomme peu de *Themeda* (sauf à l'état de jeunes pousses) mais mange essentiellement des *Graminae* des genres *Panicum*, *Urochloa*, ou *Digitaria*. Lorsque l'herbe est plus rare, il enrichit son régime grâce à de petits buissons, des euphorbes naines et des tiges succulentes d'*Asclepiadaceae*. L'espèce, très sédentaire, doit boire toutes les 24 heures, parfois toutes les 48 heures.

*D. bicornis* est une espèce très peu spécialisée quant à son milieu de vie, et donc particulièrement ubiquiste : on la trouve surtout en savane mais aussi en forêt moyennement dense, en passant par les marécages et le bushveld épineux. Les végétaux consommés sont essentiellement des épineux, des herbes de marécages, des composées comme *Pluchea nitens*, des melons sauvages, des *Aloes*, des *Sanseveria* et des *Ademia*. *D. bicornis* peut parcourir de grandes distances pour boire, et, éventuellement, creuser pour trouver un peu d'eau.

*A. hennigi* fait partie d'un groupe sans équivalent actuel et toujours pauvrement représenté dans les quelques gisements où on le trouve. L'espèce paraît être hautement spécialisée et son écologie a fait l'objet d'hypothèses très variées et, en général, parfaitement contradictoires. Je me rallierai à l'idée de J. Viret (1958) selon laquelle de tels animaux étaient essentiellement forestiers, sans pour cela affectionner particulièrement les marécages. On peut parfaitement imaginer l'espèce comme habitant les galeries forestières.

Au matériel découvert par les expéditions françaises, j'ajouterai celui découvert par les expéditions américaines, tel que D.A. Hooijer (1975, 1976, tableau 3) le dénombre : le nombre des pièces américaines suit chaque fois dans la parenthèse le nombre de pièces françaises pour chaque espèce. Le résultat est alors le suivant :

«membre» A : seulement deux restes de *D. bicornis* (2 + 0) : savane avec buissons.

- B : 11 restes de *C. simum* (8 + 3), 2 restes de *D. bicornis* (0 + 2) : savane dominante avec localement des secteurs buissonneux.
- C : 2 restes de *C. simum* (2 + 0), 3 de *D. bicornis* (0 + 3), peut-être 1 de *A. hennigi* (1 + 0) : paysage arbustif entrecoupé de savanes et de secteurs buissonneux.
- D : 2 restes de *C. simum* (0 + 2), 7 de *D. bicornis* (2 + 5), 1 de *A. hennigi* (0 + 1) : dominance d'arbres et de buissons, paysage entrecoupé d'étendues dépourvues d'arbres.
- E : 10 restes de *C. simum* (4 + 6) et 3 de *D. bicornis* (3 + 0) : savane ouverte avec secteurs buissonneux.
- F : 9 restes de *C. simum* (5 + 4), 15 de *D. bicornis* (10 + 5) : paysage mixte de savane à buissons.
- G : 23 restes de *C. simum* (21 + 2), 10 de *D. bicornis* (2 + 8), 5 de *A. hennigi* (3 + 2) : paysage très compartimenté avec savane ouverte, buissons et élément forestier important.
- K/L : 4 restes de *C. simum* (4 + 0), 2 de *D. bicornis* (2 + 0) : savane ouverte dominante, buissons locaux.

Les résultats palynologiques obtenus par R. Bonafille (1972, 1976) indiquent :

- pour B supérieur un très petit nombre d'arbres (2% du spectre) correspondant tous à la forêt de montagne, le reste en herbacées dont 90% de graminées.
- pour C moyen : 67% d'herbacées, 28% d'arbres dont 20% relèvent de la forêt de montagne, 5,3% de la savane boisée et de 2,2% de la forêt riveraine.
- pour C supérieur, très peu de différences avec le spectre précédent, soit environ 13% d'arbres dont 9% de la forêt de montagne, environ 1% de la forêt riveraine, 2% de la savane boisée.
- pour E supérieur, 97% d'herbacées, dont 72% de graminées, et moins de 3% d'arbres (2% de forêt de montagne, 1% de savane boisée).

La concordance de ces résultats avec les miens est tout à fait remarquable.

Les résultats obtenus par l'étude des micromammifères se limitent (Jaeger et Wesselman, 1976) au «membre» B (savane boisée, ce qui n'est pas en désaccord avec ce que j'ai obtenu) et au «membre» F (conditions ouvertes et arides, ce qui correspond plus ou moins bien à mes résultats).

## BIBLIOGRAPHIE

- ANTUNES M. TELLES (1965). — Un schizotheriiné du genre *Phyllotillon* (*Chalicotherioidea*, *Perissodactyla*) dans l'Helvétien V b de Charneca do Lumiar. Remarques écologiques sur la faune de Mammifères. *Bol. Soc. Géol. Portugal*, Lisboa, vol. XVI, p. 159-178, 2 fig., 2 tabl., 2 pl.
- ARAMBOURG C. et PIVETEAU J (1929). — Les vertébrés du Pontien de Salonique. *Ann. Paléont.*, Paris, p. 59-82, 8 fig., 12 pl.
- ARAMBOURG C (1947-1948). — Mission scientifique de l'Omo (1932-1933). Vol. 1: Géologie-Anthropologie, fasc. 3, p. 231-526, 91 texte-fig., nombreux tabl., XL pl. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, Paris.
- ARAMBOURG C., CHAVAILLON J. et COPPENS Y. (1967). — Premiers résultats de la nouvelle mission de l'Omo (1967). *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, t. 265, p. 1891-1896.
- ARAMBOURG C. (1968). — Les vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Arch. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 7<sup>e</sup> sér., t. X, 126 p., 67 texte-fig., XXIV pl.
- BONNEFILLE R. (1972). — Associations polliniques actuelles et quaternaires en Éthiopie (Vallées de l'Awash et de l'Omo). *Thèse Univ. Paris*, n° CNRS AO 7229, 513 p. dactyl., 50 texte-fig., 91 tabl., 29 pl.
- (1976). — Palynological evidence for an important change in the vegetation of the Omo basin between 2,5 and 2 million years ago, in Y. Coppens, F. Clark Howell, G.L. Isaac et R.E.F. Leakey, Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin (Workshop symposium, Nairobi, sept. 1973), *University of Chicago Press* edit., p. 421-431, 5 tabl., 4 fig.
- BUTLER P.M. (1965). — Fossil mammals of Africa, n° 18: East African Miocene and Pliocene Chalicotheres. *Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.)*, Geology, Londres, vol. 10, n° 7, p. 163-237, 26 texte-fig.
- COPPENS Y. (1972). — Tentative de zonation du Pliocène et du Pléistocène d'Afrique par les grands mammifères. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, t. 274, p. 181-184, 2 pl.
- (1973). — Les restes d'hominidés des formations plio-villafranchiennes de l'Omo en Éthiopie. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, t. 276, p. 1823-1826, et 1981-1984, 4 pl.
- DEPERET C. (1892). — La faune de Mammifères miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère) et de quelques autres localités du Bassin du Rhône. *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, t. V, p. 1-93, IV pl.
- DIETRICH W.O. (1942). — Altesquartäre Säugetiere aus der Südlichen Serengeti, Deutsch Ostafrika. *Palaeontographica*, Stuttgart, Bd. XCIV, Abt. A, p. 105-107, fig. 33, 35, 37, 78-80 et 83.
- (1945). — Nashornreste aus dem Quartär Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica*, Stuttgart, Bd. XCVI, Abt. A, p. 46-90, 1 texte-fig., pl. XIII-XIX.
- GAUDRY A (1862-1867). — Animaux fossiles et géologie de l'Attique, *F. Savy* édit., Paris, 1 vol. texte, 475 p., 1 vol. atlas, LXXV pl.
- GROVES C.P. (1967). — Geographic variation in the black rhinoceros *Diceros bicornis* (L., 1758). *Z. f. Säugetierk.*, Hamburg, Bd. 32, H. 5, p. 267-276, 2 fig., 2 tabl.
- (1972). — *Ceratotherium simum*. *Mammalian species*, n° 8, p. 1-6, 5 fig.
- GUÉRIN C. (1972). — Une nouvelle espèce de rhinocéros (*Mammalia*, *Perissodactyla*) à Viallette (Haute-Loire, France) et dans d'autres gisements du Villafranchien inférieur européen: *Dicerorhinus jeanvereti* nov. sp. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, n° 49, p. 53-150, 22 texte-fig., 31 tabl., VI pl.
- (1973). — Les trois espèces de rhinocéros (*Mammalia*, *Perissodactyla*) du gisement pléistocène moyen de la Fage à Noailles (Corrèze, France). *Nouv. arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, fasc. 11, p. 55-84, pl. 5-17, 27 tabl.
- (1976). — *Rhinocerotidae* and *Chalicotheriidae* (*Mammalia*, *Perissodactyla*) from the Shungura Formation, lower Omo basin, in Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac et R.E.F. Leakey, Earliest Man and environments in the lake Rudolf basin (Workshop symposium, Nairobi, sept. 1973), *University of Chicago Press* edit., p. 214-221, 1 tabl., 3 fig.
- HARRIS J.M. (1976). — *Rhinocerotidae* from the East Rudolph succession, in Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac et R.E.F. Leakey, Earliest Man and environments in the lake Rudolf basin (Workshop symposium, Nairobi, sept. 1973), *University of Chicago Press* edit., p. 222-224, 1 tabl.
- HOOIJER D.A. (1969). — Pleistocene east african Rhinoceroses. *Fossil vertebrates of Africa*, Academic Press edit., London, vol. 1, p. 71-98, 28 tabl., VI pl.
- (1972). — A late pliocene rhinoceros from Langebaanweg, Cape Province. *Annals of the South African Museum*, Cape Town, vol. 59, part. 9, p. 151-191, 14 pl., 51 tabl.
- (1973). — Additional miocene to pleistocene rhinoceros of Africa. *Zool. Mededel.*, Leiden, t. XLVI, n° 11, p. 149-178, 2 pl., 18 tabl.
- (1975). — Note on some newly found *Perissodactyl* teeth from the Omo group deposits, Ethiopia. *Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wetens.*, Amsterdam, sér. B, t. 78, n° 3, p. 188-190, 2 pl.
- (1976). — Evolution of the *Perissodactyla* of the Omo group Deposits, in Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac et R.E.F. Leakey, Earliest Man and environments in the lake Rudolf Basin (Workshop symposium, Nairobi, sept. 1973), *University of Chicago Press* edit., p. 209-213, 3 tabl.
- JAEGER J.J. et WESSELMAN H.B. (1976). — Fossil remains of Micromammals from the Omo Group deposits, in Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac et R.E.F. Leakey, Earliest Man and environments in the lake Rudolf Basin (Workshop symposium, Nairobi, sept. 1973), *University of Chicago Press* edit., p. 351-360, 1 tabl.

- KOENIGSWALD G.H.R. Von (1932). – Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens, teil 8: *Metaschizotherium fraasi*, n. g. n. sp., ein neuer Chalicotheriide aus dem Obermiozän von Steinheim a. Albuch. *Paleontographica*, Stuttgart, suppl. Bd VIII, p. 1-24, pl. 1-3.
- SCHAEFER H. et ZAPPE H. (1971). – *Chalicotherium grande* Blainv. und *Chalicotherium goldfussi* Kaup. Odontologische und Osteologische Unterschiede. *Verhand. Naturf. ges. Basel*, Bd. 81, n° 2, p. 157-199, 31 fig.
- VIRET J. (1958). – *Perissodactyla*, in J. Piveteau, *Traité de Paléontologie*, Masson édit., Paris, t. VI, vol. 2, p. 368-475, fig. 1-112.
- (1961). – Catalogue critique de la faune des mammifères fossiles de la Grive Saint-Alban (Isère), 2<sup>e</sup> partie. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, fasc. VI, p. 55-91, pl. V.
- ZUKOWSKY L. (1964). – Die Systematik der Gattung *Diceros* Gray, 1821. *Zool. Garten Dtsch.*, Leipzig, Bd. 30, H 1/2, 104 p., 51 fig.

manuscrit définitif déposé en janvier 1977

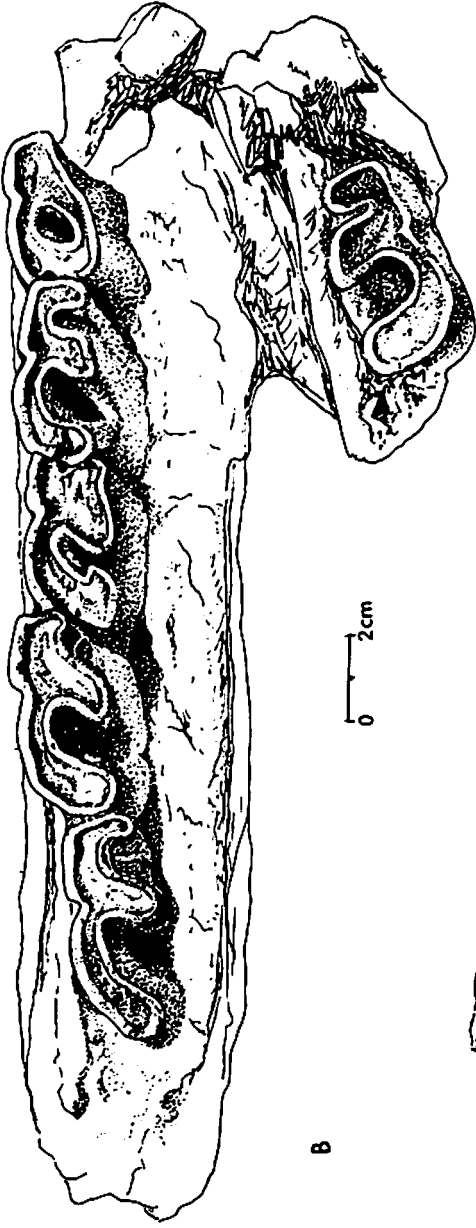
## PLANCHE 1

Mandibule de *Ceratotherium simum germanoaffricanum* de la formation de Shungura

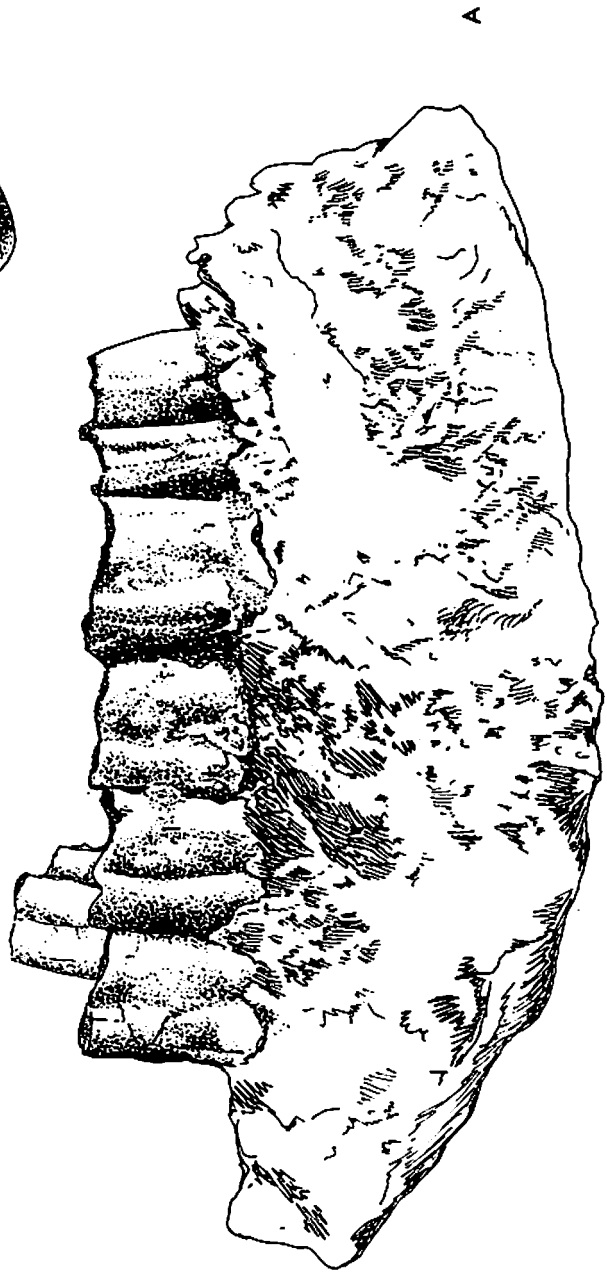
A : vue latérale montrant la branche horizontale gauche.  
La P<sup>4</sup> de la rangée dentaire droite apparaît en surélévation au second plan.

B : vue supérieure montrant les dents en vue occlusale et la position relative de la symphyse.





B



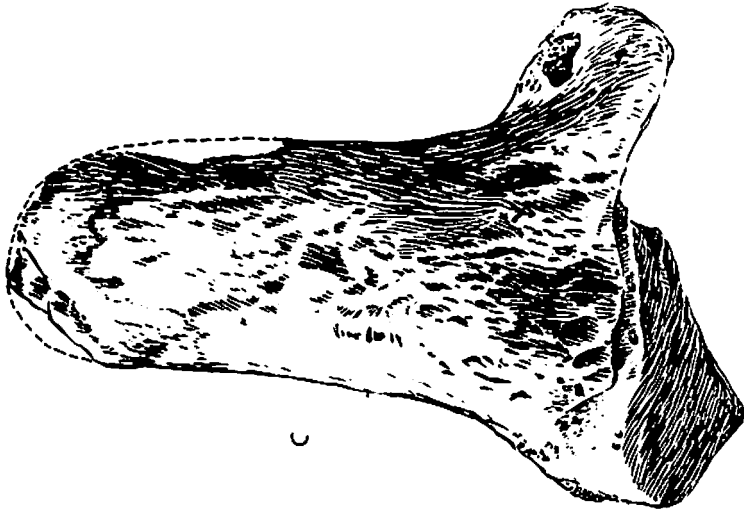
A

0 2cm

**PLANCHE 2**

**Calcaneum gauche d'*Ancylotherium hennigi* de la formation de Shungura**

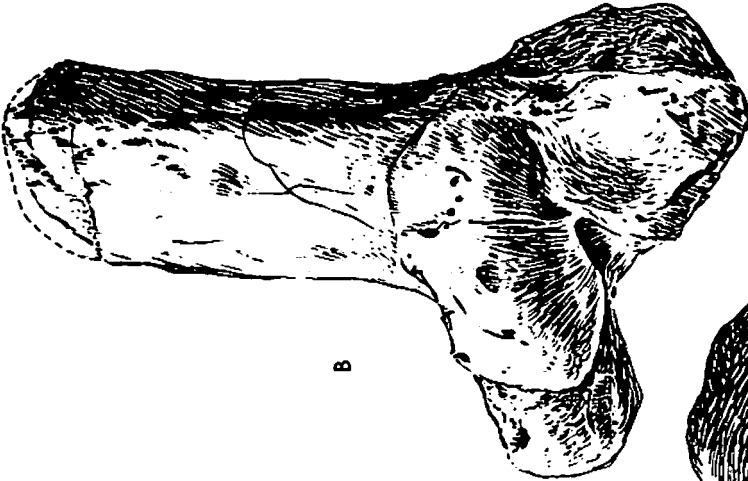
- A : vue latérale**
- B : vue antérieure**
- C : vue postérieure**
- D : vue distale**
- E : vue médiale**



C



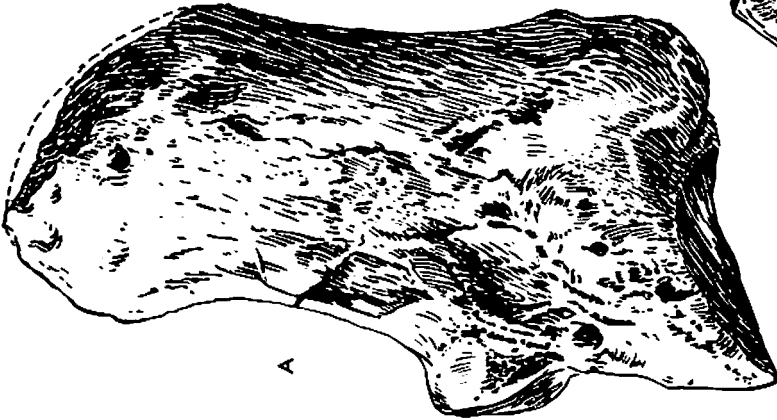
E



B



D



A

**PLANCHE 3**

**Métatarsien externe (MT IV) gauche d'*Ancylotherium hennigi* de la formation de Shungura**

- A : vue latérale**
- B : vue médiale**
- C : articulation proximale**
- D : vue antérieure**
- E : vue postérieure**

