

# *Chalicotheriidae* et *Rhinocerotidae* (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène au Pléistocène de la Rift Valley (Afrique orientale). Un exemple d'évolution : le squelette post-crânien des *Diceros* et *Ceratotherium* plio-pléistocènes

par CLAUDE GUÉRIN \*

*Mots clés.* — Anatomie squelette, Hippomorpha (*Chalicotheriidae*), Ceratomorpha (*Rhinocerotidae*), Miocène, Pléistocène, Biométrie, Évolution biologique, Gîte fossilifère, Afrique Est.

*Résumé.* — Depuis le Miocène jusqu'au Pléistocène supérieur on connaît dans les divers gisements de la Rift Valley deux genres et deux espèces de *Chalicotheriidae* et huit genres et dix espèces de *Rhinocerotidae*. Parmi ces derniers les deux genres plio-pléistocènes *Diceros* et *Ceratotherium* commencent à être représentés en quantité suffisante pour qu'il soit possible de connaître au moins partiellement l'évolution de leur squelette postcrânien : celui-ci évolue très peu dans la lignée qui mène à *Diceros bicornis*, alors qu'il montre une évolution très nette dans la lignée parallèle des *Ceratotherium*, avec modification des proportions et tendance à la réduction de la taille. Cette évolution permet de formuler quelques remarques au sujet des corrélations biostratigraphiques.

## *Chalicotheriidae* and *Rhinocerotidae* (Mammalia, Perissodactyla) from the Miocene to the Pleistocene of the Rift Valley (eastern Africa) An example of evolutionary change : postcranial skeleton of the plio-pleistocene *Diceros* and *Ceratotherium*

*Abstract.* — From Miocene to Recent, two genera and two species of *Chalicotheriidae* and eight genera and ten species of *Rhinocerotidae* are known from the Rift Valley deposits. The two Plio-Pleistocene Rhinocerotids genera *Diceros* and *Ceratotherium* are now represented with a sufficient material and it is henceforth possible to know, partially at least, the evolution of their postcranial skeleton. This evolution appears to be rather limited in the *Diceros* lineage, but is very strong in the parallel *Ceratotherium* one, with a modification of the osteometric proportions and a significant reduction of the general size. This evolution enables us to suggest some remarks concerning the established correlations between some well known east-african deposits.

### INTRODUCTION.

Comme pour les autres groupes de Mammifères la connaissance des Chalicothéridés et des Rhinocérotidés fossiles d'Afrique a fait d'énormes progrès au cours de ces dernières années. Les nombreux travaux qui leur ont été consacrés [P. M. Butler, C. Guérin, J. M. Harris et surtout D. A. Hooijer] montrent que le nombre total des espèces recensées s'est accru et que la plupart de ces espèces sont désormais représentées en collection par l'essentiel de leur denture et de leur squelette. Il devient dès lors possible d'étudier l'évolution dans le temps de certaines d'entre elles, ce qui permet de contribuer à la datation de certains sites et d'aider à la corrélation de différents gisements.

### I. — LES DIFFÉRENTES ESPÈCES ET LEURS GISEMENTS.

#### a) SOUS-ORDRE *Hippomorpha*, FAMILLE CHALICOTHÉRIDÉS.

##### — SOUS-FAMILLE *Chalicotheriinae*.

*Chalicotherium rusingense* BUTLER, 1965. Miocène moyen-supérieur : Karumba, Koru, Mfwangano,

Rusinga, Songhor (Kénya); Napak (Ouganda). Remarque : les datations absolues fournies pour Rusinga et Napak situent ces gisements dans le Miocène moyen (17 à 21 Ma, donc dans le Burdigalien), étant entendu qu'à mon sens c'est l'Aquitainien qui correspond au Miocène inférieur. Ce Chalicothère a fait l'objet d'une description très complète par P. M. Butler [1965] : il se révèle proche du *C. grande* du Miocène moyen d'Europe occidentale.

##### — SOUS-FAMILLE *Schizotheriinae*.

*Ancylotherium hennigi* (DIETRICH, 1942). Plio-Pléistocène : Laelolil, Olduvai (Tanzanie); Kaiso (Ouganda); Chemeron, Lukeino (Kénya); Omo (Éthiopie). Malgré la description récente de certains éléments anatomiques jusqu'alors inconnus [Butler,

\* Centre de paléontologie stratigraphique et paléoécologie associé au C.N.R.S. n° 11, Dépt des sciences de la Terre, Univ. Lyon-1 - Claude-Bernard, 69621 Villeurbanne.

R.C.P. 292 du C.N.R.S. « Anthropologie des Hommes fossiles et paléontologie des Vertébrés du Tertiaire et du Quaternaire d'Afrique et d'Asie tropicale » et Mission française de l'Omo, action spécifique 6580010 A du C.N.R.S.

Note présentée oralement à la séance du 8 mai 1978, manuscrit définitif reçu le 17 octobre 1978.

1965 ; Hooijer, 1975, 1976 ; Guérin, 1976 et sous presse a] cette espèce est encore mystérieuse : il semble qu'elle soit plus petite que le dernier représentant européen du genre, qui est par ailleurs nettement plus ancien.

b) SOUS-ORDRE *Ceratomorpha*, FAMILLE RHINOCÉROTIDÉS.

J'ai donné lors du huitième congrès panafricain de Préhistoire [Guérin, sous presse b] une liste de toutes les espèces africaines néogènes et quaternaires de rhinocéros, ainsi que la liste la plus complète possible des gisements où on les trouve. La liste qui suit est extraite de ce travail, auquel on se reportera pour une bibliographie exhaustive.

— SOUS-FAMILLE *Aceratheriinae*.

*Aceratherium acutirostratum* (DERANIYAGALA, 1951). Miocène moyen à supérieur : Alengerr Beds, Karungu, Moruaret Hill, Ombo, Rusinga (Kénya) ; Napak (Ouganda). Cet acérathère a des proportions et des dimensions du même ordre que celles des *A. tetractylum* et *A. incisivum* du Miocène moyen et du Miocène supérieur d'Europe, ce qui n'implique sans doute rien d'autre qu'une identité probable de sous-genre.

— SOUS-FAMILLE *Teleoceratinae*.

*Brachypotherium heinzlini* HOOIJER, 1963 : Miocène moyen-supérieur : Arongo Uyoma, Chemeron Formation, Karungu, Rusinga (Kénya) ; Bukwa, Napak (Ouganda). Ce brachypothère évoque par sa stature et son anatomie les représentants européens du genre existant à la même époque.

*Brachypotherium lewisi* HOOIJER et PATTERSON, 1972. Miocène supérieur-Pliocène inférieur : Lothagam, Mpesida beds, Ngorora (Kénya). Cet énorme brachypothère démontre la survie du genre en Afrique à une époque où il a disparu d'Europe ; l'espèce est beaucoup plus grande que toutes celles connues jusqu'alors.

*Chilotheridium pattersoni* HOOIJER, 1971. Miocène moyen-supérieur : Kirimum, Loperot, Ngorora, Ombo, Rusinga (Kénya) ; Bukwa (Ouganda). Ce genre exclusivement est-africain présente de nombreux caractères communs avec les *Chilotherium* du Miocène d'Europe et d'Asie.

— SOUS-FAMILLE *Iranotheriinae*.

*Kenyatherium bishopi* AGUIRRE et GUÉRIN, 1974. Miocène supérieur (Vallésien) : Nakali (Kénya). Ce très gros rhinocéros n'est connu jusqu'à présent que par des dents isolées ; ses parents les plus proches existent en Asie et dans la péninsule ibérique, ce qui pose quelques problèmes de paléogéographie.

— SOUS-FAMILLE *Dicerorhininae*.

*Dicerorhinus leakeyi* HOOIJER, 1966. Miocène moyen-supérieur : Alengerr Beds, Chemeron formation, Karungu, Ombo, Rusinga (Kénya) ; Napak (Ouganda). Cette espèce est un peu moins puissante que le *D. schleiermachi* du Miocène supérieur et terminal d'Europe occidentale ; le problème de ses relations avec le *D. primaevus* qui est son contemporain en Afrique du Nord reste posé.

— SOUS-FAMILLE *Dicerolinae*.

*Paradicerus mukirii* HOOIJER, 1968. Miocène moyen-supérieur : Fort Ternan (Kénya).

Le petit rhinocéros appartient à un genre exclusivement africain ; son existence à la même époque en Afrique du Nord est remarquable.

*Diceros bicornis* (LINNÉ, 1758). Pliocène terminal-Actuel : Afar, Omo (Éthiopie) ; Kanam, Kanjera, Kapthurin Formation, Malewa River, Naivasha, East Rudolph (Kénya) ; Laetolil, Olduvai (Tanzanie). Aucune définition taxonomique n'a encore été donnée à la forme fossile, bien que sept sous-espèces actuelles soient reconnues [Groves, 1967]. Cette lacune est probablement due à l'insuffisance de matériel.

*Ceratotherium praecox* HOOIJER et PATTERSON, 1972. Pliocène : Afar, Omo (Éthiopie) ; Chemeron formation, Ekora, Kanapoi, Lothagam, Mpesida beds (Kénya). Grand rhinocéros qui est probablement l'ancêtre des quatre sous-espèces pléistocènes et actuelles de *Ceratotherium simum*. Quelques traits de son ostéométrie sont évoqués ci-dessous.

*Ceratotherium simum* (BURCHELL, 1817). Pléistocène-actuel. Afar, Omo (Éthiopie) ; Chemeron formation, Chesowanja, East Rudolf, Kanam, Kanjera, Karmosit, Naivasha (Kénya) ; Kairo (Ouganda) ; Laetolil, Mkujuni Valley, Olduvai (Tanzanie). La sous-espèce pléistocène d'Afrique orientale est *C. simum germanoaffricanum* ; quelques caractères de son squelette postcrânien sont mis en évidence dans la deuxième partie du présent travail.

II. — ÉVOLUTION DU SQUELETTE POSTCRANIEN CHEZ LES *Diceros* ET *Ceratotherium* DES GRANDS GISEMENTS D'AFRIQUE ORIENTALE.

Les quelques résultats exposés ci-après découlent d'une série de comparaisons à partir des éléments suivants :

— un échantillon d'une trentaine de squelettes de *D. bicornis* actuels, toutes sous-espèces confondues ;

— un échantillon d'une douzaine de *C. simum* actuels, où les deux sous-espèces sont représentées ;

— le matériel de l'Omo recueilli par les expéditions françaises [Guérin, sous presse a].

— le matériel de l'Hadar recueilli par l'expédition internationale de l'Afar [Guérin, sous presse b];

— une partie du matériel de Laetolil dont j'ai pu disposer grâce à l'obligeance de Mary D. Leakey;

— une partie du matériel d'Olduvai et de l'Est-Rodolphe, déjà étudié par J. M. Harris et par D. A. Hooijer, et que j'ai pu examiner au Musée de Nairobi grâce à l'obligeance de Richard Leakey et J. M. Harris.

J'ai traité par ailleurs [Guérin, sous presse a et thèse en achèvement] de l'évolution temporelle des *D. bicornis* et *C. simum*, particulièrement du point de vue des crânes, des mandibules et des dents. Je me limiterai donc ici à quelques exemples d'os de divers types concernant l'ensemble des *Diceros* et *Ceratotherium* du Plio-Pléistocène de la Rift Valley, choisis parmi beaucoup d'autres et présentés selon cinq diagrammes (fig. 1-5).

#### a) Deux exemples obtenus à partir d'os longs.

Diagramme de dispersion des deux diamètres distaux de l'humérus (fig. 1) montrant :

la distinction relativement facile des *C. simum* et *D. bicornis* actuels (le faible chevauchement des deux « nuages » ne doit pas masquer la pente résolument distincte des deux droites de régression); l'importance de la variabilité intraspécifique dans chacune de ces espèces (*D. bicornis* constitue un cline dont l'un des extrêmes est la sous-espèce géante *D.*

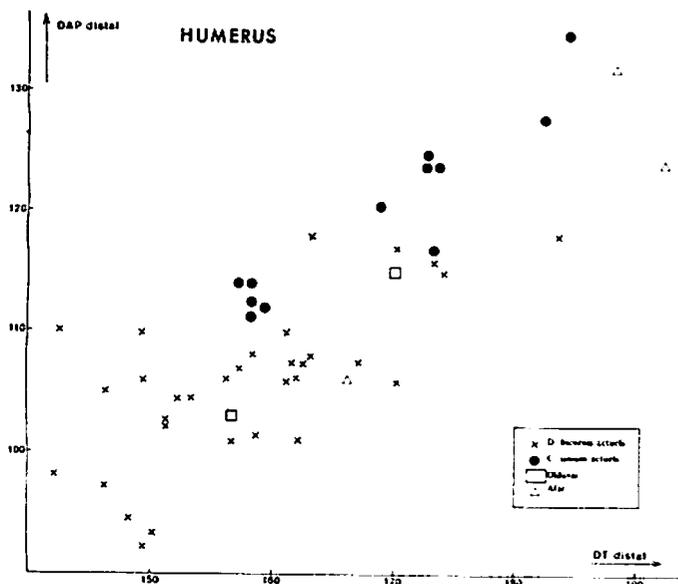


FIG. 1. — Diagramme de dispersion des deux diamètres distaux de l'humérus.

*bicornis bicornis* aujourd'hui exterminée; les deux sous-espèces actuelles de *C. simum* sont très séparées géographiquement); les proportions des humérus des *D. bicornis* pléistocènes (ici les deux pièces d'Olduvai et le plus petit des humérus de l'Afar) qui sont très proches de celles des *D. bicornis* actuels, et leurs dimensions qui rentrent dans les limites de variation des actuels; la grande taille et les proportions particulières des deux humérus de *C. praecox* de l'Afar.

Diagramme de dispersion des deux diamètres distaux du radius (fig. 2) confirmant les résultats du diagramme précédent. Remarquer les proportions des *D. bicornis* de l'Omo et d'Olduvai-Bed 4; on notera la grande taille et les proportions de l'épiphyse distale des *C. praecox* de Laetolil et de l'Afar (un diagramme en fonction de la longueur de l'os permettrait de distinguer immédiatement cette espèce par son allongement et sa sveltesse relative).

#### b) Un exemple obtenu à partir d'un métapode.

Diagramme de dispersion du DT proximal du métacarpien III en fonction de la longueur (fig. 3). On remarquera la confirmation des résultats précédents : superposition partielle des espèces actuelles due à la présence simultanée de quelques représentants de la sous-espèce géante *D. bicornis bicornis* et d'un lot de petites femelles congolaises de *C. simum colloni*; la grande taille et la gracilité rela-

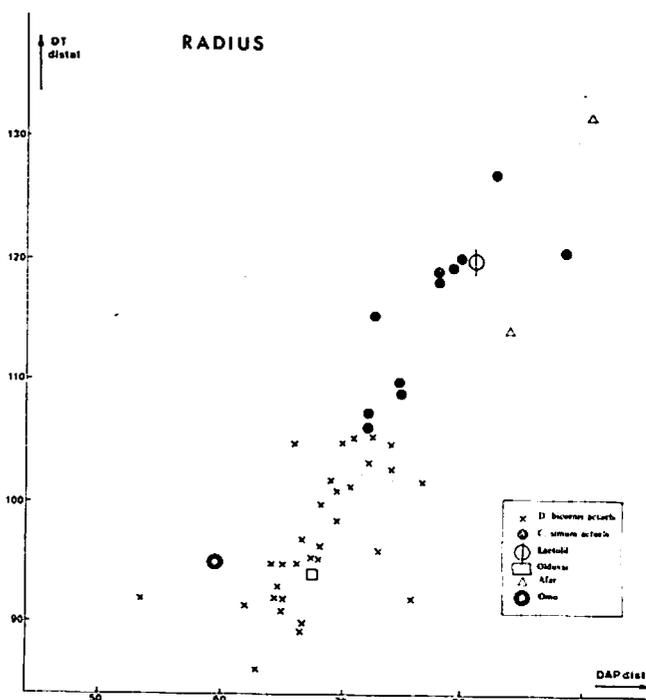


FIG. 2. — Diagramme de dispersion des deux diamètres distaux du radius.

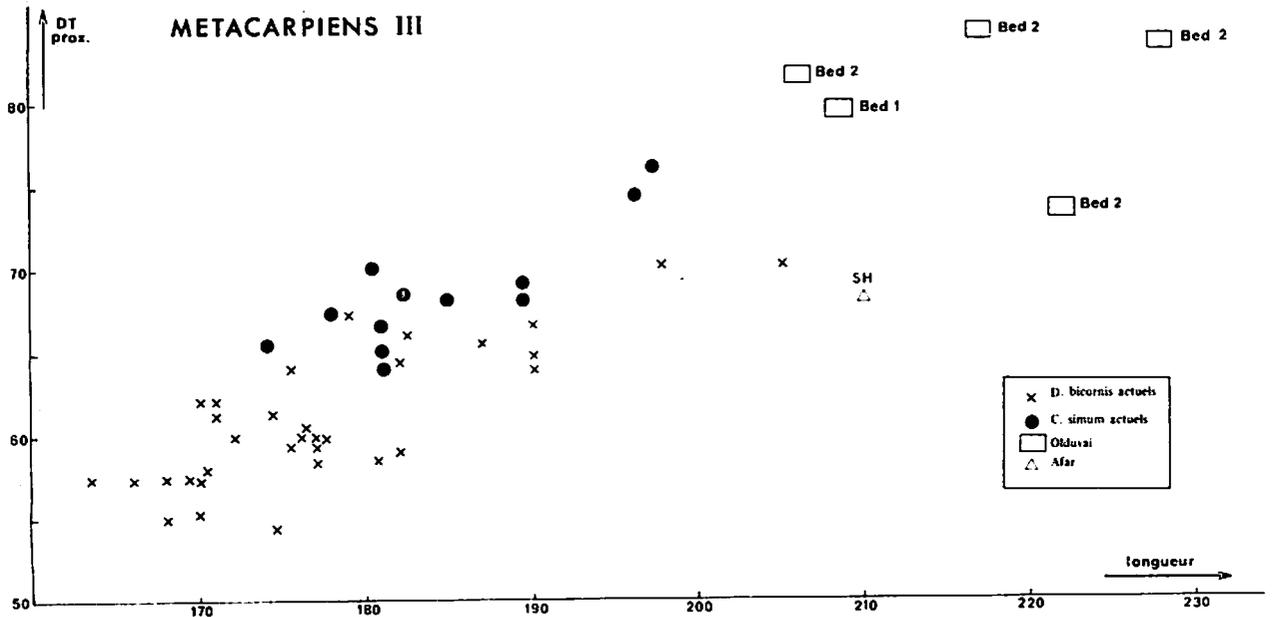


FIG. 3. — Diagramme de dispersion du DT proximal du métacarpien III en fonction de la longueur.

tive de *C. praecox* (ici un individu de l'Afar membre SH); l'énorme taille et la massivité des *C. simum germanoaffricanum* d'Olduvai (ici 5 spécimens du Bed 1 et du Bed 2 inférieur).

c) Deux exemples obtenus à partir d'os tarsiens.

Diagramme de dispersion du diamètre transversal de l'astragale en fonction de la hauteur (fig. 4); on notera ici, outre la confirmation des résultats précédents, la mise en évidence de l'identité des proportions des *C. simum germanoaffricanum* de l'Omo, de l'Est Rodolphe et d'Olduvai; si l'on examine le détail de la position stratigraphique de chaque os, on remarquera la décroissance de la taille moyenne entre Olduvai Bed 1 et Bed 2 et la similitude entre les pièces de l'Omo (membre F, vers 2 Ma), d'Olduvai Bed 1 et Bed 2 inférieur (autour de 1,8 Ma) et de l'Est Rodolphe (le gros astragale se situe à la base du « Koobi Fora upper Member », vers 1,6 Ma); on voit aussi la proximité d'un astragale de l'Afar membre DD avec ceux des *C. s. germanoaffricanum* de l'Est Rodolphe et d'Olduvai Bed 1; on observe encore qu'un astragale de *D. bicornis* de l'Est Rodolphe (qui se situe en dessous du KBS tuff) se révèle un petit peu plus grand que les plus grands *D. bicornis* actuels.

Diagramme de dispersion du diamètre antéro-postérieur du calcanéum en fonction de sa hauteur (fig. 5). Ce diagramme confirme les précédents et montre en plus que le plus petit des *C. simum germanoaffricanum* (ici, d'Olduvai Bed 2) est très proche du plus grand des *C. simum* actuels; il

met aussi en évidence la différence entre les *C. praecox* de l'Afar membre SH (proches de ceux de

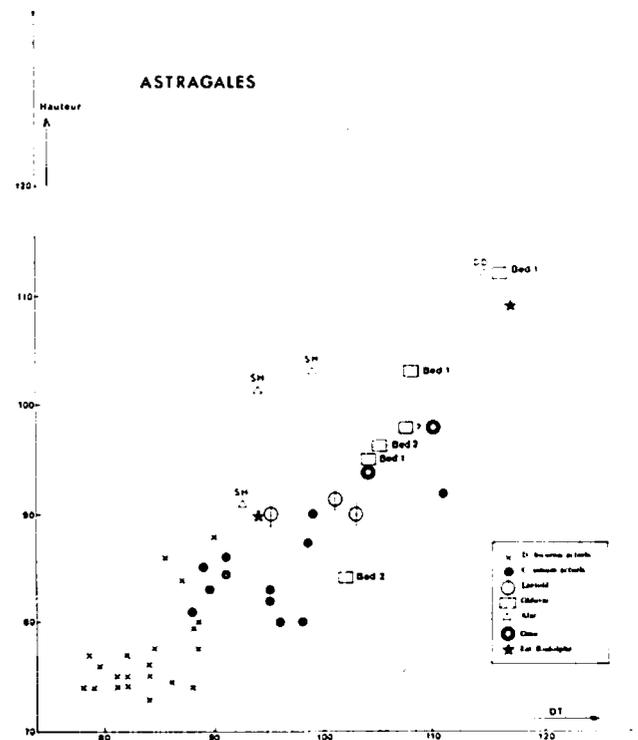


FIG. 4. — Diagramme de dispersion du diamètre transversal de l'astragale en fonction de la hauteur.

Laetolil) et un *C. simum germanoaffricanum* de l'Afar membre DD (proche de celui de l'Est Rodolphe).

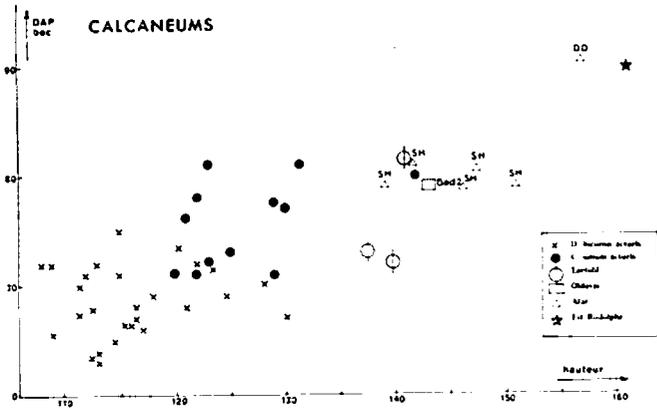


FIG. 5. — Diagramme de dispersion du diamètre antéro-postérieur du calcaneum en fonction de sa hauteur.

### III. — CONCLUSIONS.

Les figures 1 à 5 montrent toutes que la distinction des deux espèces africaines actuelles est relativement facile, même en n'utilisant que quelques données ostéométriques simples ; elles permettent en outre quelques conclusions relatives à l'évolution de chacune des lignées parallèles aboutissant à ces espèces.

— Lignée de *D. bicornis*. La distinction de la forme ancestrale pléistocène tend à devenir de plus en plus évidente ; elle est déjà avancée en ce qui concerne les crânes, les mandibules et les dents [Hooijer, 1969, 1973 ; Harris, 1976 a et b ; Guérin, sous presse a et thèse] ; pour ce qui a trait au squelette postcrânien on ne dispose encore que de résultats partiels ; l'importance du matériel qu'il m'a été donné d'examiner récemment montre que cette forme a des proportions corporelles très proches de l'espèce actuelle, et que contrairement à ce qui a été écrit à plusieurs reprises elle n'est pas significativement plus grande que celle-ci ; cela suffit à montrer que la forme pléistocène ne se distingue au plus que subspécifiquement.

— Lignée *Ceratotherium praecox*-*C. simum germanoaffricanum*-*C. simum* actuel. Ici encore les caractères différentiels des crânes et des dents de ces espèces et sous-espèces sont connus [Arambourg,

1970 ; Groves, 1972 ; Guérin, sous presse a ; Harris, 1976 a et b ; Hooijer, nombreux travaux], mais il n'en est pas de même pour le squelette postcrânien bien que D. A. Hooijer ait décrit un matériel abondant pour le *C. praecox* de Langebaanweg. Les diagrammes présentés ci-dessus montrent que :

- *C. praecox* a un squelette plus grand et plus élancé que celui des *C. simum* actuels, avec des proportions différentes et différentes aussi de celles des *C. simum* fossiles.

- *C. simum germanoaffricanum* a des os très grands et très massifs ; il est plus grand que tous les *C. simum* actuels mais les proportions relatives sont du même ordre ; au sein même de cette sous-espèce il y a tendance à une diminution de la taille au cours du Pléistocène. Ces différences justifient la séparation de *C. praecox* et *C. simum* en deux espèces distinctes, et justifient également la distinction de *C. simum germanoaffricanum* comme sous-espèce particulière (on remarquera que dans cette lignée, contrairement à la précédente, la règle de diminution de la taille du Pléistocène à l'actuel se vérifie).

Les diagrammes présentés permettent également de faire quelques remarques sur le plan biostratigraphique.

- A propos des corrélations Omo-Olduvai-Est Rodolphe, que Y. Coppens inaugura dès 1972 et dont le dernier avatar est dû à T. D. White et J. M. Harris [1977] ; les *Rhinocerotidae* confirment dans leurs grandes lignes les résultats obtenus, tout en suggérant quelques modifications mineures : White et Harris mettent en équivalence Olduvai Bed 1 et Bed 2 inférieur avec d'une part Omo-Shungura membres G-H et d'autre part la partie supérieure du « Koobi Fora Lower Member » de l'Est-Rodolphe ; l'étude des rhinocéros montre qu'il y a beaucoup d'analogies entre Olduvai Bed 1 et Bed 2 inférieur avec d'une part Omo-Shungura membre F à H et d'autre part la base du « Koobi Fora upper member » de l'Est Rodolphe.

- A propos de la corrélation Afar membre SH et Laetolil : cette corrélation exprimée par Mary D. Leakey (communication orale) et par T. D. White et J. M. Harris [1977] est parfaitement confirmée par les *Rhinocerotidae*.

- A propos de la succession en Afar des membres SH et DD ; les *Rhinocerotidae* montrent une distinction très marquée entre ces deux membres ; cette distinction est bien évidemment liée à la présence dans chacun des deux d'une espèce différente de *Ceratotherium* mais elle pourrait peut-être aussi impliquer une différence d'âge assez importante.

## Références bibliographiques

Pour plus de détails sur les *Rhinocerotidae* et les *Chalicotheridae* du Miocène au Pléistocène de l'ensemble du continent africain, on se reportera aux bibliographies des articles Guérin sous presse a et b.

- ARAMBOURG C. (1970). — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 7<sup>e</sup> sér., t. X, p. 1-126.
- BUTLER P. M. (1965). — Fossil mammals of Africa, n° 18 : East African Miocene and Pliocene Chalicotheres. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London Geology, vol. 10, n° 7, p. 163-237.
- COPPENS Y. (1972). — Tentative de zonation du Pliocène et du Pléistocène d'Afrique par les grands Mammifères. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, sér. D, t. 274, p. 181-184.
- GROVES C. P. (1967). — Geographic variation in the black rhinoceros *Diceros bicornis* (L., 1758). *Z. f. Säugetierk.*, Hambourg, Bd. 32, H. 5, p. 267-276.
- GROVES C. P. (1972). — *Ceratotherium simum*. *Mammalian species*, n° 8, p. 1-6, 5 fig.
- GUÉRIN C. (1976). — *Rhinocerotidae* and *Chalicotheridae* (*Mammalia, Perissodactyla*) from the Shungura Formation, Lower Omo basin, p. 214-221. In : COPPENS Y. et al., Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin, stratigraphy, paleoecology and evolution, Univ. Chicago Press edit.
- GUÉRIN C. (sous presse a). — Les Rhinocéros et les Chalicotheres (*Mammalia, Perissodactyla*), recueillis par les missions françaises de l'Omo (Éthiopie). In : COPPENS Y. et al., C.N.R.S. édit.
- GUÉRIN C. (sous presse b). — A propos des Rhinocéros (*Mammalia, Perissodactyla*) néogènes et quaternaires d'Afrique : essai de synthèse sur les espèces et les gisements ; précision sur le type de *Rhinoceros subnermis* POMEL ; premières données sur les Rhinocéros pléistocènes de l'Hadar (Afar, Éthiopie) ; intérêt paléo-écologique. VIII<sup>e</sup> congr. panafricain Préhistoire, Nairobi, septembre 1977.
- HARRIS J. M. (1976 a). — *Rhinocerotidae* from the East Rudolph succession. In : Y. COPPENS et al., Earliest Man and Environments in the lake Rudolph basin (Workshop symposium, Nairobi, sept. 1973), Univ. Chicago Press edit., p. 222-224.
- HARRIS J. M. (1976 b). — Fossil *Rhinocerotidae* (*Mammalia, Perissodactyla*) from East Rudolph (Kenya). In SAVAGE R. J. G. and CORYNDOON S. C. Fossil Vertebrates of Africa, 4. Acad. Press edit., London, p. 147-172.
- HARRIS J. M. (1977). — Mammalian Faunas from East African early hominid-bearing localities. VIII<sup>e</sup> congr. panafricain Préhistoire, Nairobi, septembre 1977, p. 29-49. In : T. H. WILSON, A survey of the Prehistory of Eastern Africa, Nairobi.
- HOOIJER D. A. (1966). — Fossil mammals of Africa n° 21 : Miocene rhinoceroses of East Africa. *Bull. Brit. Mus. (N. H.)*, 13, n° 2, p. 117-190.
- HOOIJER D. A. (1968). — A rhinoceros from the late Miocene of Fort Ternan, Kenya. *Zool. Mededel.*, Leiden, 43, 6, p. 77-92.
- HOOIJER D. A. (1969). — Pleistocene east african Rhinoceroses. In : LEAKEY L. S. B. et SAVAGE R. J. G., Fossil Vertebrates of Africa, 4, Acad. Press. edit., p. 71-98.
- HOOIJER D. A. (1971). — A new rhinoceros from the late Miocene of Loperot, Turkana district, Kenya. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 142, 3, p. 339-392.
- HOOIJER D. A. (1972). — A late Pliocene rhinoceros from Langebaanweg, Cape province. *Ann. South. Afr. Mus.*, Cape Town, vol. 59, p. 151-191.
- HOOIJER D. A. (1973). — Additional Miocene to Pleistocene rhinoceroses of Africa. *Zool. Mededel.*, Leiden, 46, 11, p. 149-178.
- HOOIJER D. A. et PATTERSON B. (1972). — Rhinoceroses from the Pliocene of Northwestern Kenya. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, Cambridge, Mass., vol. 144, 1, p. 1-26.
- WHITE T. D. et HARRIS J. M. (1977). — Suid evolution and correlation of African Hominid localities. *Nature*, London, vol. 198, n° 4312, p. 13-21.