

BIBLIOTHEQUE - E.N.V. ALFORT
UNIVERSITE PARIS VAL DE MARNE
FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

5257

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE D'ALFORT

1982

N° 117

THESE

POUR LE

DOCTORAT VETERINAIRE

(DIPLOME D'ETAT)

Présentée et soutenue publiquement
devant la Faculté de Médecine de CRÉTEIL le
PAR

1982

JEAN CLAUDE LEYRAT

NÉ LE 11 MAI 1943 A LE LONZAC (CORREZE)

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES
RHINOCEROS ASIATIQUES

Jury de Thèse :

Président : M. BLANCHER
Professeur à la Faculté de Médecine de Paris

Membres : MM. BLIN ET MILHAUD
Professeurs à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort.

BIBLIOTHEQUE - E.N.V. ALFORT

P L A N

1. INTRODUCTION
2. PALEONTOLOGIE
3. SYSTEMATIQUE
4. CARACTERES GENERAUX
5. ETUDE SPECIFIQUE
6. IMMOBILISATION ET CAPTURE DE RHINOCEROS UNICORNIS
7. QUELQUES CONSIDERATIONS THEORIQUES SUR L'EVOLUTION
DES ONGULES EN GENERAL ET DES RHINOCEROTIDES EN
PARTICULIER
8. CONCLUSION
9. BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

Les rhinocéros asiatiques comptent aujourd'hui parmi les mammifères les plus rares du monde, mais leur extinction n'est peut être pas inéluctable, si la communauté internationale s'unit pour les sauver.

Des quatre genres dont cinq espèces que regroupe la famille des *Rhinocerotidae*, deux genres dont trois espèces vivent en Asie, où ils occupent des biotopes variés, de la plaine alluviale marécageuse à la grande forêt hygrophile sempervirente.

Reliques des âges révolus et derniers représentants spectaculaires d'un groupe jadis florissant, les rhinocéros sont, avec le tigre, le gaur et le banteng, des indices précieux d'évaluation de l'état présent d'écosystèmes en voie de dégradation et même de disparition.

Dans les parcs et réserves, ils sont un élément déterminant de l'indice de fréquentation touristique et participent indirectement à l'essor économique des pays en voie de développement. Leur survie, indispensable au maintien de la diversité écologique et pierre angulaire du tourisme de vision, doit être assurée par une gestion bien comprise, une vigilance sans relâche et un effort d'éducation du public toujours renouvelé.

Partie intégrante du patrimoine de l'humanité, nous nous devons d'en sauvegarder l'héritage pour les générations futures.

PALEONTOLOGIE

Les rhinocéros actuels, ou rhinocéros vrais, sont membres de la famille des *Rhinocerotidae*, seule survivante des familles composant les *Rhinocerotidea*, qui avec les *Tapiroidea* et les *Equidea* forment l'ensemble des superfamilles actuelles de l'ordre des perissodactyles, ongulés mesaxoniens.

Les perissodactyles d'aujourd'hui ont atteint des niveaux très différents d'évolution ; des cinq espèces vivantes de *Rhinocerotidae*, le rhinocéros de Sumatra représente un niveau miocène, les rhinocéros de l'Inde et de Java, ainsi que le rhinocéros noir d'Afrique divers stades pliocène, alors que le rhinocéros blanc ne serait pas déplacé au Pléistocène. Quant aux tapirs, ce sont de véritables fossiles vivants encore au stade oligocène ; seuls les chevaux sont vraiment modernes et ne peuvent être taxés d'anachronisme.

Non seulement les *Rhinocerotidea* ont globalement évolué beaucoup moins vite que les *Equidea*, mais contrairement à ceux-ci leurs squelette, dents et pattes évoluèrent en asynchronisme, alors que chez les chevaux ces structures évoluèrent parallèlement. De sorte que les rhinocéros présentent des structures disparates ; souvent en retard sur celles des chevaux, parfois en avance. Par exemple les *Elasmotheriinae* vivant entre le Miocène supérieur et la fin du Pléistocène, ont surclassé les équidés en tant que tondeurs de graminées ; leurs molaires, devenant des meules puissantes à émail surplissé, ont plus évolué dans ce laps de temps que celles des chevaux jusqu'à nos jours. Par contre, leurs pattes tridactyles ressemblent encore à celles des chevaux du Miocène moyen.

Chez les formes actuelles, le rhinocéros blanc d'Afrique est semblable, par ses molaires, aux équidés du Pliocène, et par ses pattes à ceux de l'Oligocène. Les rhinocéros de l'Inde et de Java ont un ancêtre commun au Pliocène mais le premier est, par certains points, plus moderne que son cousin insulaire. Dents et pattes demeurent cependant, chez l'un et chez l'autre, des structures miocènes.

Autre différence au regard des équidés d'ordre phylogénique, la super-famille des *Rhinocerotidea* a largement buissonné avec prédominance tantôt d'un rameau, tantôt d'un autre. Ce buissonnement résulte de tentatives d'évolution multidirectionnelles. Contrairement aux chevaux dont l'achèvement en tant que coureurs est remarquable - certains auteurs vont même jusqu'à donner de cette évolution qui semble en droite ligne une vision orthogénique - les rhinocéros ont tenté toutes sortes de directions sans en explorer aucune vraiment à fond, sauf peut être celle qui, à l'Oligocène, les a menés au gigantisme avec *Baluchitherium*.

Cette tendance s'est réalisée plus rapidement et plus efficacement que chez aucune autre lignée mammalienne terrestre connue, puisque les *Baluchitheriinae* de Mongolie atteignaient 6 m au garrot.

Un autre essai intéressant, en concurrence directe avec les équidés, fut réalisé par les *Hyracodontidae*, pour l'adaptation à la course, avec tendance à la monodactylie, dès l'Eocène ; sans succès. Peut-être à cause d'un handicap déjà trop lourd par rapport aux *Equidae* contemporains, tel que *Eohippus*.

Des formes hippopotamoïdes, comme les *Amyndontidae*, probablement semi-aquatiques, fréquentèrent jusqu'à l'Oligocène les basses terres d'Asie et d'Amérique du Nord ; la tendance au renforcement des molaires, déjà visible chez les *Hyracodontidae*, s'accroît, accompagnée d'un phénomène d'achondroplasie entraînant l'atrophie des prémolaires et des incisives, avec une hypertrophie des canines, à croissance continue, réalisant de véritables défenses.

Ces familles furent largement remplacées à l'Oligocène par les *Rhinocerotidae*, ou rhinocéros vrais, la seule famille encore présente à l'heure actuelle.

Les *Rhinocerotidae* sont à leur apogée durant l'Oligocène et le Miocène, comptant au moins neuf phyla évolutifs qui forment un ensemble très touffu, d'autant plus difficile à classer que des variations individuelles importantes se manifestent, en particulier relativement à la denture ; d'où la multiplication des genres, au risque de faire oublier la très grande homogénéité de cette famille.

Elle occupe jusqu'au Pliocène un très large éventail d'habitats dans tout l'hémisphère Nord et passe au Miocène en Afrique où elle subsiste actuellement, ainsi qu'en Asie du Sud-Est.

Les tendances évolutives exhibées par ces phyla vont dans le sens de l'augmentation générale de volume corporel ; du développement de membres massifs tétradactyles ; de la régression de la denture frontale, de l'atrophie des canines et du renforcement des incisives I_1 et I_2 qui se développent en défenses dans certains cas, et de la molarisation des prémolaires : on retrouve ici un autre exemple de la modernité des chevaux, comparés aux rhinocéros, dans la mesure où tous ont développé les deux tendances "brouteurs de feuilles" et "tondeurs de graminées", dont seule la seconde persiste chez les chevaux actuels, qui ont "choisi" définitivement la prairie et s'y sont parfaitement adaptés ; alors que les deux régimes alimentaires se rencontrent encore chez les rhinocéros survivants, en retard, là encore, d'une spécialisation ; enfin se développent éventuellement sur le nasal et/ou le frontal des cornes uniques en leur genre par l'absence de cheville osseuse de soutènement.

Ces neuf phyla sont considérés en tant de sous-familles ; parmi les formes fossiles les plus révélatrices du point de vue phylogénique, les *Baluchitheriinae* comptent le spectaculaire *Baluchitherium grangeri* dépourvu de cornes, et le plus grand mammifère terrestre connu. Les *Aceratheriinae* sans cornes et les *Caenopinae* - parmi lesquels

figure le célèbre squelette complet de *Diceratherium tri-dactylum* - sont répandus en Europe à l'Oligocène et en Amérique du Nord jusqu'au Miocène inférieur. Les *Teleoceratinae* - dont l'archétype *Teleoceras* atteint le degré extrême de brachypodie et devait ressembler à un hippopotame avec une petite corne sur l'extrémité du nez - étaient probablement de mœurs aquatiques et vivaient en larges troupes dans tout l'hémisphère Nord, au Miocène ou Pliocène ; notons qu'après les tentatives plus anciennes des *Hyracodontidae* et des *Amyndodontidae*, c'est la seconde fois qu'un essai d'adaptation à la course est tenté avec *Diceratherium* et à la vie aquatique avec *Teleoceras*. Les *Eggysodontinae* aux canines développées en défenses et aux membres relativement grêles se retrouvent en Eurasie à l'Oligocène, ainsi que les *Iranotheriinae*, à corne nasale bien développée chez *Iranotherium morgani*.

Beaucoup de ces formes s'éteignirent durant le Pliocène et seules quelques lignées survécurent jusqu'au Pléistocène comme les grands élasmothères, subissant la pression de sélection d'un climat beaucoup plus rude, des premières chasses organisées par l'homme et d'importantes transformations de l'habitat.

Seules cinq espèces survivent aujourd'hui, deux africaines et trois asiatiques, réparties en quatre genres : *Ceratotherium simum*, le Rhinocéros blanc ou de Burchell, d'Afrique centrale et du Sud ; *Diceros bicornis*, le Rhinocéros noir d'Afrique du Sud et de l'Est ; *Rhinoceros unicornis* ou Rhinocéros de l'Inde ; *Rhinoceros sondaicus* ou Rhinocéros de Java ; *Dicerorhinus sumatrensis* ou Rhinocéros de Sumatra.

Simpson répartit ces quatre genres en deux sous-familles, les *Rhinocerotinae* et les *Dicerorhininae*, la première incluant les unicomnes -Rhinoceros de l'Inde et de Java- la seconde les bicornes -Rhinoceros africains et de Sumatra. Mais cette démarche privilégie le nombre de cornes -structures indépendantes du squelette- au dépend de caractères plus importants.



Figure n° 1

Rhinoceros sondaicus. Crâne et mandibule.
Incisives inférieures développées en défenses.

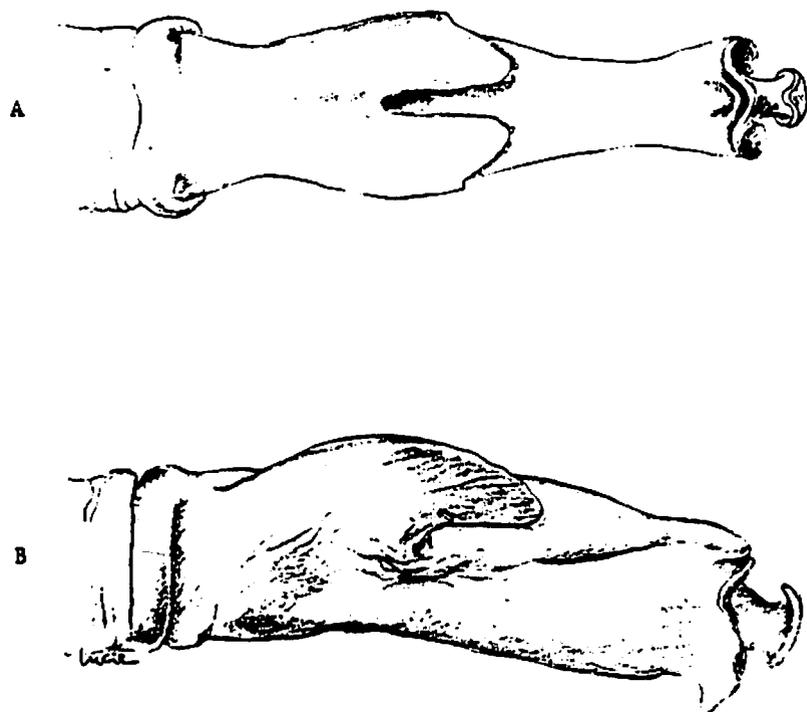


Figure n° 2

Partie libre de la verge de
Rhinoceros unicornis

A - Vue dorsale

B - Vue latérale

Nous suivrons plutôt Pocock qui considère les caractères crâniens et dentaires, et regroupe d'une part les rhinocéros asiatiques -présentant des incisives au stade adulte - dans la sous-famille des *Rhinocerotinae* ; d'autre part les rhinocéros africains -dépourvus d'incisives- dans la sous-famille des *Dicerotinae*.

Une troisième voie est suivie par Zeuner (1934) qui conserve uniquement pour le genre *Dicerorhinus* la sous famille des *Dicerorhininae*, le séparant à la fois du genre Rhinocéros et des genres africains.

Groves (1966), pense que, quoique *Dicerorhinus* demeure très primitif, il n'en est pas moins relativement proche de *Rhinoceros*, et doit être effectivement séparé des genres africains, comme l'a fait Pocock. Les caractères rapprochant les deux genres asiatiques par rapport aux formes africaines sont :

- a/ Développement d'une paire d'incisives inférieures en défenses.
- b/ Développement de plis cutanés marqués au niveau de l'encolure.
- c/ Réduction moindre du système pileux.
- d/ Prolongement vers l'arrière de la crête occipitale peu accusé.
- e/ Proximité des processus glénoïde et tympanique, allant jusqu'à l'anastomose chez *Rhinoceros unicornis*.
- f/ Os nasal allongé en pointe et mandibule plus longue dû à la présence d'une ou deux paires d'incisives (absentes chez les africains figure n° 1).
- g/ Conformation externe des lobes érectiles dorsaux du corps caverneux du pénis (figure n°2).

SYSTEMATIQUE

Classe : MAMMALIA
Sous-classe : THERIA
Infra-classe : EUTHERIA (GILL, 1872)
Super-ordre : UNGULATA (LINNE, 1766)
Ordre : PERISSODACTYLA (OWEN, 1848).

Cet ordre regroupe les ongulés dits mesaxoniens, c'est-à-dire dont l'axe des membres passe par le métapode et la série phalangienne d'un doigt plus développé que les autres, soit le doigt III de la main et du pied. Ils ont dans tous les cas un nombre impair de doigts dans le membre postérieur ; également dans le membre antérieur chez les Equidés actuels, mais la main en compte un nombre pair chez les Tapiridés. Le doigt I est inexistant dans toutes les espèces actuelles.

Sous-ordre : CERATOMORPHA (WOOD, 1937).

Ce sous-ordre comprend deux familles :

Famille : TAPIRIDAE (BURNETT, 1830)
Famille : RHINOCEROTIDAE (OWEN, 1845).

Cette famille regroupe deux sous-familles :

Sous-famille : RHINOCEROTINAE (DOLLO, 1885)
Sous-famille : DICEROTINAE (ZEUNER, 1934)

La première ne comprenant qu'un seul genre : *Rhinoceros*, comptant deux espèces toutes deux asiatiques ; la seconde, trois genres : *Dicerorhinus*, avec une espèce asiatique ; *Diceros*, une espèce africaine ; *Ceratotherium*, une espèce africaine.

D'après Zeuner (1934), il faudrait compter trois sous-familles, les *Rhinocerotinae*, les *Dicerorhininae* - avec *Dicerorhinus* pour seul genre - et les *Dicerotinae*, comptant les deux espèces africaines.

Je suivrai Pocock (1944), Cave (1962) et Groves (1967) qui ne conservent que deux sous-familles, comme Simpson, mais répartissent les genres et les espèces en fonction de critères plus adéquats (énumérés dans la section suivante).

- Sous-famille : RHINOCEROTINAE (DOLLO, 1985)
Genre : *Rhinoceros* (LINNAEUS, 1758)
Espèce : *Rhinoceros unicornis* (LINNAEUS, 1758)
Espèce : *Rhinoceros sondaicus* (DESMAREST, 1822)
Sous-espèce : *R.s. sondaicus* (DESMAREST, 1822)
Sous-espèce : *R.s. floweri* (GRAY, 1867)
Sous-espèce : *R.s. inermis* (LESSON, 1840)
Genre : *Dicerorhinus* (FISCHER, 1814)
Espèce : *Dicerorhinus sumatrensis* (FISCHER, 1814)
Sous-espèce : *D.s. sumatrensis* (FISCHER, 1814)
Sous-espèce : *D.s. harrissoni* (GROVES, 1965)
Sous-espèce : *D.s. lasiotis* (BUCKLAND, 1872)

Ces trois espèces sont asiatiques. Les caractères différentiels sont donnés dans une section ultérieure.

- Sous famille : DICEROTINAE (ZEUNER, 1934)
Genre : *Diceros* (GRAY, 1821)
Espèce : *Diceros bicornis* (LINNAEUS, 1758)

Genre : *Ceratotherium* (GRAY, 1867)
Espèce : *Ceratotherium simum* (BÜRCHELL, 1817).

Ces deux espèces sont africaines.

CARACTERES GENERAUX

Je ne reprendrai pas ici une description détaillée de l'anatomie des *Rhinocerotidae*. De nombreuses lacunes restent à combler, et les travaux de Cave et Aumonier, pour les rhinocéros asiatiques, s'y emploient depuis les années soixante. Je ne suivrai que les grandes lignes, en soulignant les particularités qui me semblent être les plus originales.

CARACTERES ANATOMIQUES

Morphologie générale

Les rhinocéros ont conservé des caractères primitifs. Ce sont des ongulés herbivores lourds, massifs, portés sur des membres courts, puissants, terminés par 3 doigts distincts dans la main, comme dans le pied; leur peau est épaisse, généralement nue ou presque nue; ils sont pourvus d'une ou deux cornes nasales et leur denture est déjà assez incomplète du fait de l'absence de canines et de la réduction du nombre des incisives (Grassé, 1955).

Téguments et phanères

La peau, le plus souvent glabre, est épaisse et dure. D'une épaisseur totale allant de 16 mm chez *Dicerorhinus* (Evans, 1904) à 49 mm chez *Ceratotherium* (Alexander et Player, 1967), elle peut se transformer, comme chez *Rhinoceros unicornis* en de grandes plaques rigides -véritables cuirasses associées les unes aux autres par des plis de peau mince et souple permettant une certaine mobilité (Grassé, 1955).

Les poils ne sont apparents qu'en bordure des oreilles, à l'extrémité de la queue et dans les "souffets" de peau souple reliant les plaques cuirassées entre elles, quand elles existent.

Chez le jeune *Dicerorhinus* existe un revêtement pileux brun foncé qui s'estompe avec l'âge.

La peau est d'un gris tantôt foncé, presque noir (*Diceros*), tantôt clair (*Ceratotherium*, *Rhinoceros*).

Les formations cornées comprennent des onglons à l'extrémité de chaque doigt et des cornes naso-frontales, tantôt unique comme dans le genre *Rhinoceros*, tantôt double, la nasale étant la plus grande, comme dans les autres genres. Ces formations, généralement assimilées à un agglomérat de poils compact et dur, sont en fait des productions cornées de même nature que celles des autres Mammifères -fibres et tubes cornés associés dans une gangue- mais ne comportent pas de cheville osseuse de soutènement.

Ces cornes, si elles tombent accidentellement, repoussent.

SQUELETTE

Tête osseuse

Volumineuse et massive dans sa partie crânienne, très élevée au niveau de la crête nuchale de l'occipital, sans projection de celle-ci vers l'arrière chez les espèces asiatiques (figure n° 3).

Pas de pont fronto-orbitaire, donc fosses orbitales et temporales communiquent. Pas de fusion des processus post-glénoïdal et post-tympanique chez les

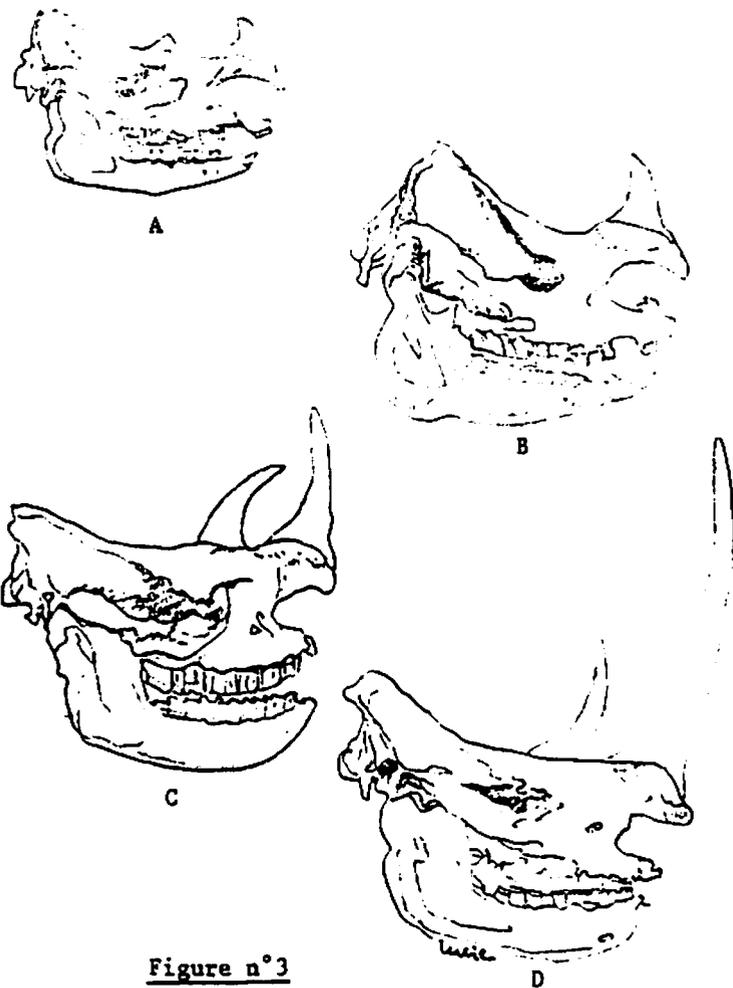


Figure n° 3

Profils des crânes des 4 genres actuels
de *Rhinocerotidae*

- A - *Dicerorhinus sumatrensis*
- B - *Rhinoceros unicornis*
- C - *Diceros bicornis*
- D - *Ceratotherium simum*

espèces africaines, rapprochement par leurs bases de ces processus chez *Dicerorhinus*, fusion en anneau dans le genre *Rhinoceros* pour former un pseudocanal auriculaire externe.

Les os nasaux sont étroits et l'ouverture maxillo-nasale très large.

La mandibule, courte et épaisse et à bord inférieur convexe chez les *Dicerotinae* africains est plus allongée -présence d'incisives inférieures- chez les *Rhinocerotinae*.

Colonne vertébrale

Elle comprend : 7 vertèbres cervicales, épaisses et tubéreuses ; 19 dorsales avec de hautes et fortes apophyses épineuses ; 3 à 4 lombaires ; 4 à 5 sacrées soudées en un sacrum ; 22 à 26 caudales.

Les apophyses épineuses des D₂ et D₃ sont les plus hautes, diminuant vers l'avant jusqu'à C₅ ou C₆, vers l'arrière, graduellement jusqu'à D₁₂.

On compte de 17 à 20 paires de côtes dont 4 à 5 seulement sont sternales.

Membres

Courts, puissamment charpentés ; pas de clavicule. Les métapodes sont au nombre de 3, courts et larges, le doigt III étant plus développé que les deux autres ; 3 séries de 3 phalanges, plus larges dans la main que dans le pied.

Les articulations de la main et du pied, comme chez les tapirs, possèdent un appareillage de ligaments interdigités constitués aux dépens des aponévroses palmaires ou plantaires profondes (Grassé, 1955).

Musculature

Le système musculaire est organisé sur le même plan que chez les *Equidae*. Notons dans l'encolure l'existence d'un long muscle mastoïdo-huméral, dû à l'absence de clavicule, formé par association directe du cléido-mastoïdien et de la portion claviculaire du deltoïde.

Appareil digestif

* Bouche

Les lèvres épaisses sont préhensiles. La lèvre supérieure forme une pointe rappelant la petite trompe des *Tapiridae*, sauf chez le rhinocéros blanc où elle est coupée transversalement.

La formule dentaire est incomplète.

$$i : \frac{1}{1-2} \quad c : \frac{0}{0} \quad pm : \frac{3}{3} \quad m : \frac{3}{3}$$

Soit 28 dents chez *Dicerorhinus* (1 paire d'incisives inférieures) ; et 30 dents chez *Rhinoceros* (2 paires d'incisives inférieures).

La denture de lait est du type :

$$i : \frac{0}{0} ; c : \frac{0}{0} ; pm : \frac{4}{4}$$

Les PMI ne sont pas remplacées dans la dentition définitive.

Les prémolaires augmentent de volume d'avant en arrière et tendent à se molariser. Les molaires sont du type brachyodonte chez *Dicerorhinus*, hypselodonte chez *Rhinoceros unicornis*. Elles sont volumineuses, tétralophodontes par leurs replis d'émail, et recouvertes d'une mince couche de ciment (figure n° 4).

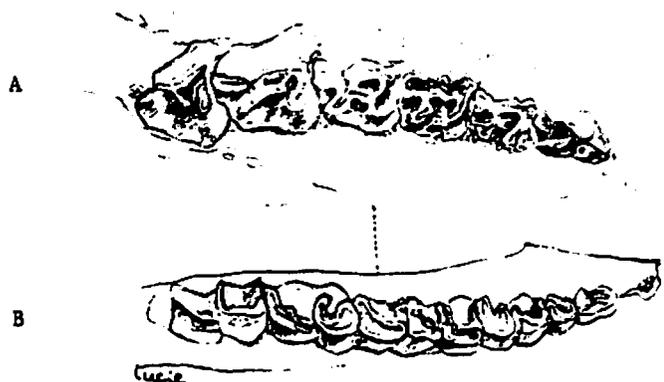


Figure n° 4

Dents jugales de *Rhinoceros unicornis*.

A - Demi-mâchoire supérieure

B - Demi-mâchoire inférieure

droites, vues par la face occlusale.

Chez *Dicerorhinus*, sur les molaires supérieures vues par la face occlusale, on note un protocône avec pli. Pas de crista, ni d'antecrochet. Crochet présent à l'apex du métalophe. Paracône marqué (figure n° 5).

Brachyodontie et présence d'un pli protoconique sont l'indice, chez le rhinocéros de Sumatra, d'un régime de brouteur de feuilles plutôt que de tondeur d'herbe, à l'inverse du rhinocéros de l'Inde chez qui hypsélodontie et parastyle aplati démontrent une adaptation à la prairie (Laurie, 1978). Quant au rhinocéros de Java, c'est aussi un brouteur de feuilles, peut être moins efficace que *sumatrensis*, car son protocône n'est pas plissé.

* Estomac

Chez *Rhinoceros*, incomplètement divisé extérieurement en un cul-de-sac gauche oesophagien et un droit pylorique. A l'intérieur, la ligne suturale délimitant les deux muqueuses ne correspond pas au rétrécissement extérieur ; chez *Dicerorhinus*, l'estomac est de forme plus tubulaire, la grande courbure mesurant 157,5 cm et la petite 15,3 cm (Cave et Aumonier, 1963).

* Intestin

Mesure 7 à 8 fois la longueur totale du corps. Coecum piriforme ; chez *Dicerorhinus*, présence d'une glande à mucus près de la valve iléo-coecale, absente dans les autres genres.

Appareils respiratoire et circulatoire

* Poumons

Soudure des plèvres pariétales et pulmonaires, et disparition de la cavité pleurale, comme chez les

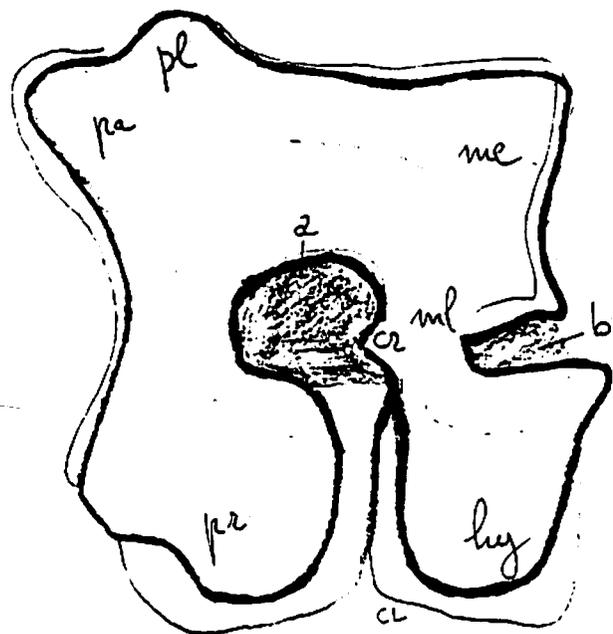


Figure n °5

Dicerorhinus sumatrensis

Vue occlusale de la 2ème molaire
supérieure gauche

pl : parastyle
 pa : paracône
 pr : protocône
 cr : crochet

me : metacône
 ml : metalophe
 hy : hypocône
 a. sinus médian
 b. post sinus

tapirs. Poumons indivis, à l'exception du lobe azygos du poumon droit et des lobes apicaux individualisés par les échancrures cardiaques, comme chez les *Equidae*. Poids du coeur d'une femelle âgée de *Dicerorhinus* : 4,5 kg (Garrot, 1873).

Les ganglions lymphatiques ne présentent pas de cortex et medulla différenciés (Cave et Aumonier, 1962).

Système nerveux

Rappelle celui des *Tapiridae* ; réduction notable du développement de l'encéphale ; les données pondérales sont très rares, mais d'après les comparaisons que l'on peut faire, on doit considérer les *Rhinocerotidae* comme les plus inférieurs des périssodactyles au point de vue cérébral.

Organes des sens

Grande acuité de l'ouïe et de l'odorat ; vision faible de jour ; certainement meilleure la nuit, sinon quant à l'acuité visuelle, du moins en ce qui concerne la sensibilité lumineuse (Grassé, 1955).

ETUDE SPECIFIQUE

Morphologiquement, sur bien des points, *Rhinoceros unicornis* et *R. sondaicus* se ressemblent, mais la diagnose sur le terrain reste possible, grâce aux plis cutanés séparant les plaques tégumentaires.

Quant à *Dicerorhinus sumatrensis*, il ne peut être confondu avec les précédents.

Rhinoceros unicornis (LINNAEUS, 1758)

Fr. : Rhinocéros unicolore de l'Inde.
Angl. : Great Indian One-Horned Rhinoceros
Hindi. : Gaïnda
Nepali. : Gaïda.

Synonymes : *Rhinoceros indicus* (CUVIER, 1817)
Rhinoceros asiaticus (BLUMENBACH, 1830)
Rhinoceros stenocephalus (GRAY, 1867).

Diagnose : Deux plis cutanés passant sur le dos. (figure n° 7).

Dimensions : Hauteur au garrot : 160 - 180 cm
Longueur totale : 300 - 320 cm
Queue : 60 - 70 cm
Diamètre empreinte postérieure : 30 cm. (figure n° 6)

Poids : 1.500 - > 2.000 kg

Longueur moyenne corne nasale : 20 cm.

Record mondial (Assam) : 60 cm.

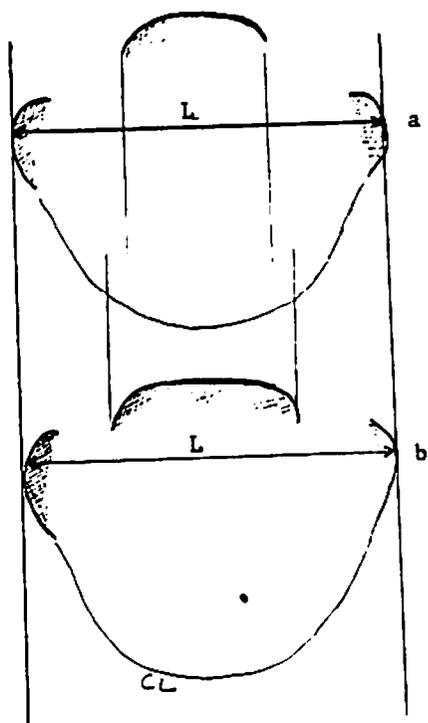


Figure n°6

Empreintes du rhinocéros de Java (a)
et de l'Inde (b) ; Largeur L.

Description :

Corps massif de couleur grisâtre, d'aspect cuirassé, présentant deux plis cutanés passant sur le dos, l'un juste derrière l'épaule, l'autre sur les lombes. Ces plis séparent trois plaques tégumentaires distinctes.

- La plaque antérieure couvre le cou -qui présente des plis très profonds- les épaules et la partie supérieure des membres ;

- La moyenne couvre le tronc, de l'arrière des épaules jusqu'aux lombes ;

- La postérieure l'arrière-main et les cuisses, séparées de la croupe par un pli secondaire transverse passant par la base de la queue (figure n° 7).

Les épaules, la partie inférieure des flancs et les cuisses sont couvertes de tubercules arrondis.

La tête est grosse et assez courte, et elle présente une crête occipitale très élevée, ne dépassant pas vers l'arrière la hauteur de l'arcade zygomatique.

Une seule corne nasale, dont la protubérance est déjà visible chez le nouveau-né, dans les deux sexes.

Les incisives sont au nombre d'une paire à la mâchoire supérieure, de deux paires à la mâchoire inférieure, la 2ème formant des défenses, que l'animal utilise comme des butoirs ; les premières sont généralement absentes chez les individus âgés.

Les trois prémolaires, par demi-mâchoire, sont entièrement molarisées et forment avec les trois molaires une meule continue, de type hypsélodonte.

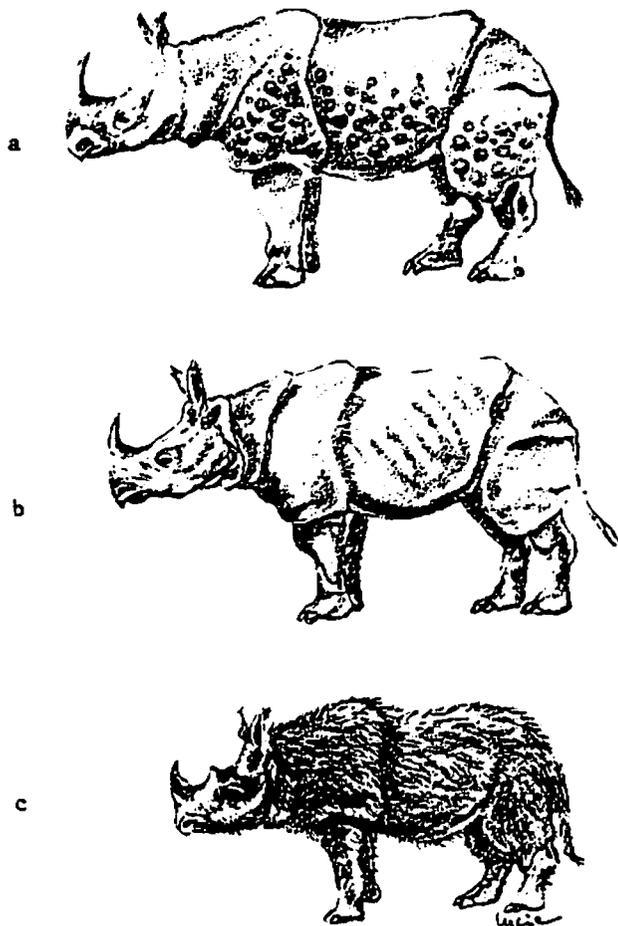


Figure n° 7

Les rhinocéros asiatiques

- a. Rhinocéros unicorne de l'Inde
- b. Rhinocéros unicorne de Java
- c. Rhinocéros de Sumatra.

Rhinoceros sondaicus (DESMAREST, 1822)

Fr. : Rhinocéros de la Sonde ou de Java

Angl. : Lesser One-Horned Rhinoceros
Javan Rhinoceros

Hindi. : Gainda

Thaï. : ๒๕๙

Synonymes : *Rhinoceros inermis* (LESSON, 1840)
Rhinoceros floweri (GRAY, 1867).

Diagnose : Trois plis cutanés passant sur le dos
dont un devant l'épaule (figure n° 7).

Dimensions : Hauteur au garrot : 160 - 180 cm
Longueur totale : 300 - 320 cm
Queue : 70 cm
Diamètre empreinte postérieure : 25-30 cm (figure n° 6)
Poids : 1.500-2.000 kg
Longueur moyenne corne nasale : 15 cm
Record mondial : 27,3 cm

Description :

Ressemble sur bien des points à *Rhinoceros unicornis*. *R. sondaicus* est cependant moins massif, avec une tête beaucoup plus petite et des plis cutanés moins marqués sur l'encolure.

Trois plis cutanés passent sur le dos, l'un devant l'épaule, l'autre juste derrière, le troisième sur les lombes. Ils séparent quatre plaques tégumentaires distinctes (figure n° 7).

La première cervicale, la deuxième scapulaire, la troisième thoraco-abdominale, la quatrième cruro-fessière, avec un pli transverse passant par la base de la queue.

Celle-ci reste visible sur toute sa longueur et n'est pas, comme chez *R. unicornis*, logée dans une dépression périnéale, entre les plaques fessières.

La peau présente une mosaïque d'écaillés polygonales à 6 ou 7 côtés dont le centre est marqué d'un petit creux au fond duquel pousse un petit poil court, raide et brun (Desmarest, 1822).

Une corne nasale unique, relativement courte. La femelle, d'après certains auteurs, en serait dépourvue et ne présenterait qu'une petite protubérance.

Schenkel (1969) conteste cette opinion et précise que tous les rhinocéros adultes qu'il a vu à Udjong Kulon possédaient une corne et "qu'il n'y a pas de raison qu'il n'ait aperçu que des mâles". Remarquons cependant que le sex-ratio, à Udjong Kulon, en 1954, était de deux mâles pour une femelle ; en 1937, on comptait trois mâles pour une femelle (Hoogerwerf, 1938 ; 1955). Fischer rapporte que dans la période 1955-1965, 6 jeunes seulement furent comptés. Si, comme Schenkel semble le penser, le sex-ratio à Udjong Kulon est égal à l'unité, une femelle mettant bas un jeune tous les 4-5 ans, Fischer aurait dû compter au moins 12-16 jeunes dans la décade.

Or, Kurt (1968), a montré que le braconnage des rhinocéros asiatiques est actuellement la cause majeure de mortalité ; et que, par leurs méthodes, les braconniers faisaient payer le plus lourd tribut aux femelles.

Cette digression pour montrer que l'observation de Schenkel n'est pas aussi fondée qu'elle paraît à première vue.

La tête osseuse de *R. sondaicus* présente comme *R. unicornis*, une crête occipitale élevée ne dépassant pas vers l'arrière l'arcade zygomatique.

Même formule dentaire que chez *unicornis*. Les couronnes des dents mâchelières sont moins hautes que chez *sondaicus*, ce qui traduit une moindre adaptation au régime de tondeur d'herbe.

Groves (1967), après étude de 46 têtes osseuses, confirme l'existence de trois sous-espèces :

1/ *R.s. sondaicus* (DESMAREST, 1822)

Diagnose : dents petites, crête occipitale large et basse.

Distribution : Java.

2/ *R.s. floweri* (GRAY, 1867)

Diagnose : dents plus volumineuses, surtout les molaires M3 ; crête occipitale moins large et basse.

Distribution : Sumatra.

3/ *R.s. inermis* (LESSON, 1840)

Diagnose : dents inférieures plus volumineuses que chez *floweri* ; dents supérieures de même taille, sauf M3, plus petite. Crête occipitale plus haute, relativement étroite.

Distribution : Delta du Gange (Sunderbands).

Dicerorhinus sumatrensis (FISCHER, 1814)

Fr. : Rhinocéros de Sumatra
Angl. : Asian Two-Horned Rhinoceros
Sumatran Rhinoceros
Birman. : Kyan, Kyan-Shaw.
Thaï. : 15๖ ๓

Synonyme : *Rhinoceros sumatrensis* (FISCHER, 1814)
Didermocerus sumatrensis (BROOKES, 1828)
Rhinoceros sumatranus (RAFFLES, 1820)
Ceratorhinus niger (GRAY, 1873)

Diagnose : Petite taille, système pileux apparent, un seul pli de peau passant sur le dos, derrière l'épaule. Deux cornes

Dimensions : Hauteur au garrot : 100 - 140 cm
Longueur totale : 240 - 260 cm
Queue : 65 cm
Diamètre empreinte postérieure : 19 - 23 cm
Poids : 900-1000 kg
Longueur moyenne
 . corne nasale : 15 - 25 cm
 . corne frontale : 5 - 10 cm

Description :

Le plus petit des rhinocéros, sous bien des rapports, c'est aussi le plus primitif (Hooijer, 1946 ; Colbert, 1942). L'épiderme est nettement moins épais que chez les autres espèces, et, particulièrement chez le jeune, couvert d'un revêtement de longs poils bruns, qui disparaît chez l'adulte pour faire place à des poils courts et clairsemés. Les plis de l'encolure sont peu prononcés.

· Un seul pli passe sur le dos, derrière l'épaule.

La tête présente deux cornes, l'une nasale, l'autre frontale. La crête nuchale de l'occipital est située bien en arrière de l'arcade zygomatique, et la mâchoire inférieure, contrairement au genre *Rhinoceros* qui compte deux paires d'incisives, n'en porte qu'une seule, plus ou moins développée en défenses.

Les dents mâchelières sont en nombre égal à celui mentionné pour *Rhinoceros sondaicus*. La différence porte sur la dentition de lait. Alors que chez *sumatrensis* la chute des premières prémolaires de lait intervient bien

avant l'âge adulte, elles demeurent, du moins pour la paire supérieure, jusqu'à l'âge adulte chez *sondaicus*. Les PMI ne sont pas remplacées.

Le *processus postglenoidalis* de la fosse glénoïde n'est pas fusionné ventralement avec le *processus post-tympanicus* pour former un faux canal auditif externe, comme chez *sondaicus*.

Les lobes érectiles du corps caverneux sont attachés à la base du pénis uniquement (Cave, 1964).

Groves (1967) après étude de 49 têtes osseuses, propose trois sous-espèces :

1/ *D.s. sumatrensis* (FISCHER, 1814)

Diagnose : Grande taille ; dents moyennes ; crête nuchale étroite et basse.

Distribution : Sumatra et Malaisie.

2/ *D.s. harrissoni* (GROVES, 1965)

Diagnose : Petite taille ; dents petites ; crête nuchale étroite mais haute et inclinée vers l'avant.

Distribution : Bornéo.

3/ *D.s. lasiotis* (BUCKLAND, 1872)

Diagnose : Grande taille ; dents très longues ; crête nuchale large et haute.

Distribution : Birmanie du Nord, Assam, Bangla-Desh (Chittagong).

Du point de vue de la répartition géographique et du statut des populations actuelles, la première constatation est consternante. Depuis moins d'un siècle, les rhinocéros asiatiques, dont les aires de répartition couvrent des surfaces considérables du sous-continent, ne se rencontrent plus que ponctuellement, et dans des réserves naturelles plus ou moins bien protégées; et nombre de petites populations non viables sont appelées à disparaître dans un proche avenir.

Rhinocéros de l'Inde

Inde et Népal. En Inde, on le rencontre dans la vallée du Brahmapoutre (Assam), ainsi que dans deux petites réserves au Bengale; au Népal, il se limite exclusivement au Parc National de Chitawan, dans le Terai (Figures n°8 et 9).

Au 15^{ème} siècle, sa distribution dessinait un vaste croissant, de l'Indus au Brahmapoutre, dans le nord du sous-continent indien. Aujourd'hui, on ne le rencontre plus qu'en de rares zones protégées, dont deux seulement comptent des populations viables. La population totale se situe entre 1.000 et 1.100 individus (Laurie, 1978). Le tableau I donne les estimations des populations locales.

Si l'on constate un accroissement régulier des effectifs à Chitawan (Nepal) et à Karizanga (Assam), c'est l'inverse qui se produit dans les petites populations du Bengale.

Rhinocéros de Java

A l'origine, se rencontrait dans un espace englobant l'Assam et le Bangla-Desh à l'Ouest, la Chine au Nord (Yunnan), Sumatra et Java à l'Est, à l'exclusion de Bornéo. Existe aujourd'hui dans la réserve naturelle d'Ujung kulon à Java, à la pointe Ouest de Java, où

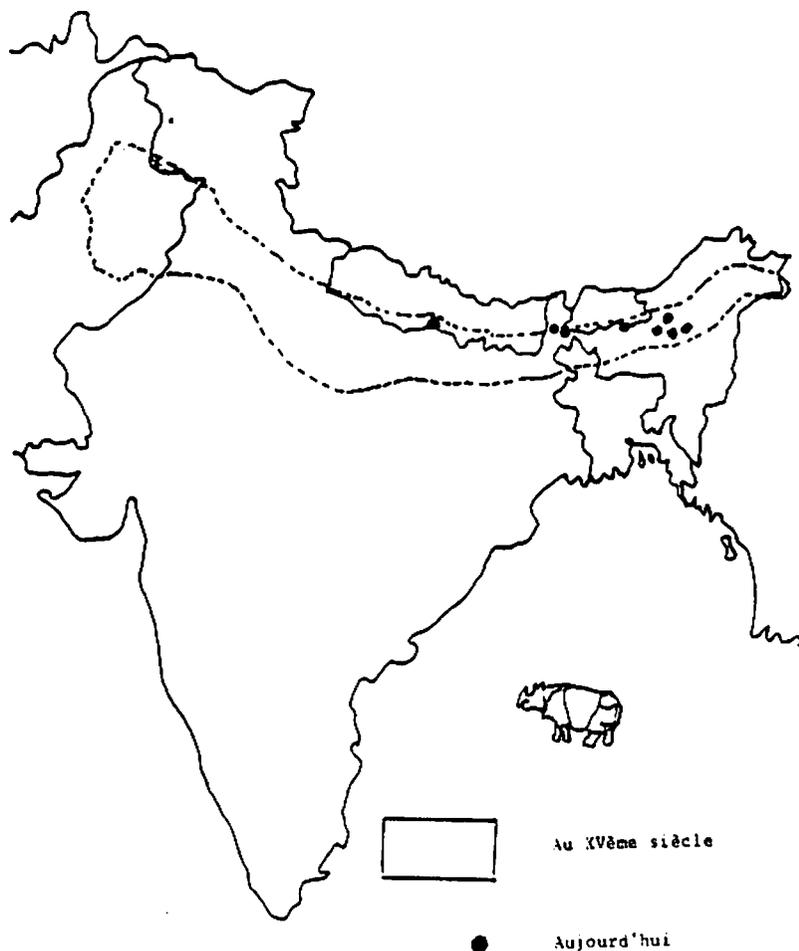


Figure n° 9

Distribution géographique ancienne et récente de *Rhinoceros unicornis*

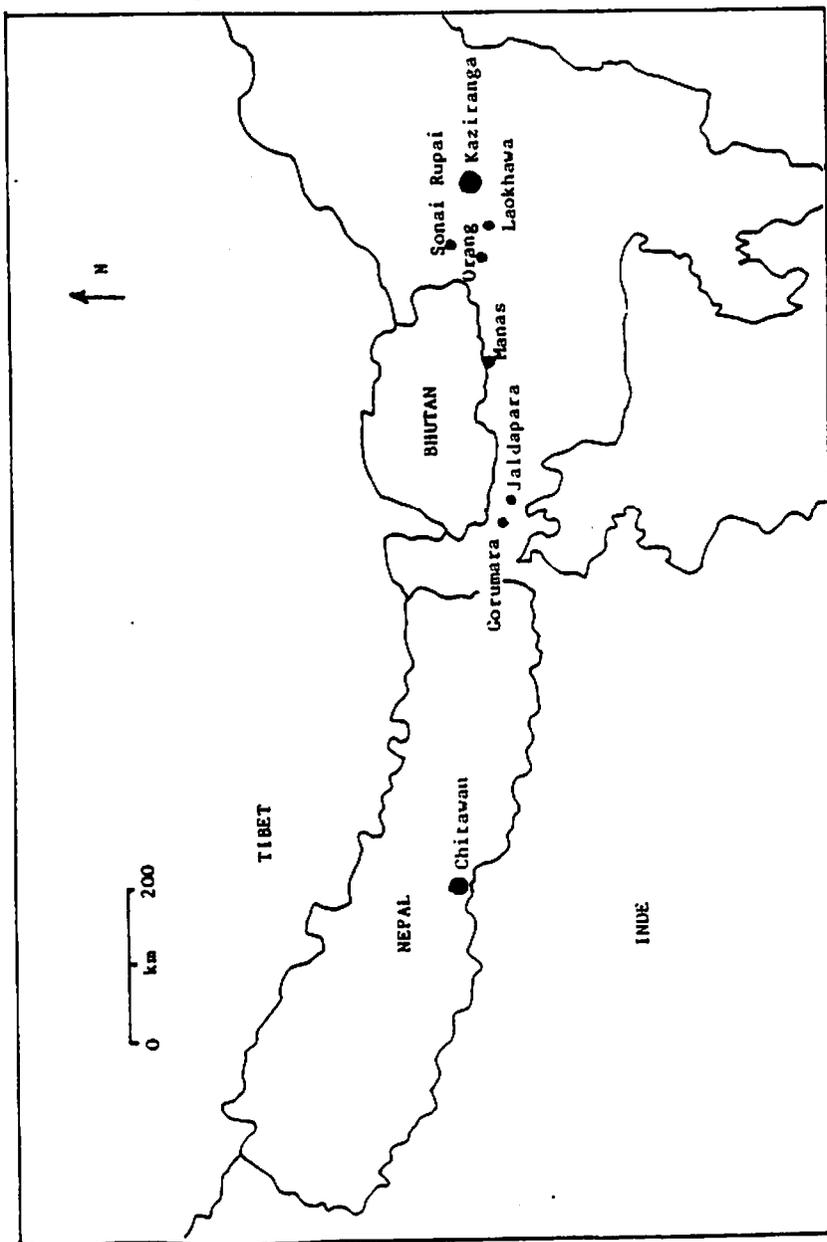


Figure n° 9 : Réserves naturelles et parcs nationaux comptant les dernières populations de *Rhinoceros unicornis*

TABLEAU I
Estimation des populations de
R. unicornis

<u>Zone protégée</u>	<u>Nombre estimé de rhinocéros de l'Inde</u>
<u>Népal</u>	
Chitawan	270-310
<u>Bengale</u>	
Jaldapara	30-40
Gorumara	5
<u>Assam</u>	
Kaziranga	600
Laokhawa	40
Manas	40
Orang	25-30
Sonai Rupai	15
Autres	25
Total	1050-1105

50 animaux environ furent comptés par Schenkel en 1975 (figure n° 10). Plusieurs auteurs le signalent à Sumatra, dans la réserve du Gunung Leuser (Kurt, 1968) -ce qui n'a pas été confirmé par la suite- en Birmanie dans le Tenasserim (Milton et Estes, 1963), en Thaïlande -province de Kanchanaburi et de Trang (Lekagul, comm. pers.)- au Laos -province d'Attopen- et au Cambodge -province de Stoeng Treng (Neese, 1975)(Figure n° 11).

A Udjung Kulon, Schenkel en 1967-68 dénombrait 24 individus et en 1975, 45 à 55 ; Hoogerwerf (1970) estima qu'entre 1937 et 1957 le nombre total n'a pas dépassé 35 individus. On peut donc croire que la population de cette réserve semble en voie d'accroissement.

Je ne reviendrai que rapidement sur le problème du sex-ratio à Udjung Kulon, soulevé déjà antérieurement. Hoogerwerf considère, avec Groves (1966) et quelques autres, que la femelle ne possède pas de corne mais seulement une bosse nasale de quelques centimètres au plus ; ce qui signifie que les animaux généralement aperçus par les observateurs des dernières décades et décrits comme porteurs de corne seraient des mâles, à l'exception de rares individus non porteurs qui seraient des femelles, et non pas des immatures, comme le croit Schenkel (1968).

Si Hoogerwerf a raison contre Schenkel, alors la proportion des mâles dans la population d'Udjung Kulon est telle que je ne vois pas comment expliquer une augmentation des effectifs de 25 unités pour la période 1968-1975, compte tenu du raisonnement déjà fait antérieurement à propos de la corne de *sondaicus* dans le paragraphe sur la morphologie de l'espèce. Une recherche plus poussée sur cette population est nécessaire pour aboutir à une conclusion définitive.

Rhinocéros de Sumatra

Même répartition géographique que le rhinocéros de Java, à ceci près qu'il faut y adjoindre Bornéo et



Figure n° 10

Carte de la Réserve d'Udjung Kulon, a Java, indiquant les zones de plus forte fréquentation de *Rhinoceros sondaicus*

-40-

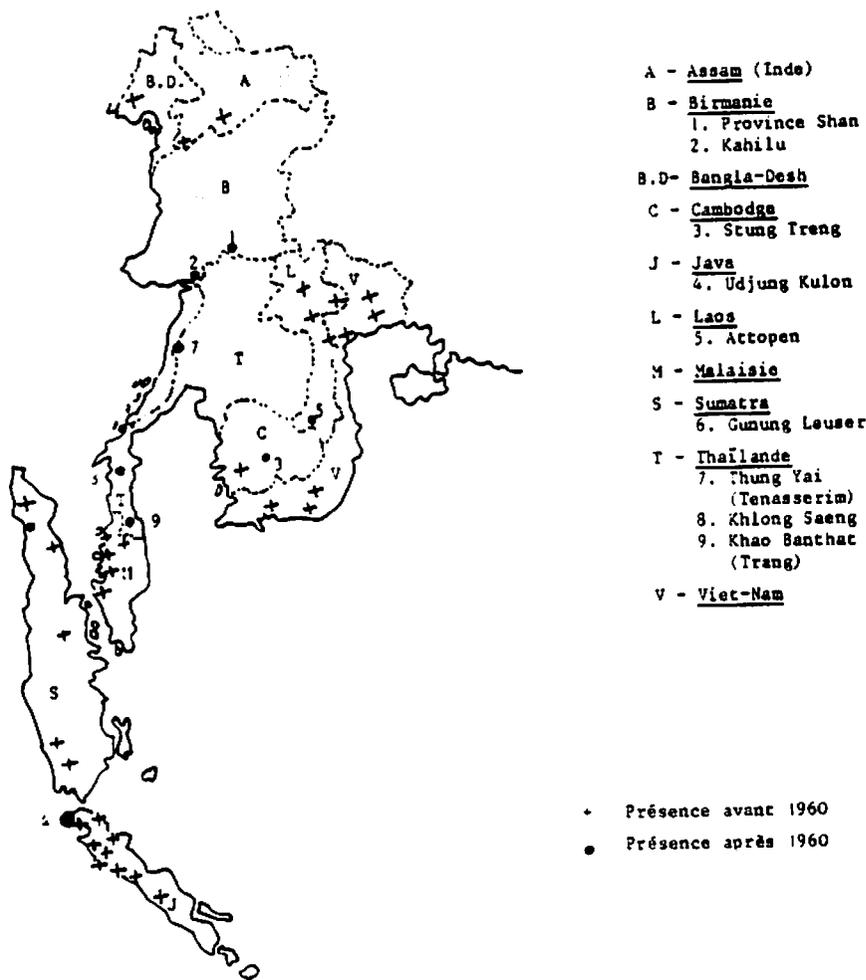


Figure n° 11

Distribution ancienne et récente de
 Rhinoceros sondaicus

en exclure Java. De nos jours, quelques populations très clairsemées et sans relation entre elles subsistent sur l'ensemble de cette ancienne aire de distribution (figure n° 12).

Pour la sous-espèce *Dicerorhinus sumatrensis lasiotis*, présente en Asie continentale -péninsule malaise exceptée- U Tun Yin estime la population birmane à 20-25 individus -Tenasserim, Chindwin (Kyathur), Arakan- ; Lekagul (1977) donne 10 individus pour la Thaïlande - Chantaburi (Kao Soi Dao), Chaiyaphum (Phu Kheo), Tenasserim et Kanchanaburi (Thung Yai) et Trang (Khao Luang).

Aucune estimation récente n'est disponible pour le Laos, le Cambodge et le Vietnam.

En ce qui concerne la sous-espèce *D. s. sumatrensis*, Hislop (1968) compte 30 individus pour la Malaisie péninsulaire -Taman Nagara, Sungei Dusun, Krau et Sungei Bernam- ; Borner (1975) et Kurt (1970 ; 1972) comptent 30-50 individus pour Sumatra -Leuser, Lang kat et Semara Selantan.

La sous-espèce *D. s. harrissoni* n'est représentée qu'à Bornéo. Ma seule référence, De Silva (1973), établit à la demi douzaine le nombre de ces rhinocéros à Sabah.

La population mondiale, toutes sous-espèces confondues, serait de 100 à 200 individus.

L'écologie et l'éthologie des rhinocéros asiatiques sont mal connues. J'ai résumé les informations disponibles dans le tableau II où les chiffres donnés font référence, généralement, à des travaux récents.

Du point de vue des préférences alimentaires, l'identification des espèces pâturées le plus volontiers par les rhinocéros n'a été faite que pour *R. sondaicus* (Hoogerwerf, 1970 ; Schenkel, 1969) et *R. unicornis* (Laurie, 1978). Le tableau III résume les résultats obtenus pour ces deux espèces.

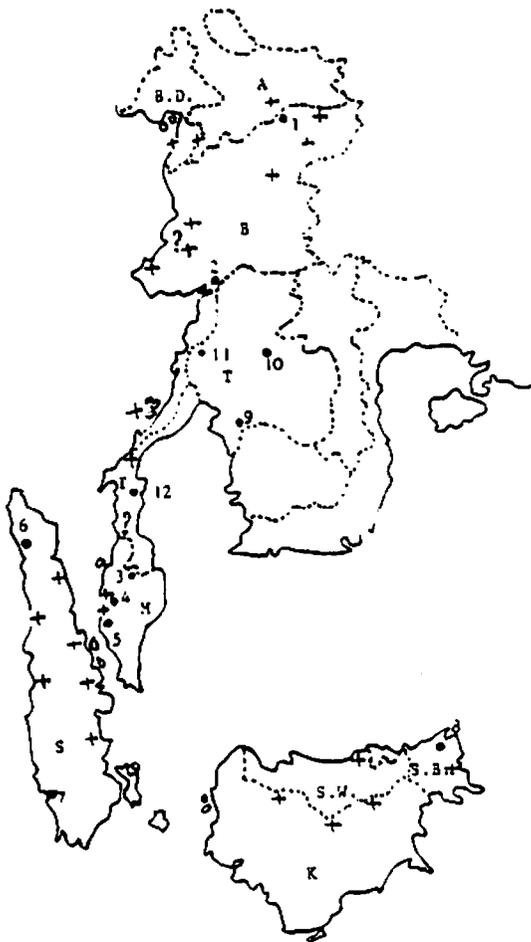


Figure n° 12
Distribution ancienne et récente de
Dicerorhinus sumatrensis

- A - Assam (Inde)
- B.D- Bangla-Desh
- B - Birmanie
 1. Chindwin
 2. Kahilu (Tonasserim) Arakan ?
- K - Kalimantan
- M - Malaisie
 3. Krau
 4. Taman Nagara
 5. Sungai Bernam
- S - Sumatra
 6. Leuser
 7. Semara Selantan
- S.B- Sabah
 8. Mont Kinabalu
- S.W- Sarawak
- T - Thaïlande
 9. Kao Soi Dao
 10. Phu Khao
 11. Thung Yai
 12. Khao Luang

- * Présence avant 1960
- Présence après 1960

TABLÉAU II : QUELQUES PARAMÈTRES SOCIO-ÉCOLOGIQUES COMPARATIFS

	Minoceros de Sumatra <i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	Minoceros de Java <i>Rhinoceros sondaicus</i>	Minoceros indien <i>Rhinoceros unicornis</i>
Biotope et préférences écologiques	Forêt sempervergente hygrophile primaire et secondaire jusqu'à 2.000 m d'altitude. Gaves, Bornes, Stackland, Van Statten.	Aujourd'hui forêt sempervergente hygrophile. Autrefois plaines alluviales. Gaves, Sudj, Schenkef, Peacoch.	Plaines alluviales inondées marécageuses et forêt-galerie. Laukie.
Préférences alimentaires.	Bulivours, feuilles, ramilles, arbustes, fruits, bourgeons. Bornes, Hubback, Stackland, Van Statten.	Comme <i>sumatrensis</i> ; en plus : graminées, bambous. Sudj, Schenkef, Hougweneg, Haze-wankel.	Strats herbacées, arbustes, feuillus, plantes aquatiques. Laukie.
Indicateur vital (km2)	30 Gaves ; 10 Stackland.	Reduit, Haze-wankel.	2-10, Laukie.
Sex-ratio (adultes) à % de pourcentage du total.		50% Schenkef 70% Hougweneg à à Udjung Kafon	43-48% Laukie 50% au Hgpal à à Kazéwanga
Groupement social. 2 d'observation au groupe : 2 individus.		Masse. Schenkef, Hougweneg.	5,2. Laukie.
Marquage	Jets d'urine, bains de boue et signes de frottage. Piles de fèces très rares. Bornes, Hubback, Stackland.	Jets d'urine. Bains de boue et frottage. Piles de fèces rares. Piétinement des fèces rare. Sudj, Schenkef, Hougweneg, Cave.	Comme pour <i>sumatrensis</i> . Piles de fèces plus fréquentes. Laukie.
Vocalisations	Grande variété, mais description confuse. Sons allant du grave à l'aigu. Haze-wankel, Hubback, Van Statten, Thom, Antoutis.	Environ 9 vocalisations identifiées, proches de celle de <i>sumatrensis</i> . Hougweneg.	10 vocalisations distinctes généralement de grande intensité, mais pour apprécier les distances individuelles. Laukie.
Comportements de parade.	Combats (d'attente ?) mais assez rare. Bornes.	Combats (d'attente ?). Schenkef, Hougweneg.	Combats intenses et longues pour-suites. Laukie, Gce, Sedy.
Stratégie d'accouplement des mâles			Mâles reproducteurs territoriaux mais territoires mal définis > 3-4 km2. Laukie.
Gestation (durée en jours)	212-240 Santcell, Anderson		462-488 (moyenne 478 ± 7, n = 27). Lang, Tung, Surchna.

TABLEAU III
LISTE DES PRINCIPALES ESPECES VEGETALES
SELECTIONNEES PAR R. UNICORNIS (CHITAWAN - NEPAL)
ET R. SONDAICUS (UDJUNG KULON - JAVA)

<u>CATEGORIES ET ESPECES VEGETALES</u> <u>LES PLUS RECHERCHEES</u>	<u>R. UNICORNIS</u>	<u>R. SONDAICUS</u>
Strate herbacée basse		
<i>Cynodon dactylon</i>	++	
<i>Paspalidium flavidum</i>	-	
<i>Setaria pallide-fusca</i>	-	
Strate herbacée haute		
<i>Saccharum spontaneum</i>	+++	
<i>S. munja</i>	++	
<i>Narenga porphyrocoma</i>	++	
Fougères, lianes, épiphytes		
<i>Derris chyorsiflora</i>		+
<i>Cyperus digitatus</i>		+
<i>C. pilosus</i>		+
<i>Embelia ribes</i>		+
Arbustes		
<i>Callicarpa macrophylla</i>	+	+
<i>Acchasma coccinium</i>		++
<i>Desmodium umbellatum</i>		++
<i>Lees indica</i>		+++
<i>Glochidion rubrum</i>		++
<i>Ficus callosa</i>		++
<i>F. septica</i>		++
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	
Arbres		
<i>Trewia nudiflora</i>	+	
<i>Litsea</i>	+	+
<i>Premna</i>	+	+
<i>Pterospermum javanicum</i>		++
<i>Dillenia</i>		+
<i>Bombax mallabaricum</i>		+

D'après Schenkel (1969) et Laurie (1978).

**IMMOBILISATION ET CAPTURE
DE RHINOCEROS UNICORNIS**

Les techniques d'immobilisation et de transport des rhinocéros africains ont été développées pendant les deux dernières décades. Cependant, en Asie, et notamment dans le sous-continent indien, la diversité des biotopes et la pénurie en moyens matériels mis à disposition limitent l'application des techniques mises au point en Afrique.

Les rhinocéros asiatiques sont devenus très rares, les occasions de capture sont exceptionnelles, et l'expérience acquise est négligeable en comparaison des travaux réalisés en Afrique dans ce domaine.

L'expérience que je présente complémente une information limitée et introduit une méthode utilisée avec succès pour capturer huit rhinocéros de l'Inde, et les acclimater à la captivité.

Le terrain d'opération -le Parc National de Chitawan- se situe au Népal, dans la zone forestière sub-tropicale du Terai, à proximité de la frontière indienne. La végétation se compose essentiellement de forêt climax, le sâil -*Shorea robusta*- qui est la formation prédominante dans la partie septentrionale et sur les collines ; et de forêt -galerie humide tantôt caducifoliée - de type *Eugenia* ou *Bombax* à strate inférieure arbustive, avec peu d'herbe sauf dans les clairières -tantôt supervirente- avec un profil plus élevé et une strate inférieure très fournie

notamment en épiphytes comptant des figuiers étrangleurs ; enfin en savane herbacée haute -associations *Saccharum-Narenga*, *Arundo-Phragmites* et *Imperata*-ou basse à graminées diverses, le long des cours d'eau, dans les clairières ou sur les lisières de la forêt. Ces dernières formations -forêt-galerie et savane herbacée, occupent environ 30% de la surface du parc (544 km²) et constituent les biotopes du rhinocéros indien.

Laurie (1978) estime la population de rhinocéros à trois cents individus environ, avec un taux d'accroissement de 2-6% par an.

Pour capturer les animaux, une seule immobilisation par individu fut nécessaire. En fait le projet était de capturer, pour des collections zoologiques étrangères qui en avaient fait la demande au gouvernement népalais, six jeunes de moins d'un an. Pour cela, mis à part ces six jeunes, nous avons dû immobiliser deux femelles adultes, les rhinocéros n° 2 et 3, mères respectives des jeunes n° 4 et 5, que nous n'avons pu séparer de celles-ci (Tableau IV).

En effet, la tactique choisie consistait à encercler le futur captif à l'aide d'éléphants montés par leurs mahouts et nous mêmes. Quatre éléphants avaient été utilisés pour l'immobilisation d'un mâle adulte en 1979, ce qui n'était qu'un galop d'essai.

Nous utiliserons, en 1980 jusqu'à vingt éléphants de bât (photo n° 1) pour séparer le jeune de sa mère, puis encercler ce dernier pendant que d'autres éléphants font un "mur" entre la femelle -qui ne s'éloigne jamais beaucoup- et son jeune.

Une fois l'animal couché, tout le monde -mahouts mis à part- met pied à terre, sous la protection du

TABLEAU IV : DOSSIER ET ACTION DES ANESTHÉSIFIQUES UTILISÉS POUR LA CAPTURE DE RHINOCÉROS UNICORNIS AU NEPAL 1979-1980

Rhinocéros n°	Date de capture	Sexe	Classe d'âge	Poids approx. (kg)	Dosage (mg) Etorphine/Acepromazine	Temps d'induction (mn)	Dosage	Antidote lieu inj.	Temps de récupération (mn : sec)
1	28 Mars 79	M	adulte		1,2 mg/10 mg	14	3 mg	I.V.	1 : 40
2	26 Mars 80	F	adulte		1,5 mg/-----	15	4 mg	I.M.	20 : 00
3	-	F	adulte		2 mg / 10 mg	10	4 mg	I.M.	10 : 00
4	-	M	< 1 an	80-100	-----/50 mg	---	---	---	---
5	-	F	< 1 an	300-500	1ère dose : 0,5 mg/ 5 mg 2è à 3e dose 0,5 mg/-----	5	2 mg	I.V.	1 : 00
6	29 Mars 80	F	< 1 an	300-500	1 mg / 5 mg	4	1 mg	I.V.	6 : 30
7	1er Avril 80	M	< 1 an	600-800	1 mg / 10 mg	14	3 mg	I.V.	1 : 00
8	19 Avril 80	F	< 1 an	150-300	capture à la main	---	---	---	---
	12 Mars 80	F	< 1 an	300-500	1 mg / 10 mg	5	2 mg	I.V.	1 : 45



cercle d'éléphants et le jeune immobilisé est entravé dans un filet de cordages puis placé sur un brancard de grosses branches entrelacées, fabriqué sur place. Le cordon d'éléphants se met alors en route pour accompagner et protéger le groupe de porteurs jusqu'au véhicule tout terrain, parfois à plusieurs centaines de mètres de là (photo n° 2).

Souvent, se voyant encerclés, les rhinocéros se cachent dans les hautes herbes ou les lisières de la forêt, et deux ou trois éléphants doivent s'approcher pour détourner leur attention, tandis qu'un autre se glisse pour s'approcher à distance de tir (environ 15 mètres).

Dans le cas des jeunes n° 4 et 5 (tableau IV) qu'il fut impossible d'isoler, il fallut flécher d'abord les mères, les jeunes demeurant obstinément auprès d'elles. Le jeune n° 4, pris contre sa mère étendue, reçut une injection de 50 mg d'acépromazine et se mit en marche tout seul, dans le sillage d'un éléphant (effet de confusion avec la mère), entouré et poussé par les aides. Il accomplit ainsi les 5 km le séparant du camp. Le numéro 7, entraîné loin de la mère, était si bien caché dans les herbes qu'il fallut le débusquer et le prendre au filet, à la main, le fléchage s'avérant trop incertain.

Les animaux, après transport à dos d'homme, furent arrimés sur la plate-forme d'une land rover châssis long, couverte de litière épaisse.

Aucun effet secondaire ne résulta du décubitus latéral, qui dura en moyenne de une à deux heures pour chaque jeune, temps du transport jusqu'au campement.

L'hyperthermie fut contre balancée par des douches régulières sur tout le corps, tant pour chaque jeune que pour les mères pendant leur temps d'immobilisation (une demi heure pour chacune environ). Un éléphant de bât était affecté au transport des outres de la réserve d'eau.



Les captifs furent transférés dans des fosses circulaires et ombragées de 4 m de diamètre et 2,5 mètres de profondeur. Les assauts contre les parois et les tentatives d'escalade durèrent seulement quelques heures, et le lendemain les rhinocéros acceptaient déjà du fourrage et prenaient du lait à la bouteille.

Un jeune défonça une paroi et s'échappa en grim pant sur les éboulis. Il fut recapturé par la suite. On installa des planches pour renforcer les parois.

Les jeunes s'apprivoisèrent en une période de deux à sept jours et permirent à leurs soigneurs de les nourrir à la main, de les bouchonner et même de les chevaucher sans danger.

Le tableau IV donne les différents dosages d'étorphine, d'acépromazine et de dipremorphine (antido-
te) utilisés.

Le fusil était un cap-chur gun Palmer, calibre 22.

Tous les jeunes capturés furent estimés avoir moins d'un an d'âge, tant par appréciation de la taille (hauteur au garrot) que par estimation du poids lors du transport.

Le temps d'induction représente le temps écoulé entre le fléchage et le décubitus de l'animal, ou bien une complète immobilité si la position verticale est conser-
vée.

Parmi les trois adultes, immobilisés avec des doses de 1,2 à 2 mg d'étorphine, un seul n'a pas reçu d'acépromazine en complément. Les temps d'induction varient de 10 à 15 mn.

Jones (1979), note que Rhinocéros unicornis, en captivité, nécessite des dosages d'étorphine et d'acépromazine supérieurs à ceux préconisés pour les espèces africaines. Cependant nos dosages s'inscrivent dans la fourchette préconisée par Jones pour les rhinocéros africains en captivité.

Trois jeunes furent immobilisés en 4 à 6 mn, aux doses de 1 mg d'étorphine et de 5 à 10 mg d'acépromazine. Le numéro 5 n'a pas répondu à une injection de 0,5 mg d'étorphine, mais a cédé à deux injections successives de la même dose.

Par la suite, nous avons injecté aux jeunes une dose de 1 mg d'étorphine d'emblée, sans avoir besoin d'y revenir.

Après administration intraveineuse de l'antidote, le retour à la normale est considéré comme satisfaisant, à la reprise de la station verticale. Le relevé et la reprise de la marche ont pris de 1 à 6 mn selon les cas, sur le terrain pour les femelles adultes, dans les enclos pour les jeunes. A deux reprises, les femelles adultes se retrouvèrent debout avant administration de l'antidote. Néanmoins, par précaution, elles reçurent l'antidote par fléchage, en intramusculaire ; elles commencèrent à se déplacer lentement 10 à 20 mn plus tard.

QUELQUES CONSIDERATIONS THEORIQUES
SUR L'EVOLUTION DES ONGULES EN GENERAL ET
DES RHINOCEROTIDES EN PARTICULIER

M.E. Wood (1941) a écrit à propos des derniers rhinocéros survivants "qu'au lieu de nous lamenter sur leur extinction proche, nous devrions plutôt reconnaître notre chance ; alors qu'ils pouvaient tout aussi bien s'éteindre dans le passé préhistorique, ils demeurèrent pour nous aider à interpréter un groupe essentiellement fossile".

J'ajouterai qu'au delà de l'anatomie comparée des formes éteintes, l'éco-éthologie des survivants nous donne des éléments de réponse à un certain nombre de questions.

Référence sera faite, dans l'exposé qui suit, aux résultats des travaux paléontologiques de Matthew (1931), Colbert (1969), Simpson (1945), Hooijer (1968), Wood (1941, 1949), Lavocat (1955), Thenius et Hofer (1960), Orlov (1962), Romer (1966), Kurten (1968), Elredge (1980) ; des études éco-éthologiques de Geist (1966, 1971), Schaller (1967), Schenkel (1969), Owen-Smith (1973, 1977), Hoogerwerf (1970), Borner (1975), Laurie (1978).

On assiste, au cours de l'évolution des espèces, à ce qu'il est devenu maintenant d'appeler des phénomènes de convergence. La littérature phylogénétique en faisait des types ; c'est sous ce terme que les paléontologistes du siècle dernier désignaient les principales formes de vie. Mais, depuis les constructions

purement métaphysiques des morphologistes idéalistes qui parlaient d'archétypes, les systématiciens n'utilisent plus le terme "type" qu'avec circonspection, si même ils l'utilisent, et dans le sens strictement descriptif des caractéristiques d'un taxon donné.

Les phénomènes de convergence sont prévisibles. Sans parler, pour rester dans notre sujet, des convergences "Tigre" ou "Loup", qui se répètent à de nombreuses reprises, le thème évolutif -j'utilise par commodité un langage d'inspiration finaliste- "Cheval" se manifeste au moins deux fois chez les périssodactyles : une fois dans la lignée des équidés proprement dits, une autre, en moins parfait, chez les *Hyracodontidae*, rhinocéros coureurs de l'Eocène-Oligocène ; et une fois encore, dans un phylum sans rapport avec les périssodactyles, les litopternes sud-américains de la famille des *Proterotheriidae*.

Chez les périssodactyles similairement, la convergence "Hippopotame" se retrouve, à ma connaissance, au moins quatre fois : chez les suiformes proprement dits, *Cebochoeridae* et *Anthracotheriidae* ; chez les *Moeritheriidae*, pré-proboscidiens de l'Eocène-Oligocène d'Egypte ; chez les *Amynodontidae*, de l'Oligocène américain et asiatique ; enfin, bien que ce soit contesté par Thénius, peut être chez les *Teleoceras* du Miocène américain, avec leur tronc cylindrique et leurs pattes hippopotamides.

Quant enfin à la convergence "Rhinocéros", elle apparaît aussi au moins quatre fois : chez les rhinocéros sensu stricto, les embrithopodes (genre *Arsinoitherium*, Oligocène d'Egypte), les *Dinocerata* de Mongolie et d'Amérique et les *Toxodonta* sud-américains (Oligo-Pléistocène). On peut même ajouter que les ceratopsiens, dinosaures tardifs, pourraient faire aussi d'assez bons rhinocéros !

Pourquoi ces convergences ?

La réponse semble être que l'exploitation optimum d'une niche écologique donnée requiert un "outillage" similaire -j'englobe par ce terme les caractères adaptatifs biologiques ainsi qu'éthologiques, les comportements- d'où la convergence de formes multiples vers un nombre relativement restreint de "types", au sens des anciens morphologistes.

Pourquoi chez les ongulés en général, et les rhinocéros en particulier, la phylogénèse met-elle en évidence d'une part des lignées relativement statiques et primitives, généralement tropicales, douées d'une grande longévité -c'est parmi elles que l'on trouve les "fossiles vivants"- ; d'autre part des formes "modernes", évoluées, adaptées à des niches bien définies, généralement nordiques, et de faible longévité puisqu'elles se sont le plus souvent éteintes précocement, au Pléistocène supérieur ou à l'Holocène ?

Je ferai appel, pour répondre, à des considérations zoogéographiques, bio-énergétiques et éthologiques.

Considérations zoogéographiques

Dans l'hémisphère Nord, où de vastes étendues furent couvertes par les grandes glaciations au Pléistocène, on rencontre des ongulés fossiles d'apparition récente d'un point de vue taxonomique, phanères développés, et souvent démesurés.

Dans la zone tropicale, au contraire, les formes sont relativement primitives, et d'apparition ancienne.

Cette opposition reste vraie pour de nombreux phyla comme les moutons, les chèvres, les éléphants, les cervidés, les rhinocéros.

Chez ces derniers, le genre *Dicerorhinus* dont l'actuel rhinocéros de Sumatra est le dernier représentant, n'a pas beaucoup changé en ce qui concerne la taille, le squelette, la dentition, par rapport à son ancêtre du Pliocène -*Dicerorhinus tagicus* en Europe- brouteur de feuilles brachyodonte, habitant la forêt qui s'étendait alors de l'Europe occidentale au Nord de l'Inde.

Un auteur comme Groves (1967) distingue deux lignées de *Dicerorhininae*, l'une aboutissant à des formes tropicales demeurées assez primitives, comme *Dicerorhinus sumatrensis*, l'autre à des formes boréales évoluées dont l'ultime représentant est, au Pléistocène supérieur *Ceolodonta antiquitatis*, le grand rhinocéros laineux eurasiatique, qui s'est prolongé jusqu'à la préhistoire (Tableau V). Cette espèce de grande taille se caractérise par son adaptation au régime de "tondeur de graminées" : crâne allongé, hypsodontie des molaires très accentuée. Elle présente aussi, comme la plupart des grands ongulés du Pléistocène taxonomiquement récents, des organes de défense importants, sous la forme de cornes naso-frontales très développées.

Il en est de même des grands *Elasmotheriinae* du Miocène-Pléistocène, qui présentent eux aussi une hyperadaptation à la vie steppique -l'hypsodontie des molaires surpasse même celle des chevaux- et au développement d'une corne frontale gigantesque (Figure n° 13).

Donc, alors que les *Dicerorhininae* d'Asie tropicale restent généralement proches du type primitif et font preuve d'une belle longévité, leurs représentants dans l'hémisphère Nord évoluent et se spécialisent; puis s'éteignent sans exception.

Sous les tropiques, et plus précisément en Asie tropicale, les glaciations pléistocène se répercutent sur le niveau de la mer qui pouvait être

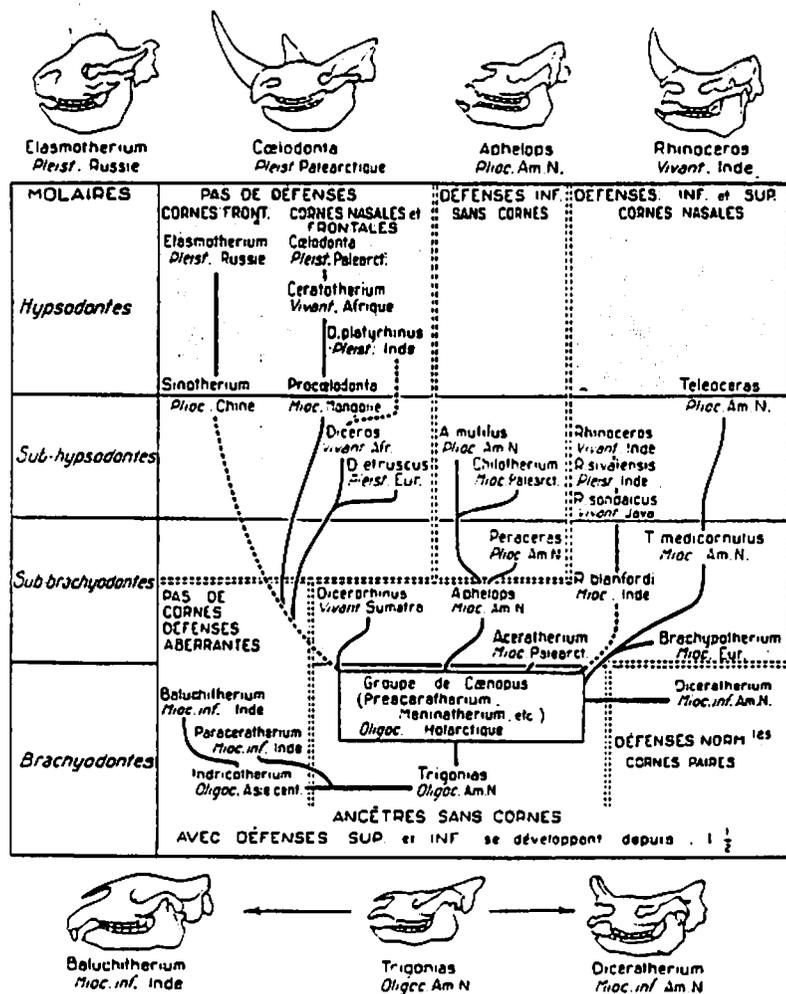


TABLEAU V

Relations entre les divers types de Rhinocerotidae (d'après Matthew)

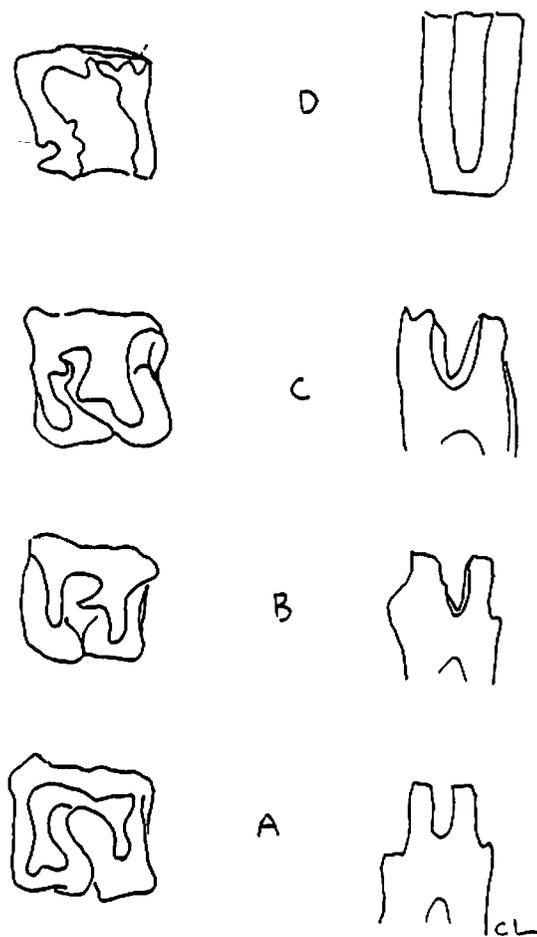


Figure n° 13

Evolution des olaires du type brachyodonte : à gauche, surfaces triturantes, au type hypsodont : à droite, coupes vert
fossiles : A, *Ace-* ales des couronnes de Périssodactyles
C. *Rhinoceros* herium ; B, *Rhinoceros parhygnathus* ;
D, *Elasmotherium* tiquitatis ;

inférieur de deux cents mètres à son niveau actuel. Lors des récessions glaciaires, le niveau au contraire pouvait dépasser de trois à huit mètres celui d'aujourd'hui (Figure n°14).

De même, Gates (1976) montre que les températures du Pléistocène supérieur, il y a vingt mille ans, étaient plus basses qu'aujourd'hui, l'évaporation moindre et les précipitations beaucoup moins abondantes qu'à présent. Ces conditions conviennent plutôt à un type de forêt caducifoliée qu'à la forêt sempervirente actuelle, ainsi qu'à une population faunistique proche de la faune paléoarctique.

La variation de ces divers facteurs, au cours du Pléistocène, va favoriser une grande variété d'habitats de type successional, depuis la prairie recouvrant les terres nouvellement émergées ou alluviales jusqu'à la forêt climax sempervirente.

La faune reflète, aux diverses époques, les conditions changeantes. Tantôt les strates montrent une affinité boréale -la faune des dépôts du Siwalik en Inde du Nord, correspondant à notre faune villafranchienne du Pléistocène inférieur se retrouve jusque dans les îles de la Sonde-, tantôt au contraire, aux périodes chaudes et humides, c'est jusqu'en Chine que l'on retrouve des formes strictement arboricoles de la forêt hygrophile comme les gibbons et l'orang-outan (Van Gulik, 1967).

A Java, au Pléistocène inférieur (-700.000 ans) et moyen (-500.000 ans), Hooijer (1951), parmi les faunes respectivement correspondantes dites du Djétis et du Trinil, trouve deux rhinocéros -*R. sondaicus* et *R. unicornis kendengindicus*- alors qu'au supérieur seul le premier est retrouvé sur le site de Ngandong.

Quant à *Vicerorhinus sumatrensis*, il apparaît pour la première fois au dernier stage du Pléistocène supérieur (-18.000 ans) dans les dépôts de Niah, à Bornéo.

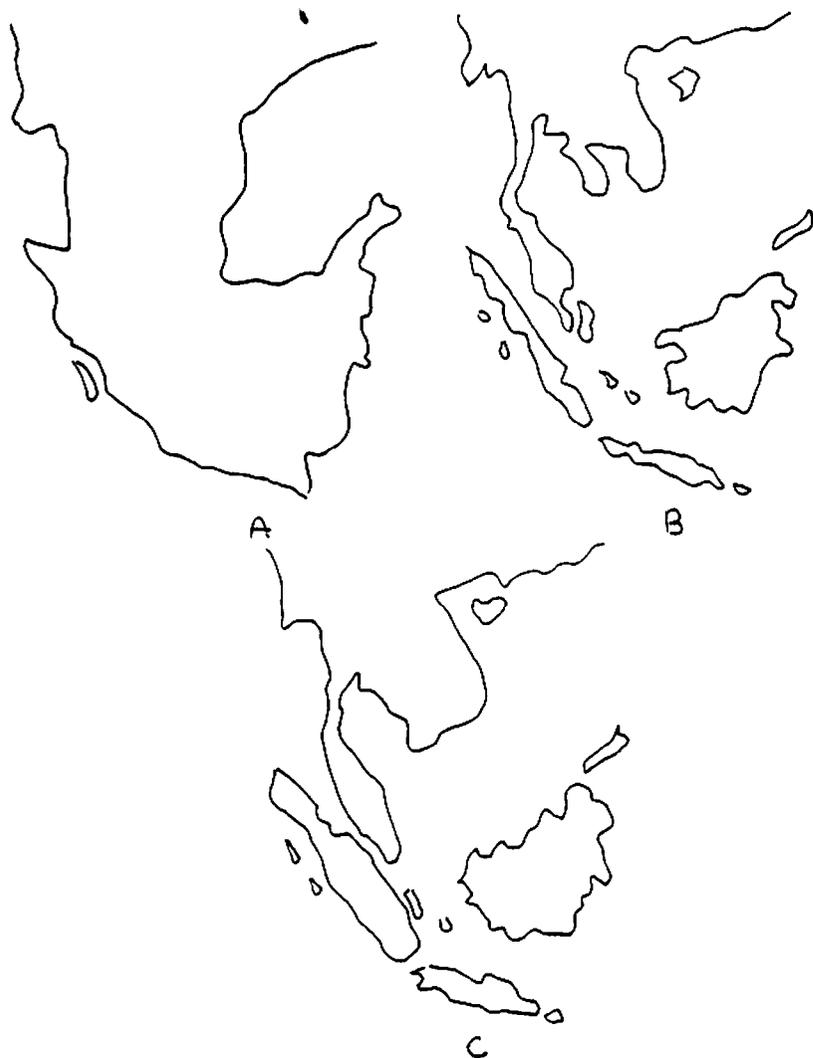


Figure n° 14

Effets des changements du niveau de la mer durant les dernières 18.000 années sur l'étendue de la masse continentale. A. -18.000 ans, niveau inférieur de 85 m au niveau actuel ; B. -8.500 ans, niveau supérieur de 8 m au niveau actuel ; C. Configuration du niveau actuel.

Sous les Tropiques, les rhinocéros comme bien d'autres formes tropicales restent relativement peu spécialisés, capables en l'absence de compétition de la part d'espèces voisines de coloniser de nouveaux habitats et d'exploiter de nouvelles niches ; comme par exemple, en Afrique, *Ceratotherium simum*, le rhinocéros blanc, issu, on le sait aujourd'hui d'une lignée africaine autochtone passant peut être par *Iranotherium*, qui va évoluer si parfaitement en parallèle avec *Coelodonta antiquitatis*, qu'on en a fait longtemps un descendant direct du rhinocéros laineux pléistocène : mêmes molaires hypsodontes -ou presque, puisque hypsélodontes- mêmes cornes nasales très développées, même crâne assez allongé signant une adaptation au régime "tondeur de graminées" strict.

Mais c'est dans l'hémisphère Nord, pendant le Pléistocène que le processus de spéciation apparaît le plus clairement dans les archives de la paléontologie ; par sa soudaineté et son ampleur sans précédent. Les grandes glaciations, provoquant alternativement la rétraction et l'expansion de zones ouvertes à la colonisation, ont stimulé l'évolution des grands mammifères de façon remarquable. Chez les ongulés, demeurent inchangées les grandes directions antérieures vers une augmentation générale de volume, une complexité croissante des cornes, bois, phanères et probablement d'autres organes sexuels secondaires qui n'ont pas été conservés, ainsi que vers une dentition de plus en plus spécialisée.

Notons dès à présent que les organes qui se développent remarquablement, les cornes, sont directement liés à la vie sociale. Or le développement de ces organes va de pair avec la complexité croissante des molaires et l'adaptation à la vie steppique. Il semble donc que d'une façon ou d'une autre, évolution écologique et évolution sociale sont liées, ce qui a déjà été souligné par de nombreux auteurs.

C'est donc au cours du passage adaptatif de la forêt à la steppe -favorisé par la colonisation des immenses territoires laissés à découvert par le retrait des glaciers- que de nombreuses lignées d'ongulés ont évolué, entre autres le phylum des *Rhinocerotidae*. Et c'est le changement de rythme de cette évolution, autrement dit l'accélération du phénomène de spéciation qui devient extraordinaire. Tels phyla, avant le Pléistocène, survivent pendant dix à vingt millions d'années, comme les *Brontotheridae* ou les *Protoceratidae* ; au Pléistocène, les éléphants, les bovidés, les cervidés, les rhinocéros, et même les *Mastodontidae* évoluent et souvent s'éteignent en moins de deux ou trois millions d'années.

A travers le monde, la dernière phase du Pléistocène se caractérise par une vague d'extinction sans précédent chez les mammifères. Pas moins de deux cents genres disparaissent à cette époque. Contrairement aux extinctions précédentes, caractéristiques des périodes transitionnelles, celle-ci ne donnera lieu à aucune évolution de formes nouvelles de remplacement.

En Asie tropicale, il semble que le phénomène soit moins catastrophique. Medway ne dénombre que 11 genres éteints pour la Sonde. Ceci est peut être dû au fait que ces formes sont demeurées écologiquement plus généralistes que celles de la zone boréale, trop spécialisées pour survivre.

Considérations bio-énergétiques

Pendant les époques inter-glaciaires, les espèces colonisatrices vont se disperser dans la zone holarctique caractérisée par des extrêmes annuels de productivité biologique. Pendant la bonne saison -six à neuf semaines- la production végétale est intense et de grande valeur nutritive. Pendant l'hiver -huit mois au moins- seules quelques zones privilégiées sont habitables.

Dans ces conditions, la saison reproductrice sera très courte, programmée avec une grande précision. Les individus ne consacrent à leur activité sexuelle qu'une part relative de leur énergie, le surplus -important du fait de l'abondance et de la valeur des pâturages- allant à l'anabolisme et à la croissance immodérée d'attributs sexuels secondaires tels que défenses, cornes, bois, phanères, etc... ainsi qu'au renforcement du squelette et des articulations.

D'autre part, une lipogénèse intensive permet aux individus de conserver des réserves adéquates pour l'hiver, la part de graisse oxydée pendant le rut restant limitée.

Les populations migrantes vont trouver une grande abondance de production primaire, sur des étendues telles que la charge maximale par unité de surface ne sera pas atteinte avant longtemps. Dans ces conditions les taux de natalité et de lactation vont augmenter, ainsi que le taux de croissance des jeunes et la fécondité des adultes. La croissance sera prolongée et forcée pour permettre une augmentation du volume corporel favorisée par la pression de sélection.

Les ongulés de la colonisation inter-glaciaire devaient donc présenter un aspect juvénile, même au stade adulte, plus marqué que leurs ancêtres. Cette hypothèse a été vérifiée par Geist (1971), d'un point de vue éthologique sur le mouflon Bighorn (*Ovis canadensis*) dont le comportement est dans l'ensemble plus juvénile que celui du mouflon de Stone (*Ovis dalli*) ; de même chez les mouflons asiatiques, les formes évoluées (*Ovis ammon*) ne possèdent plus de crinière, caractère sexuel secondaire des formes primitives (*Ovis orientalis*).

La pression de sélection joue dans le sens de l'acquisition d'un appareil de combat impressionnant, utilisé pendant la brève période de rut, ainsi que d'un squelette renforcé pour absorber les chocs.

Plus la phase de colonisation se prolonge, plus la sélection avantage les mâles de grande taille bien adaptés au combat, à la dissuasion, dans la mesure où, comme le montrent certaines études éco-éthologiques récentes (Owen-Smith, 1973 ; Geist, 1966) défenses et cornes sont utilisées plutôt comme symboles hiérarchiques que comme armes effectives ; les mâles dominants évitent ainsi les combats à haut risque, et coûteux énergétiquement, leur espérance de vie s'en trouve ainsi prolongée.

Dans les forêts ou les savanes tropicales la production primaire ne varie pas de façon aussi marquée que dans la zone holarctique. D'autre part, la valeur nutritive des végétaux est inférieure, la part d'éléments fibreux étant importante.

On sait que chez les ruminants, le gain énergétique par unité de temps est directement proportionnel à la digestibilité des éléments ingérés ; un herbivore boréal aura un apport énergétique quotidien, durant la bonne saison, bien supérieur à celui de son homologue tropical. On peut donc penser que pendant l'été boréal, un herbivore de cet hémisphère disposera d'un surplus important pour l'anabolisme lipidique ainsi que le développement de cornes ou bois, dont ne disposera pas son homologue tropical, les dépenses d'entretien égales.

Cervidés et bovidés des tropiques ont en effet généralement des cornes plus modestes que ceux des zones tempérées et arctiques (Geist, 1971).

De récentes observations éthologiques montrent que divers systèmes sociaux spécifiques tentent de pallier au peu de valeur nutritive de la production primaire. Chez la gazelle de Thompson, les mâles dominants délimitent leurs territoires respectifs sur les parcours, généralement très productifs, qu'empruntent les femelles, et relègue

sur les parcours de lisière, moins favorisés. La réduction du nombre de mâles sur les meilleures parties de la strate herbacée favorisent donc les femelles et leurs jeunes.

Enfin, les ongulés des pays chauds sont soumis à des périodes de rut généralement très longues, si non permanentes, et le coût énergétique en est élevé. Ce qui ne permet pas aux individus de stocker des réserves graisseuses importantes, ce qui a été vérifié chez le cobaye de Thomas (Ledger et Smith, 1964).

Le problème énergétique que pose un cycle de reproduction très long, est abordé par certaines espèces de manière originale. Chez l'éléphant asiatique mâle, le phénomène du musth peut être comparé à un intervalle de rut très intense, pendant lequel l'animal prétend dominer les mâles du voisinage et couvrir toutes les femelles en oestrus à sa portée. Un indice signalant le musth, mis à part l'agitation anormale de l'animal, est la présence d'un écoulement à la glande temporale ; ce phénomène apparaît en saison des pluies, quand la valeur nutritive des végétaux est maximale. C'est pourquoi le mahout réduit la ration quotidienne, pour tempérer les ardeurs du mâle. Le reste du temps, celui-ci, bien qu'en période d'activité sexuelle permanente, ne prétendra pas à la dominance des concurrents voisins et ne couvrira que les femelles incontestées (Eisenberg, 1971).

Chez les rhinocéros, nous allons voir comment, d'une part par l'adoption de systèmes territoriaux, d'autre part par des alternatives plus ou moins complexes selon les cas, les différentes espèces utilisent au mieux, du point de vue énergétique, les diverses stratégies possibles.

Considérations éthologiques

Les socio-biologistes supposent que les interactions individuelles au sein des populations d'une espèce -ce qu'ils appellent le "social"- se trouve déterminées par la sélection naturelle ; autrement dit que les comportements les plus adaptatifs élimineront, à la longue, les comportements moins adéquats.

Je n'entrerais pas dans l'actuelle controverse de savoir comment, au plan génétique, les comportements sont gouvernés par des gènes au même titre que les caractères biologiques. Je me bornerai, en me référant aux études socio-écologiques de Geist, de Owen-Smith, de Shaller, pour n'en citer que quelques uns, à faire voir comment on peut articuler évolution et socio-écologie dans le cadre des ongulés.

Essentiellement, chez les ongulés, comme dans l'ensemble du monde animal, l'organisation sociale est fondée sur la dominance ; en cela que les mâles dominants ont un accès plus aisé, sinon exclusif, à des ressources limitées -aliments, territoires ou parcours, femelles- déterminant la survie, la reproduction et la qualité de la descendance.

La dominance est donc un comportement ayant des implications génétiques évidentes ; la réussite des mâles à assurer une descendance viable dépend, grosso modo, de trois facteurs :

- 1/ Efficacité de la stratégie d'accouplement,
- 2/ Durée moyenne de la période de fécondité,
- 3/ Taux de mortalité des procréateurs.

Voyons en bref quelles sont les stratégies d'accouplement chez les ongulés. Je les regrouperai en quatre grands types, à la suite d'Owen-Smith (1977). (tableau VI en fin de section).

- a. Dominance d'un mâle dans les limites d'un territoire -stratégie territoriale-
exemple : antilopes, rhinocéros blanc, rhinocéros noir (Zululand).
 - b. Dominance d'un mâle associé à un groupe itinérant de femelles (harem)-non territorial-
exemple : zèbres, chevaux.
 - c. Dominance hiérarchique dans le cadre d'un groupe de mâles associé à un groupe de femelles -non territorial-
exemple : buffle africain.
 - d. Dominance ponctuelle d'un mâle sur une succession de femelles rencontrées au hasard -non territorial-
exemple : cerf.
- Dans certaines espèces, le système est un compromis de ces divers types.
- exemple : rhinocéros asiatiques.

J'ai souligné antérieurement que dans la zone boréale, l'abondante production végétale saisonnière permet aux herbivores de stocker d'importantes réserves utilisables pendant la brève et intense période de rut.

Au contraire, sous les tropiques, l'apport énergétique demeure étalé tout au long de l'année, permettant une période reproductrice prolongée sinon permanente.

Dans ces conditions on comprendra aisément que sous les tropiques, seule une stratégie d'accouplement énergétiquement peu coûteuse permettra aux mâles de se maintenir disponibles tout au long de l'année.

Or, Owen-Smith (1977), a montré que la stratégie la moins onéreuse énergétiquement est la stratégie territoriale. Elle devrait donc être la règle générale sous les tropiques. Or ce n'est pas toujours le cas. Il semble que, la longueur du cycle de reproduction mise à part -liée essentiellement au climat et à la production primaire- d'autres facteurs entrent en jeu. Ces facteurs peuvent soit contre-balancer l'avantage de la territorialité et favoriser les alternatives b., c., d., ou mixte déjà mentionnées ; soit au contraire renforcer la tendance à la territorialité. Certains de ces facteurs ont été identifiés :

a. Ressources alimentaires

Dans les pays chauds, la production végétale, à part peut être sous l'équateur, n'est pas forcément étale dans l'espace et dans le temps. Il y a des variations, comme dans les grandes plaines africaines, obligeant les ongulés à migrer. Ceci n'empêche pas les espèces peu grégaires, ou solitaires, comme le rhinocéros blanc, de tenir un territoire toute l'année, dût-il traverser au cours de ses allées et venues les territoires voisins pour atteindre l'eau ou des parcours plus fournis, lors de sécheresse. Ceci dit, la territorialité n'apporte au mâle dominant, en terme de ressources alimentaires, qu'un avantage impondérable, par rapport aux espèces non territoriales ; n'oublions pas que les femelles et les mâles subalternes ont accès aux territoires des dominants et à la même biomasse végétale que ceux-ci, l'exclusion n'intervenant que si le subalterne a des intentions d'accouplement.

b. Importance, cohésion et mobilité des groupes de femelles

Qu'ils soient holarctiques ou tropicaux, les ongulés à migrations saisonnières ne peuvent tenir un

territoire fixe tout au long de l'année. La localisation des femelles au moment du rut est imprévisible, et la stratégie pour les mâles consiste à les accompagner en permanence, soit en mâle solitaire comme dans le système du harem, soit selon une hiérarchie de dominance entre mâles, plus ou moins complexe. C'est le cas respectivement des *Equidae* (chevaux, zèbres) et des *Bovidae* (buffle).

c. Morphologie des organes de combat

Certains auteurs, comme Lincoln (1970), pensent que l'évolution complexe des cornes et des bois favorise la stratégie fondée sur la hiérarchie entre mâles, facilite leur identification mutuelle et rend inutile la territorialité. Ce qui explique pourquoi les cervidés tropicaux ne sont pas territoriaux ; notamment ceux qui, comme de chital (*Axis axis*), le sambar (*Cervus unicolor*) ou le barasingha (*Cervus duvauceli*), habitants de la forêt hygrophile sempervirente et n'étant pas poussés à la migration par de grandes variations de production primaire, devraient logiquement l'être.

On a écrit aussi le contraire ; que si le chevreuil ou le chamois étaient territoriaux, c'était dû à la conformation meurtrière de leurs bois et cornes et que le système territorial diminuait les risques de confrontation.

d. Densité de la population

Dans le système décrit en b., si les mâles hiérarchisés sont trop nombreux, du fait de très grands groupes d'ongulés -c'est le cas en Afrique, pas dans l'hémisphère Nord- et qu'il devienne difficile pour chacun de reconnaître le rang de l'autre, il semble qu'une alternative soit nécessaire. Les mâles dominants, chez le zèbre de Grevy et la gazelle de Grant, délimitent ainsi des territoires, où la présence des mâles

subalternes est tolérée à un certain degré. La territorialité vient se surimposer à la hiérarchie. C'est aussi le cas des rhinocéros africains, où le territoire reste le signe de la dominance ; si son occupant le quitte, il devient subalterne dans le territoire des autres. Si sa dominance est contestée par un intrus, et que celui-ci l'emporte, l'ex-dominant pourra néanmoins demeurer sur le territoire mais en tant que subalterne. Territoire et hiérarchie sont indissociables.

Pression de prédation

Toute réduction des risques de blessures occasionnées par les confrontations entre mâles sera favorisée là où les grands prédateurs sont abondants, comme dans les savannes tropicales.

En effet toute blessure même légère peut devenir un handicap mortel devant les grands carnivores. La territorialité diminue les risques de confrontation grave, et se trouve donc favorisée par la pression de sélection, dans ce genre de biotope.

Je termine là l'énumération des facteurs le plus souvent cités. De nombreux autres paramètres jouent leur rôle dans la détermination de la structure sociale et attendent d'être étudiés sur le terrain.

En ce qui concerne les rhinocéros, on devrait s'attendre -puisque'ils sont tous tropicaux- à trouver le système territorial prépondérant, tant en Afrique qu'en Asie. C'est le cas, par exemple, chez le rhinocéros blanc africain, territorial strict. Chaque mâle dominant -seul reproducteur sur son territoire- contrôle un espace variant entre 1 et 4 km², ouvert au libre passage des femelles et des mâles subalternes. Si l'un de ces subalternes conteste la dominance du territorial, la tolérance de ce dernier se transforme aussitôt en

agressivité active, et il y a combat. Il est rare qu'un dominant perde son rang -la durée moyenne de "règne" est de 2-3 ans- mais dans ce cas il peut soit abandonner son ancien territoire, soit y demeurer en tant que subalterne. Quand une femelle se trouve en oestrus, le dominant l'accompagne constamment en la maintenant éloignée des frontières territoriales jusqu'à l'accouplement. Si elle s'échappe, il est rare qu'il la poursuive, à ses risques et périls, sur le territoire voisin.

Les rencontres entre dominants voisins, au cours de patrouilles frontalières, sont ritualisées et donnent rarement lieu à combat (Owen-Smith, 1973).

Laurie a étudié *Rhinoceros unicornis* dans le parc national de Chitawan (Népal), pendant quatre ans (1972-1976). Ses conclusions concernant l'organisation sociale chez cette espèce vont dans le sens d'une stratégie mixte, à savoir une dominance hiérarchique parmi les mâles occupant un même domaine vital, à l'intérieur duquel les animaux des deux sexes migrent selon les saisons. Autrement dit, il peut y avoir plusieurs dominants sur le domaine, qui se connaissent et se tolèrent. Quand l'un deux poursuit une femelle en oestrus -ces poursuites sont bruyantes et il y a souvent combat entre mâle et femelle- il est rare qu'un autre dominant du même domaine conteste la "priorité" du premier. Par contre, un dominant étranger, provenant d'un autre domaine, tentera sa chance et il y aura combat. Quelques très rares mâles dominants passent ainsi d'un domaine vital à l'autre et se posent en "challengers", mais la tactique est dangereuse et Laurie, qui a observé deux mâles dans ce cas pendant son étude, rapporte que l'un deux s'est intégré à un domaine vital dès la fin de sa première année d'activité sexuelle et que l'autre a été tué au cours d'un combat (Laurie, 1978). Chaque domaine vital compte, outre quelques dominants -toujours solitaires- qui se tolèrent mutuellement, un certain nombre de femelles adultes seules ou accompagnées d'un jeune, des mâles adultes subalternes solitaires, et des immatures des deux sexes, très rarement associés à plus de trois individus.

Les subalternes sont exclus de la reproduction, mais il arrive assez fréquemment qu'ils parviennent à couvrir une femelle, la nature fermée du biotope n'étant pas favorable à une surveillance efficace de la part des dominants.

C'est peut-être pour cette raison que la pression de sélection favorise une poursuite très bruyante de la femelle par le mâle, la femelle se signalant par des cris caractéristiques, ce qui augmente les chances d'avoir plusieurs mâles en compétition et de tester les relations de dominance.

On voit donc que la territorialité est bien plus floue que chez le rhinocéros blanc, et que les risques de confrontation sont plus grands, ce qui se traduit effectivement par des combats fréquents et violents, dont l'issue est parfois fatale pour l'un des protagonistes.

Plusieurs facteurs, liés au milieu dans lequel évolue le rhinocéros unicolore, sont responsables de cet état :

a/ Dans les grandes plaines alluviales de l'Inde du Nord, la production primaire varie dans le temps et l'espace (inondations saisonnières), ce qui oblige les animaux à des déplacements tout au long de l'année.

b/ Le biotope à strate herbacée haute et dense est très fermé et la visibilité quasi nulle.

c/ La variation saisonnière dans la production végétale permet l'accumulation d'un surplus d'énergie utilisable pour la reproduction.

Ces caractéristiques du biotope font que le maintien d'un territoire fixe, tout au long de l'année, n'est pas rentable énergétiquement, contrairement à ce qui se passe chez le rhinocéros blanc d'Afrique du Sud, où

la strate herbacée basse permet une bonne visibilité et la détection rapide d'un éventuel "challenger" ; et où la production primaire, étale dans le temps et dans l'espace n'autorise pas l'accumulation de réserves grasses.

Il est d'ailleurs significatif que l'autre espèce africaine, le rhinocéros noir, est strictement territoriale en Afrique du Sud (Zululand) et adopte une stratégie mixte en Afrique Centrale et de l'Est, où la saison sèche est plus marquée, et la production végétale plus saisonnière.

Quant aux rhinocéros de Java et de Sumatra, la connaissance que nous avons de leur éthologie est très succincte, pour ne pas dire nulle.

Rhinoceros sondaicus est présenté par les auteurs du siècle dernier -au temps où il était encore abondant à Java- comme relativement grégaire dans son biotope préféré, c'est-à-dire le même que *R. unicornis*, le marécage ou la plaine inondable. Il devait présenter un système social similaire.

Aujourd'hui, les populations sont si restreintes que l'observation directe est très difficilement praticable. D'après Hoogerwerf (1970), à Ujung Kulon, chaque animal montre généralement une préférence pour telle ou telle partie de la réserve. Schenkel (1967-1968) ne donne pas d'indications plus précises et note simplement que la territorialité est possible mais non confirmée. *R. sondaicus*, chassé jadis de son biotope originel par la rizière, vit aujourd'hui dans la forêt hygrophile sempervirente de l'extrême pointe Ouest de Java, à Ujung Kulon. Mon hypothèse est que cette ultime population viable a retenu le système social qui était le sien dans son premier biotope.

En ce qui concerne le rhinocéros de Sumatra, Borner (1975) suggère que le mâle dominant contrôle certains points stratégiques de son environnement, comme les points d'eau, visités par les femelles. Pendant

je me demande quel avantage aurait un mâle à attendre les femelles à un point fixe plutôt que de se déplacer extensivement. D'autant plus que la production végétale, dans ce milieu, ne subit pas de variation saisonnière et que les habitudes alimentaires de *D. sumatrensis* -il brise les branches sèches pour favoriser le bourgeonnement de nouvelles pousses plus appétentes pour le passage suivant cycliques. Cette régulation favorise aussi la recherche de femelles en oestrus fréquentant le même domaine vital et laissant dans l'environnement des marquages olfactifs.

C'est donc autour de la femelle en oestrus que la compétition entre mâles devrait avoir lieu, à moins qu'un système de dominance préexistant règle l'attitude des protagonistes. Hubbs (1939) a rapporté un combat entre mâles en présence d'une femelle.

Pour terminer, revenons après ce rapide survol à la question posée au début de cette section :

Pourquoi, chez les *Ungulata*, rencontre-t-on des formes tropicales survivantes qui n'ont plus leurs homologues holarctiques, étendus depuis longtemps ? Pourquoi les premières, qui ont évolué lentement, ont-elles survécu aux secondes, qui ont évolué rapidement ?

Une explication plausible, à la lumière des considérations qui ont été présentées, est que la relative stagnation des formes tropicales est due à la grande stabilité écologique liée à la diversité du milieu qu'elles habitent, soit la forêt hygrophile sempervirente.

Même lors des changements climatiques survenus au cours des temps, l'ampleur n'a jamais été telle qu'un habitat totalement nouveau et immense par son étendue eût été créé au même titre que les glaciations pléistocène donnèrent naissance à la steppe, en place de la forêt, dans l'hémisphère Nord.

Jamais, sous les tropiques, durant le Pléistocène, il n'y eut à coloniser pour les ongulés un nouveau biotope aussi vaste et aussi vide que la steppe boréale.

A défaut de circonstances propices à la colonisation, il y eut peu de progrès évolutifs chez les ongulés tropicaux ; mais aussi moins de risques d'extinction au terme de spécialisations sans issue, ou devenues maladaptatives quand l'environnement s'est modifié.

ESPÈCES	ZONE D'ÉTUDE	IND. POP. / km ² LOCALS, TOTALE		GROUPEMENT SOCIAL		DURÉE VITAL (km ²)		MARQUES	STRATÉGIE SEXUELLE MÂLE	AUTEURS
		ad. terr.	inf.	p. gr. femelles	ad. terr. inf.	ad. terr. inf.	ad. terr. inf.			
PERISSODACTYLA Mimoceros Cervicapra stamm Mimoceros blanc & Diceros bicornis	Ungava, A. du Sud	5-7	-	1-2	1-2	1-6	1-6	fecès urino	terr.	Down-Smith, 1975
	Ungava, A. du Sud	3-2	-	1-2	1-2	0.7-2.6	0.9-16.7	fecès urino	terr.	Mitchell, 1971, comm. pers.
	Ungava, A. du Sud	0.5	-	1	2	4.1	6.7	fecès urino	terr.	Goddard, 1967
	Ungava, A. du Sud	0.8	-	1	2	15	14.5	fecès urino	terr.	Schenkel, 1966 ; Schenkel & Schenkel
Mimoceros nain	Tanzanie	-	-	1-2	1-3	2.5-6.1	2.5-25	fecès urino	terr.	Holliger, 1969
	Tanv.	-	-	1	1-4	-	-	urino	terr.	Ulrich, 1964.
Mimoceros unicolor	Kaziranga Inde	0.8	-	1	2	-	-	fecès	terr.	-
	Inde	-	-	1	2	-	-	-	-	-
Equidae Equus asinus Aut sauvages d'Afrique N.F.D. Zébré de uravy	Danahil, Ethiopie	-	-	-	-	10+	-	-	terr.	Klingel, 1972
	N.F.D.	6+	-	3-6	8	5-8	-	-	terr.	Klingel, 1974
	Zébré de uravy	-	-	1-9	1-26	2.7-10.5	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ARTIODACTYLA Lepus	Arizona & Texas, U.S.A.	20	-	-	8	0.5-3.6	0.5-3.6	fecès glandes	terr.	Kilmer & Harwell, 1969 ; Soutar, 1974
	-	-	-	1-4 (♀ s.)	1-6	2-50	-	-	-	-
Carnivores Lynx viciqua Vigorne	Pérou	30	-	1-25	-	0.07-30	0.07-30	fecès	terr. harem	Franklin, 1974
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carnivores Canis lupus campestris (chevrot)	Grande Bretagne	28	-	1	2	0.06-0.16	0.07-0.40	glandes	terr.	Bramley, 1970
	Suisse	24	-	1	1	0.14	0.15	glandes	terr.	Kurt, 1968

ESPÈCES	ZONE D'ÉTUDE	IND. POP. / km ² LOCALS, TOTALE		GROUPEMENT SOCIAL		DURÉE VITAL (km ²)		MARQUES	STRATÉGIE SEXUELLE MÂLE	AUTEURS
		ad. terr.	inf.	p. gr. femelles	ad. terr. inf.	ad. terr. inf.	ad. terr. inf.			
Artiodactylidae Antilocapra americana pronghorn	Montana, U.S.A.	1-6	-	2-4	-	4-23	0.2-4.7	fecès glandes	terr.	Bramley, 1969 ; Kitchin, 1974.
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bovidae Buprestipinnis & Rhipicarpa americana	Suisse	40	-	sev.	-	(0.07)	4-5	glandes	(terr.)	Krümer, 1969
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bovidae Capreolus Sylvarctos	Transvaal, A. du Sud	-	-	1	1	-	-	-	terr.	Summerlance, comm. pers.
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bovidae Madoqua kirkii	Serengeti, Tanzanie	20+	-	-	1-3	-	-	fecès glandes	terr. mise	Hendrichs & Hendrichs, 1971.
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Urocyon Urocyon Urocyon Urocyon Urocyon	Kenia	13-4	-	1-2	2-3	0.08	0.08	fecès glandes	terr. paire	Dunbar & Dunbar, 1974
	Kenia	-	-	-	-	-	-	glandes	terr.	Holliger, 1951
	Kenia	-	-	-	-	-	-	glandes	terr.	M. Cohen, comm. pers.
	Kenia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bovidae Bos taurus	Kenia, Inde	-	-	2-10	2-10	-	-	fecès	terr.	Schaller, 1967.
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bovidae Bos taurus	Burundi, Uganda	26	-	1	2	0.15-0.25	0.06-0.20	fecès	terr.	Moser, 1974, 1975.
	Kenia, Tanzanie	-	-	1-2	1-3	-	0.0056	glandes	terr.	Alroy, Leuthold, 1974
Bovidae Bos taurus	Kenia, Tanzanie	18	-	1	1-2	-	-	glandes	(terr.)	Simpson, comm. pers.
	Kenia, Tanzanie	7	-	1	1-2	0.05-0.1	-	-	terr.	Jacobsen, 1974

ESPECES	ZONES D'ETUDE	DENS. POP. / km ² LOCALE, TOTALE		GROUPEMENT SOCIAL		DURÉE VITAL (km ²)		MARQUAGES	STRATEGIE SEXUELLE	AUTEURS
		mâles terr.	mâles terr. / infér.	mâles terr. / infér.						
<i>Antilopini</i> <i>Antelope cervicapra</i> <i>Antelope cervicapra</i> <i>Antilocapra americana</i> <i>Antelope</i>	Kenya	0.04	1	2-5	-	5	-	feces glandes	terr.	Schaller, 1967
	Inde	-	1-1	9	-	0.8-1.6	-	feces	terr.	Nigalhar, 1972
	A. du Sud	-	2-50	2-35	19-250	-	-	(feces)	terr.	Waltber, 1965 ; Kates, 1967
	Ngongoro	-	10	-	16	1-2	6	(feces)	terr. (harem)	Waltber, 1972b
<i>Gazelle gazelle</i> <i>Gazelle de Grant</i>	Tanzanie	6	1	4-6	6.1	4.6	-	feces	terr.	Waltber, 1966, 1974
	Tanzanie	0.16	2-37	3-428	0.4-3.0	9	-	glandes	terr.	Kates, 1967
<i>Gazelle thomsoni</i>	Ngongoro	70	1	13	23	0.01-0.04	1-9	glandes	terr.	Leuthold, 1971
	Tanzanie	34	1	1	2.1	0.04	-	glandes	terr.	Leuthold, 1971
<i>Leontideus rosalia</i> <i>Leontideus rosalia</i> <i>Gazelle de Waller</i>	Tzavo	-	-	-	1.10	4.9-6.4	-	-	-	-
	Kenya	-	-	-	-	-	2.4-4.5	-	-	-
<i>Reduncus</i> <i>Reduncus maculatus</i> <i>Reduncus</i>	Maïtrabi, Kenya	30	1	1-19	1-67	0.1-0.3	0.2-5.0	1	terr.	Leuthold, 1970
	Serengeti, Tanzanie	40	1	3-60	10-100	0.5	5	feces glandes	terr.	Jerman, 1970, Jerman & Jerman, 1974
	Buena Vista, Uganda	10	1	5-3	5	0.8-2.2	1.0	aucun	terr.	Spingler, 1969, 1974
	Maïtrabi, Kenya	2.1	1	1	-	-	-	-	terr.	Kiley-Worthington, 1965
<i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i>	Kenya	0.0	1	1	-	0.9-2.5	-	-	terr.	Banks et al., 1969
	Kenya	-	1	1	-	1.2	-	-	terr.	Herbert, 1972
	Zambie	-	1	1	-	-	-	-	terr.	Brechner, 1961 & 1974, Leuthold, 1966 ; Buchner et al., 1974
	Sabi-Sabi, A. du Sud	1.5	1	1-23	-	-	-	aucun	terr.	Boch, 1974
<i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i>	Kenya	40	1	500-600	2-1000	0.002-0.01	-	aucun	terr.	DeVos et al., 1966
	Kenya	45	1	2-23	-	0.1-0.8	-	-	terr.	Leut, 1969 ; Child et al., 1966 ; Child & Richter, 1969
<i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i>	Uganda	50	1	1	-	0.7	-	-	terr.	DeVos 1965 ; DeVos et al., 1966 ; Child & Richter, 1969
	Burundi	-	1	5-5	-	-	-	-	terr.	Child & Richter, 1969

ESPECES	ZONES D'ETUDE	DENS. POP. / km ² LOCALE, TOTALE		GROUPEMENT SOCIAL		DURÉE VITAL (km ²)		MARQUAGES	STRATEGIE SEXUELLE	AUTEURS
		mâles terr.	mâles terr. / infér.	mâles terr. / infér.						
<i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i>	Kenya et Angola	-	1	1	2	0.35-0.63	-	1	terr.	Jungius, 1971
	Kenya	3	1	8	15	7.5-20	-	-	terr.	Leby, comm. pers.
	Kenya	-	1-12	-	-	0.25-0.4	-	-	terr.	Kates & Kates, 1974
	Kenya	-	-	-	-	-	-	-	terr.	Grobler, 1974
<i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i>	Kenya	-	1	0	-	0.4	-	feces	terr.	Koh, 1975
	Kenya	2	1	4-17	0.3-1.1	0.3-1.1	0.3-1.1	glandes	harem	Walling, 1974
	Kenya	13	1	-	0.31	6.7-10.3	3-7-5.5	feces glandes	terr.	Bachmann, 1959
	Kenya	-	1	1	1	10.3	3	-	harem	DeVos, 1966
<i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i>	Kenya	1	1	1	1	1.5-5	1.5-5	glandes	terr.	Richter, 1972
	Zambie	-	1	1	1	2.8	-	feces glandes	harem	Kates, 1969
	Kenya	40	1	20	0.025-0.16	-	-	-	terr.	Kates, 1969 ; Matsuo 1969 ; Talbot et al., 1962
	Kenya	-	1	10	0.012	2.5	-	feces glandes	terr.	David, 1973
<i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i> <i>Antelope gazelle</i>	Kenya	20	1	20-300	28	0.1-0.4	0.1-7.0	-	terr.	Lynch, 1974
	Kenya	10	1	-	-	0.016	-	-	terr.	Novellin, 1975
	Kenya	50	1	75	3	0.023	-	feces glandes	terr.	-
	Kenya	-	1	1	1	0.009-0.014	-	-	terr.	-

ESPECES	ZONE D'ETUDE	DENS. POP. / km ² LOCALE, TOTALE	GROUPEMENT SOCIAL		DOMAINE VITAL (km ²)		MARQUAGES	STRATEGIE SEXUELLE MALE	AUTEURS
			mâles terr., infér.	p.-gr. aggeg.	mâles terr., infér.	familles saison annuel			
DAMALCIVUS C. GAMBICUS Savannah	Kenya, A. du Sud.	0,04 (6-7)	1 (0-1)	-	-	-	-	terr. barren terr.	Joubert, 1972 Grobler, 1973
			1 1	-	0 7	2-4 -	2-4 -		
DAMALCIVUS C. KAMPANGUM Jambouque	Bourbonnais, Uganda.	-	1 1	7 1-24	-	0,7 -	-	aucun (terr.)	Jewell, 1972
			1 -	2-23 -	-	-	-		
Bosalis Bubalis bubalis	Mispatois,	-	1	-	6-9	-	-	terr.	Kisselberg et al., 1977
			1	-	-	-	-		

Pour les groupes sociaux et les domaines vitaux, les données de la ligne supérieure représentent les moyennes et celles de la ligne inférieure les valeurs extrêmes des paramètres considérés.

Les extrapolations sont entre-parenthèses.

℞ Information approximative.

p.-gr. : en petit groupe

aggeg. : en aggrégat

terr. : territorial

infér. : inférieur, non reproducteur, en principe.

ESPECES	ZONE D'ETUDE	DENS. POP. / km ² LOCALE, TOTALE	GROUPEMENT SOCIAL		DOMAINE VITAL (km ²)		MARQUAGES	STRATEGIE SEXUELLE MALE	AUTEURS		
			mâles terr., infér.	p.-gr. aggeg.	mâles terr., infér.	familles saison annuel					
PRIONOCITIA Elephantidae elephantus indicus éléphant d'Asie Elephantus africanus éléphant d'Afrique	Yala, Ceylon, Kambanga, Uganda, Tsavo, Kenya, Serengeti, Tanzania, Masaya, Tsambani.	-	1	-	-	-	-	-	Kurt, 1974		
			1-7	2-22	-	-	-	-		-	
			3	1-3	6-6	-	-	-		-	-
			1-11	-	5-1000	-	-	-		-	-
			1-4	1-3	1,1	-	-	-		-	-
			1-2	1-35	5-700	100-1200	-	-		-	-
			4	2	-	300	-	-		-	-
			1-20	1-4	10-20	-	-	-		-	-
			2,1	3,4	11	-	-	-		-	-
			1-10	-	2-24	-	-	14-52		-	-
PRIONOCITIA Equidae Equus caballus cheval	New Forest, Gde Bretagne, Portugal, Tunisie, Serengeti, Tabanie, Kruger, A. du Sud, AER du Sud-Ouest, Grahb, A. du Sud.	14 -	1-2	-	-	-	-	-	Tyler, 1972		
			1-6	1-6	-	0,8-10,2	-	-			
			2-9	2,0	-	-	-	-		-	
			1-9	1-6	1-16	80-120	-	-		-	
			2,2	2,2	-	-	-	1000+		-	
			1-6	-	1-11	100-300	-	-		-	
			3	4	-	-	-	-		-	
			1-7	-	1-11	-	-	570		-	
			1-15	1-6	1-13	10-20	-	-		-	
			1	-	9,4	9,4	-	-		-	
2,2	1-5	-	3,1-16,0	-	-	-					
ARTIODACTYLA Suidae Phacochoerus ag. Chiroccus Phacochète	Mastuba, Kenya, Senega, Mandate.	-	1	-	-	-	-	-	Friedrich, 1965		
			1-2	1-2	-	-	-	-			
			1	1	3-6	1,6	-	1,7		-	
			1-3	1-3	1-16	0,7-3,7	-	0,6-3,4		-	
			1-6	-	-	-	-	-		-	

ESPECES	ZONE D'ETUDE	DEMS. POP. / km ² LOCALS. TOTALE		GROUPEMENT SOCIAL		DENSITE VITAL (km ²)		MARQUAGES	STRATEGIE SEXUELLE MALE	AUTEURS
		adm.	infr.	mâles	femelles	mâles	femelles			
Giraffidae <i>Giraffa camelopardalis</i> girafe	Malindi, Kenya.	0.7	-	1	-	-	85	-	(hierar.)	Foster & Berg, 1972
		-	-	sev.	-	1-10	-	-	-	
Cervidae Cervines Alces réelles Élan	Canada	-	-	1	1	2	-	-	deplac.	Fraser & DeSj., 1972
	Grande Tetonas, U.S.A.	-	-	1-3	1-3	-	-	-	-	Houston, 1974
	Banba, Inde.	0.1	-	1-2	1	-	2.5-5	-	deplac.	Schaller, 1967
	Canada.	24	-	1	-	5-10	2	glandes	harem	Struhsaker, 1967
	Canada.	3	-	2-5	-	10-30	-	-	(terr.-harem)	Knight, 1970
	Canada.	-	-	2-4	1	5	3.7-17	-	hierar.	Schaller, 1967
	Canada.	6	-	1	2-6	2-21	-	-	harem	Oring, 1937
	Canada.	2.5	-	5-9	-	13-19	-	-	harem	Lowe, 1966; Linnolin et al., 1970
	Canada.	0.3	-	1-16	-	40	4	-	?	Schaller, 1967
	Canada.	1.7	-	-	-	9	-	-	deplac.	Levi, 1965
	Canada.	-	-	-	-	-	-	-	deplac.	Bergerud, 1974
	Canada.	0.8	-	1-2	-	1-1	-	-	deplac.	Lindsay & Tomlich, 1951; Damsam & Tabor, 1956
Odocoileus virginianus cerf de Virginie	Californie, U.S.A.	50	-	1	1	1-5	0.6-1.8	-	deplac.	Severinghaus & Oberathum, 1946; Hawkins & Klimstra, 1970; Brown, 1974.
	Illinois & Texas, U.S.A.	40	-	1	1	-	-	-	deplac.	
	U.S.A.	-	-	2-4	-	1-3	-	-	-	
	Canada.	-	-	1-16	3-5	2-176	-	-	-	

ESPECES	ZONE D'ETUDE	DEMS. POP. / km ² LOCALS. TOTALE		GROUPEMENT SOCIAL		DENSITE VITAL (km ²)		MARQUAGES	STRATEGIE SEXUELLE MALE	AUTEURS
		adm.	infr.	mâles	femelles	mâles	femelles			
Bovidae Caprine Capra ibex ibex Capra montana ibex d'Abyssinie Ovis canadensis bighorn Ovis montanus Ovis montanus mouflon d'Europe	Suisse	-	-	1	5	-	-	-	deplac.	Mievsgeit, 1966
	Kenya	-	-	1-30	1-15	-	-	-	(deplac.)	Mievsgeit, 1974
	Kenya	-	-	1-4	1-7	-	-	-	deplac.	Geist, 1971
	Canada.	-	-	plu.	plu.	-	2-25	-	deplac.	Schaller & Mirza, 1974
	Pakistan	-	-	-	-	-	-	-	deplac.	Geist & Jewell, 1966; Geist, 1974; Jewell et al., 1974
	Israël, Grèce, Belgique.	1-6	-	1-1	1-2	-	-	-	deplac.	
	Belgique.	100-250	-	1-5	25-35	-	0.01-0.22	0.01-0.25	deplac.	
	Belgique.	-	-	1	-	11	-	-	harem	Teuret, 1965
	Belgique.	-	-	1-7	2-13	2-65	-	-	deplac.	Geist, 1964
	Belgique.	-	-	1-2	1-5	-	-	-	glandes	
Bovidae Bovine Bos taurus bœuf	U.S.S.R.	43	-	-	2-25	2-100	-	glandes	(harem)	Benitkov et al., 1967
	Belgique.	3.4	-	1-10	-	-	-	-	-	
Bovidae Troglophus Bos taurus bœuf de montagne & Pronghorn antilope	Israël, Kenya.	-	-	1	-	-	2.2	1.8	?	Leuthold, 1974
	Kenya.	-	-	1-3	-	-	-	1-3.5	?	Loban Felio & Van Galder, 1975
	Kenya.	10	-	1-1	1-3	1-12	10	-	?	
	Kenya.	-	-	1-6	1-3	1-12	-	-	?	
Belgique.	100	-	1-6	1	2-3	1	-	?	Andersson	

ESPECES	ZONE D'ETUDE	DENS. POP. / km ² LOCAL, TOTALE		COMPTENT SOCIAL		MUNIMITE VITAL (km ²)		MARQUAGES	STRATEGIE SEXUELLE MALE	AUTEURS
		adm.	infr.	ad. / p. gr. / agrég.	ad. / p. gr. / agrég.	ad. / p. gr. / agrég.	ad. / p. gr. / agrég.			
<i>A. fagii</i> / <i>capillus</i> / <i>strep</i> / <i>acutus</i> / <i>grandis</i> / <i>umbon</i>	Chadob, Botswana, Kruger, A. du Sud.	14 4,5 2-3 1	- - - -	- - - -	- - - -	- - - -	15 15 - -	(glanbes) aucun - -	7 7 (biécar.)	Simpson, 1972 Queen-Smith, Kates, 1974
<i>Hippopotamus</i> / <i>Hippopotamus equinus</i> / <i>antelope</i> / <i>chevaline</i>	Kruger, A. du Sud.	- 0,03	1 (1/2 a)	- -	- -	- -	- -	- -	(biécar.)	Joubert, 1974
<i>Bovina</i> / <i>Bison bison</i> / <i>bison d'Amérique</i>	Tellou- atone, U.S.A., Montana & Californie, USA, Kaiba, Inde, Taoro, Kenya, Serengeti, Tansanie	5 0,3 11 2,7	4 1-12 - 15	- - -	- - -	- - -	30 - -	90 - -	biécar. biécar.	Millugh, 1958 Lott, 1974
<i>Bos gaurus</i> / <i>gaur</i> / <i>Sphecopterus corymbosus</i> / <i>buffle d'Asie</i>	Kaiba, Inde, Taoro, Kenya, Serengeti, Tansanie	0,6 4 -	1-6 -	- -	- -	- -	75 50 100	75 85 400	déplac. - biécar.	Schaller, 1967 Leuthold, 1972 Stuckert, 1974

Pour les groupements sociaux et les données vitales, les données de la ligne supérieure représentent les moyennes et celles de la ligne inférieure les valeurs extrêmes des paramètres considérés.

Les extrapolations sont indiquées par un point.

A Sujet à révision.

adm. : dominant

infr. : inférieur

p-gr. : petits groupes

agreg. : en aggrégat. même temporaire.

CONCLUSION

En Asie, les rhinocéros sont les derniers représentants d'un groupe essentiellement fossile. Ils témoignent d'une longévité taxonomique remarquable alors que leurs homologues holarctiques ont disparu depuis longtemps.

Des plaines alluviales à la forêt sempervirente, des bas-fonds marécageux à la forêt hygrophile d'altitude, *Rhinoceros* et *Vicerorhinus* ont colonisé tous les biotopes. Ils se sont adaptés, tant bien que mal, à la peau de chagrin que leur a laissée le progrès.

Plus ou moins territorial, leur système social reflète les caractéristiques du milieu tropical et assure à l'espèce le meilleur rapport coût-avantage.

C'est d'une part, de n'avoir pas pu, au Pléistocène, dépasser le stade de la colonisation des nouveaux territoires libérés des glaces, d'autre part d'avoir rencontré l'Homme déjà chasseur organisé, que les espèces boréales se sont éteintes après une évolution étonnante de rapidité, alors que les formes tropicales, certaines de vrais fossiles vivants, se sont prolongées jusqu'à nous.

B I B L I O G R A P H I E

- ALEXANDER (A.) and PLAYER (I.C.) .- A note on the nuchal hump of the square-lipped rhinoceros. *Lammergeyer*, 1965, 3, p. 1-9.
- BORNER (M.) .- Project 884 : Sumatran rhinoceros. International conservation programme ; *World Wildlife Year Book*, 1974-1975, p. 170.
- CAVE (A.J.E.) .- The processus glandis in the Rhinocerotidae. *Proc. Zool. Soc. London*, 1964, 143, p. 569-586.
- CAVE (A.J.E.) .- Hairs and vibrissae in the Rhinocerotidae. *Jour. Zool.*, 1965, 157, p. 247-257.
- CAVE (A.J.E.) and AUMONIER (F.J.) .-Lymph node structure in the Sumatran rhinoceros. *Jour. Royal Microsc. Soc.*, 1962, 81, p. 73-77.
- CAVE (A.J.E.) and AUMONIER (F.J.) .-The visceral histology of the Sumatran rhinoceros. *Jour. Royal Microsc. Soc.*, 1963, 82, p. 29-37.
- COLBERT (E.H.) .-*Evolution of the Vertebrates* (2nd ed.) 1 vol. 398 p., New-York, John Wiley and Sons, Inc., 1969.
- DESMAREST (A.) .- *Mammalogie*, Paris, 1822.
- EISENBERG (J.F.) and LOCKHART (M.) .- An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. *Smithsonian Contrib. Zool.*, 1972, 101.

- EISENBERG (J.F.), MCKAY (G.M.) and JAINUDEEN (M.R.)
Reproductive behaviour of the Asiatic elephant.
Behaviour, 1971, 38, p. 193-225.
- EVANS (G.H.) .- Notes on rhinoceros in Burma. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 1905, 16, p. 555-61.
- FISCHER (R.A.) .- *The genetical theory of natural selection*. New-York, Dover, 1958.
- GARROD (A.M.) .- On the visceral anatomy of the Sumatran rhinoceros. *Proc. Zool. Soc. London*, 1873, p. 92-104.
- GATES (W.L.) .- Modeling the ice-age climate. *Science*, 1976, 191, p. 1138-1144.
- GEIST (V.) .- The evolution of horn-like organs. *Behaviour*, 1966, 27(3), p. 175-214.
- GEIST (V.) .- *Mountain sheep : A study in behaviour and evolution*. 1 vol., 413 p. Chicago, Univ. of Chicago Press., 1971.
- GEIST (V.) .- On the relation of the social evolution and dispersal in ungulates during the Pleistocene, with emphasis on the Old World Deer and the genus *Bison*. *Quaternary Res.*, 1971, 1, p. 283-315.
- GRASSE (P.P.) .- *Traité de zoologie. Mammifères ; les ordres : anatomie, éthologie, systématique*. Vol. 17, Fasc. 1, 1167 p., Paris, Masson, 1955.
- GROVES (C.P.) .- On the rhinoceroses of south east Asia. *Saugetierk. Mitt.*, 1967, 15, p. 221-237.
- HISLOP (J.A.) .- Rhinoceros and seladang, Malaya's vanishing species. In Talbot and Talbot, 1968, p. 278-283.

- HOOGERWERF (A.) .- *Udjung Kulon : the land of the last Javan rhinoceros*. 1 vol., 512 p., Leiden, E.J. Brill, 1970.
- HOOIJER (D.A.) .- The middle Pleistocene fauna of Java. In Kurth, G. *Evolution und Hominisation*, 1968, Stuttgart, G. Fischer, p. 86-90.
- HOOIJER (D.A.) and COLBERT (E.H.) .- The Plio-Pleistocene boundary in the Siwalik series of India and in Java. *Amer. J. Sci.*, 1951, 249, p. 533-538.
- HUBBACK (T.R.) .- The Asiatic two-horned rhinoceros. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 1939, 40(3), p. 594-617.
- KURT (F.) .- *Das Social verhalten des Rehes*. *Mammalia depicta*, 102 p., Hambourg, P. Carey - Verlag, 1968.
- KURTEN (B.) .- *Pleistocene Mammals of Europe : The world naturalist*, 317 p., London, Weidenfeld & Nicolson, 1968.
- LAURIE (W.A.) .- *The Ecology and behaviour of the greater one-horned rhinoceros*. Ph. D. Th. Cambridge, 1978.
- LEDGER (H.P.) and SMITH (N.S.) .- The carcass and body weight composition of the Uganda Kob. *J. Wildl. Mgmt*, 1964, 28, p. 827-39.
- LEKAGUL (B.) and McNEELY (J.A.) .- *Mammals of Thailand*. 1 vol., 758 p., Bangkok, The Association for the conservation of Wildlife, 1977.
- LINCOLN (G.A.), YOUNGSON (R.W.) and SHORT (R.V.) .- The social and sexual behaviour of the red deer stag. *J. Reprod. Fert., Suppl.*, 1970, 11, p. 71-103.
- LOCH (C.W.) .- The Javan or lesser one-horned rhinoceros and its geographical distribution. *J. Malay. Brch R. Asiat. Soc.*, 1937, 15, p. 130-149.

- MATTHEW (W.D.) .- Climate and evolution. *Ann. New-York Acad. Sci.*, 1915, 24, p. 171-318.
- MEDWAY, Lord .- The quaternary mammals of Malesia : A Review. In P. Ashton and M. Ashton (Eds), *The Quaternary Era in Malesia*. Dept. of Geog. Misc. Series n° 13, Univ. of Hull, 1972.
- MILTON (O.) and ESTES (R.) .- Burma Wildlife Survey. *Spec. Publ. Amer. Comm. Int. Wildlife Protection*, 1963, 15, p. 1-72.
- NEESE (H.C.) .- The kouprey : report on survey in southern Laos. Mimeo. 22 p. Bangkok, F.A.O., 1976.
- ORLOV (Y.A.) ed. .- Fundamentals of paleontology, 8. In *Mammals*, V.I. Gromova, ed., Springfield, Va., U.S. Dept. of Commerce, clearinghouse for Federal Scientific & Tech. Information, 1962.
- OWEN-SMITH (N.) .- The behavioural ecology of the white rhinoceros. 786 p., Ph. D. Th., Univ. of Wisconsin, 1973.
- OWEN-SMITH (N.) .- On territoriality in ungulates and an evolutionary model. *Q. Rev. Biol.*, 1977, 52, 1-38.
- POCOCK (R.I.) .- Some cranial and dental characters of the existing species of Asiatic rhinoceros. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1944-1945, 114, p. 437-450.
- ROMER (A.S.) .- *Vertebrate paleontology*. 1 vol., 468 p., Chicago, Chicago Univ. Press, 1966.
- SCHALLER (G.B.) .- The deer and the tiger. 1 vol., 360 p., Chicago, Chicago Univ. Press, 1967.
- SCHALLER (G.B.) and LAURIE (A.) .- Courtship behaviour of the wild goat. 1974, *Z. Säugertierk.*, 39, p. 115-27.

- SCHENKEL (R.) and SCHENKEL-HULLIGER (L.) .- *Ecology and behaviour of the black rhinoceros*. A field study. *Mammalia depicta*, 101 p., Hambourg, P. Carey-Verlag, 1969.
- SCHENKEL (R.) and SCHENKEL-HULLIGER (L.) .- The Javan rhinoceros in Ujung Kulon Nature Reserve. Its ecology and behaviour. *Acta trop.*, 1969, 26, p. 97-135.
- SCHENKEL (R.) and SCHENKEL-HULLIGER (L.) .- Ujung Kulon Nature Reserve Protection and Management Programme. In P. Jackson (ed.), *World Wildlife Yearbook*, 1976-77, p. 129-32.
- SIMPSON (G.G.) .- The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1945, 85, p. 1-350.
- SODY (H.) .- Das Javanische Nashorn, *Rhinoceros sondaicus*, historisch und biologisch. *Zeit. f. Säugertierk.*, Berlin, 1959, 24, p. 109-240.
- TALBOT (L.) .- A look at threatened species. *Oryx*, 1960, 5, 4/5, p. 153-293.
- THENIUS (E.) and HOFER (H.) .- *Stammesgeschichte der Säugetiere*. 1 vol., 322 p., Berlin, Springer Verlag, 1960.
- U TUN YIN .- Wild animals of Burma. *Rangoon Gazette Ltd.*, Rangoon, 1967, 301 p.
- VAN GULIK (R.H.) .- *The gibbon in China*. 123 p., Leiden, E.J. Brill, 1967.
- WOOD (H.E.) .- Trends in Rhinoceros evolution. *New-York Acad. Sci.*, 1941, ser. 2, vol. 3, p. 83-96.