

LES RHINOCÉROS (MAMMALIA, PERISSODACTYLA) DU NÉOGÈNE DE L'UGANDA

Claude GUÉRIN *

* Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, UA 11 du CNRS, Centre des Sciences de la Terre,
Université Claude Bernard-Lyon I, 27-43 Bd du 11 novembre, F-69622 VILLEURBANNE Cedex

ABRIDGED ENGLISH VERSION

Over 60 fossils from the Uganda sector of the Western Rift Valley belong to rhinoceroses, of which 50 can be assigned with confidence at the specific level.

The earliest rhinoceros remains from the basin, found in the Kisegi Formation, belong to *Paradiceros mukirti*, a species which lived in the latter part of the middle Miocene (ca 14 to 13 Ma). Late Miocene and Pliocene formations (Nkondo, Warwire, Hohwa) and Pleistocene levels (Behanga, Nyabusosi) have yielded the extinct 'white' rhinoceros *Ceratotherium praecox* while the 'black' rhinoceros *Diceros bicornis*, has been found in the same levels. Thus, the chronological range of the species *D. bicornis* is longer (5 Ma) than previously thought (4 Ma). No examples of *Brachypotherium* have been recorded from the Uganda side of the valley.

Detailed descriptions and measurements of the specimens are provided where the preservation is good enough.

I. INTRODUCTION

Les premiers restes de rhinocéros recueillis dans les "couches de Kiso" ont été décrits par A.T. Hopwood (1926, p. 13-26; 1939, p. 308-316). D'autres ont été signalés par W.W. Bishop en 1969.

L'existence d'un mélange de faunes d'âges différents dans cette prétendue formation a été établie par H.B.S. Cooke et S.C. Coryndon en 1970; les premiers résultats biostratigraphiques sont dus à V.J. Maglio (1973) et J.M. Harris & T. White (1979). Ces derniers attribuent aux Suidae de Behanga (= Nyabusosi) l'âge du Membre G de la Formation de Shungura à l'Omo.

De nouvelles recherches sur le terrain ont été entreprises par l'Uganda Palaeontology Expedition (U.P.E.), dirigée par M. Pickford, B. Senut et D. Hadoto. Dès 1987, M. Pickford publie la première séquence biostratigraphique de la région. La même année, des restes de Rhinocerotidae d'âge Pléistocène inférieur sont indiqués par B. Senut *et al.* dans la Formation de Nyabusosi. En 1988, M. Pickford *et al.* signalent des fragments dentaires de Rhinocéros (dont certains attribués avec doute à *Brachypotherium* sp.) dans la Formation de Nkondo, qui révèlent un climat humide et dont l'âge serait équivalent aux niveaux Omo I de C. Arambourg (= Omo 0 de F.C. Howell & Y. Coppens), Chemeron Extension N et peut-être Kanapoi, et en tout état de cause plus ancien que celui des Formations de Hadar, Shungura, Est et Ouest Turkana.

En 1989, M. Pickford *et al.* donnent une stratigraphie révisée et mettent en évidence l'existence de niveaux miocènes: l'ensemble fossilifère commence dans les niveaux de Kisegi et s'étend jusqu'à ceux de Nyabusosi, depuis environ 12 à 13 Ma jusqu'à l'Actuel; il est contemporain de plusieurs formations du lac Baringo: Mpesida, Lukeino, Chemeron, Kapthurin et Kokwob. Ces résultats sont confirmés in M. Pickford *et al.* (1990; 1992) et la dernière publication fait état d'une prédétermination par C. Guérin d'un *Paradiceros* dans le niveau de Kisegi, dont l'âge est attribué de ce fait à la fin du Miocène moyen, vers 14 Ma.

L'ensemble de ces résultats est repris en détail dans le volume I de la présente monographie (Pickford, Senut & Hadoto, 1993).

II. MATÉRIEL

Nous disposons actuellement (mai 1994) d'une cinquantaine de restes de rhinocéros recueillis par l'U.P.E.

1. FORMATION DE NYABUSOSI (1,8 Ma environ)

NY 15'91 (loc. NY 5) : fragment distal de tibia.
NY 19'86 (loc. NY 3) : fragment distal de tibia.
NY 237'90 (loc. NY 22) : fragment distal de métapode médian.

2. MEMBRE DE HOHWA (2,6 Ma environ)

HO 21'90 (loc. HO 11) : phalange II latérale.
HO 27'89 (loc. HO 8) : M³ droite.

3. FORMATIONS DE WARWIRE (4,5 Ma environ), DE NKONDO/WARWIRE (4,5 à 5 Ma environ) ET DE NKONDO (5 Ma environ)

NK 19'88 (loc. NK 39) : fragment de cubitus.
NK 24'88 (loc. NK 39) : magnum incomplet.
NK 139'88 (loc. NK 82) : fragment proximal d'un métatarsien III droit.
NK 238'88 (loc. NK 45) : fragment de prémolaire supérieure.
NK 255'88 (loc. NK 86) : fragment de molaire supérieure.
NK 274'89 (loc. NK 118) : fragment de molaire supérieure gauche.
NK 443'88 (loc. NK 44) : fragment proximal de métacarpien III droit.
NK 472'89 (loc. NK 106) : fragments de molaire supérieure et de molaire inférieure.
NK 478'86 (loc. NK 50) : fragment de molaire inférieure.
NK 506'86 (loc. NK 51) : fragment de molaire supérieure.
NK 520'88 (loc. NK 28) : fragment de molaire supérieure.
NK 521'88 (loc. NK 28) : fragment de molaire inférieure.
NK 570'89 (loc. NK 123) : fragment de molaire inférieure.
NK 642'88 (loc. NK 17) : 4 fragments de dents jugales.
NK 646'88 (loc. NK 101) : fragments de molaires supérieures.
NK 690'86 (loc. NK 72) : fragment de molaire supérieure.
NK 691'89 (loc. NK 39) : pyramidal.
NK 699'88 (loc. NK 25) : 57 fragments de dents dont 17 de dents supérieures et 10 de dents inférieures.
NK 732'89 (loc. NK 115) : fragment de troisième molaire de lait inférieure droite.
NK 811'89 (loc. NK 125) : incisive vestigiale.
NK 922'89 (loc. NK 69) : fragment de M³ droite.
NK 1035'89 (loc. NK 82) : fragment de molaire supérieure.
NK 1131'89 (loc. NK 127) : 3 fragments de jugale supérieure droite.
NK 1138'89 (loc. NK 127) : fragment de M³ droite.
NK 1202'89 (loc. NK 129) : M₃ gauche.
NK 1219'89 (loc. NK 4) : fragment de molaire inférieure.
NK 1301'89 (loc. NK 52) : fragment de molaire supérieure.
NK 1377'89 (loc. NK 52) : avant-dernière ou dernière prémolaire inférieure droite.
NK 1378'89 (loc. NK 52) : fragment de molaire supérieure.
NK 1449'89 (loc. NK 38) : fragment de prémolaire inférieure.
NK 1548'89 (loc. NK 58) : M₃ et 4 fragments de molaires inférieures.
NK 1645'89 (loc. NK 38) : 2 fragments de molaires (une supérieure, une inférieure).
NK 1548'89 (loc. NK 58) : fragment de molaire inférieure.
NK 1647'89 (loc. NK 38) : phalange II latérale.
NK 2116'89 (loc. NK 78) : phalange II latérale.
NK 2578'89 (loc. NK 33) : fragment de prémolaire inférieure.

NK 2716'89 (loc. NK 72) : deuxième prémolaire inférieure droite.
NK 19'88 (loc. NK 39) : humérus gauche complet.

4. FORMATION KISEGI (14 Ma environ)

KI 1'91 : ensemble composé d'un calcanéum droit en assez bon état, d'un astragale subcomplet, d'un cuboïde incomplet et d'un fragment de magnum.

A tout ce matériel s'ajoutent les pièces de la "Kaiso Formation" recueillies par E.J. Wayland et beaucoup plus tard par W.W. Bishop. Les premières ont été déposées en 1923 et 1925 au British Museum (Natural History) de Londres :

M 1216 : fragment de molaire supérieure (type de "*Rhinoceros scotti*"), dont l'âge serait de 2,3 à 2,6 Ma (M. Pickford, comm. pers.).

M 1217 : ensemble de même âge que le fragment précédent, constitué de l'épiphyse distale d'un cubitus juvénile, d'un naviculaire incomplet et des deux tiers proximaux d'un métatarsien IV.

M 25135 : ensemble de quatre fragments de dents trouvés au "SW de Kaiso Village, N. River Howa", dans un niveau d'âge semblable.

Be I (20.7.63) : pyramidal gauche, trouvé par W.W. Bishop à Behanga I, formation qui, selon M. Pickford, date de 1,8 Ma.

III. DÉTERMINATION SYSTÉMATIQUE

L'ensemble de ce matériel doit être attribué aux trois espèces *Ceratotherium praecox*, *Diceros bicornis* et *Paradiceros mukirii*.

Ceratotherium praecox Hooijer & Patterson, 1972

Ceratotherium praecox a été défini en 1972 dans les gisements kenyans de Kanapoi et Ekora par D.A. Hooijer et B. Patterson. Il semble toutefois que quelques auteurs antérieurs aient eu l'intuition qu'une espèce proche du rhinocéros blanc actuel, mais plus primitive, existait dans le Pliocène d'Afrique. C'est ainsi que A.T. Hopwood (1926) décrit une dent de Kaiso Village (coll. E.J. Wayland) comme *Rhinoceros scotti* nov. sp. ; H.B.S. Cooke et S.C. Coryndon (1970) la considèrent "indistinguishable from the upper first molar in the living *Ceratotherium simum*". C'est ainsi également que W.O. Dietrich (1942 a, b; 1947) décrit sous le nom de *Serengeticerus efficax* des fossiles provenant de la région qui sera plus tard celle de Laetoli en Tanzanie. Le matériel signalé par W.O. Dietrich est abondant mais n'est pas homogène et regroupe des fossiles issus de niveaux différents, appartenant en général à *C. praecox* mais aussi à son descendant *C. germanoaffricanum*, et même parfois à *D. bicornis*. Toujours en 1972, D.A. Hooijer décrit l'abondante collection sud-africaine de Langebaanweg ; il obtient d'excellents résultats concernant l'anatomie du crâne et des dents mais se refuse à distinguer le squelette post-crânien de celui des *Diceros* et *Ceratotherium* quaternaires et actuels, qu'il ne différencie d'ailleurs pas. C'est l'étude des restes découverts lors des récentes fouilles à Laetoli et à Hadar qui m'a permis de caractériser le squelette post-crânien de *C. praecox* (Guérin, 1987 et sous presse).

Par rapport aux *Ceratotherium simum* actuels, le crâne reste relativement court et large. Le toit crânien plutôt bas, plutôt concave, est élargi, notamment au niveau du fond de l'échancrure nasale. L'arrière-crâne raccourci se caractérise par une face occipitale moins étirée en arrière et donc moins oblique ; cette face, très large au niveau des protubérances occipitales externes mais dont la largeur maximale est assez faible, comporte au milieu de son bord dorsal une encoche médiane large et peu profonde. Les nasaux sont très épais, l'échancrure nasale s'étend loin en arrière. La constriction transversale post-orbitaire est assez peu marquée. La largeur au niveau des arcades zygomatiques est forte. Le palais est étroit.

Les dents dotées d'un fût élevé recouvert de ciment sont déjà bien hypsodontes mais moins que chez l'espèce actuelle. Les P², P³ et P⁴ sont toujours munies d'un crochet, parfois d'une crista, et présentent assez rarement une médifossette fermée ; on y observe une constriction du protocône ; elles possèdent souvent un cingulum labial ; pour P³ et P⁴, l'ex-

trémité linguale du protolophe s'étend vers l'arrière au-delà de la mi-longueur de la dent. Les molaires présentent un net pli du paracône, et un protocône muni d'une constriction ; le crochet est toujours présent, la crista est fréquente et il existe très souvent une médifossette fermée. Pour les jugales inférieures, les prémolaires dépourvues de cingulum longitudinaux présentent parfois une fossette postérieure par fermeture de la vallée transversale correspondante ; les molaires comme les prémolaires ont le plus souvent des vallées à profil transversal en V aigu ; à leur débouché, il y a une importante différence de niveau entre les vallées postérieure et antérieure, celui de cette dernière se situant très au dessus du collet. Le squelette post-crânien se caractérise par l'allongement des grands os des membres, dont l'allure est relativement gracile. L'humérus est long. Le radius est sensiblement plus long que chez *C. simum* avec une épiphyse proximale plus massive mais une épiphyse distale dont les dimensions sont du même ordre, et qui est donc relativement plus petite. Les proportions des carpiens sont différentes. Les métapodes sont plus longs et plus minces, avec une articulation proximale plus étroite et plus profonde, une diaphyse plus grêle. L'astragale est large, le calcanéum long et élancé (Guérin, 1987 et sous presse).

a) Synonymie simplifiée

1926 : *Rhinoceros scotti* nov. sp. ; Hopwood
1942 a : cf. *Ceratotherium simum* (partim) et Vorfahr des *Ceratotherium simum* ; Dietrich
1942 b : *Serengeticerus efficax* nov. gen. nov. sp. ; Dietrich
1947 : *Serengeticerus efficax* ; Dietrich
1947 : *Atelodus germanoaffricanus* ; Arambourg
1969 : *Ceratotherium simum germanoaffricanum* ; Hooijer
1972 : *Ceratotherium simum germanoaffricanum* ; Hooijer
1979 : *Ceratotherium praecox* ; Guérin
1987 : *Ceratotherium praecox* ; Guérin

b) Description

Denture

La M³ droite HO 27'89 présente une usure moyenne ; elle se caractérise par une médifossette fermée, une constriction du protocône bien marquée sur sa face antérieure et une forte constriction du métacône sur ses faces antérieure et postérieure. Les dimensions (longueur absolue 85 mm, longueur anatomique 71 mm, largeur 70 mm) sont remarquablement grandes et se situent près de la limite supérieure de variation de l'espèce (Guérin, 1987, tabl. 9-5 et 9-6).

La première ou deuxième molaire supérieure gauche NK 274'89 est très usée et incomplète dans son angle postéro-labial. L'ectolophe ondulé au pli du paracône à peine visible est caractéristique du genre. On observe une double médifossette fermée par coalescence de deux cristas et d'un crochet. Le protocône montre les traces d'une forte constriction. La largeur atteint 60 mm, valeur proche de la limite inférieure de variation.

Les fragments de jugales supérieures NK 1131'89, NK 1301'89, NK 1390'89 et NK 1645'89 appartiennent aussi à *C. praecox*.

La troisième molaire inférieure droite NK 1548'89 est relativement peu usée ; elle est bien hypsodonte et ses deux lobes sont séparés sur une bonne partie de la hauteur du fût ; on observe des traces de cingulum postérieur et labial. Sur la table d'usure, les croissants sont presque à angles droits. Les dimensions (longueur 58 mm, largeur 35,5 mm) sont supérieures aux valeurs moyennes relevées à Laetoli.

Les fragments de jugales inférieures NK 570'89 et NK 1548'89 sont à rapporter à *C. praecox*.

L'hotype de *Rhinoceros scotti* Hopwood (spécimen M 12616, Natural History Museum de Londres) est, comme l'avaient vu H.B.S. Cooke et S.C. Coryndon (1970), une première molaire supérieure gauche. Le degré d'usure est moyen et il manque le quart antéro-externe (Hopwood, 1926, pl. 3, fig. 17). Elle comporte une médifossette fermée, et le protocône est faiblement étranglé ; l'émail est chagriné. La largeur peut être estimée à environ 68 mm. Au stade d'usure de cette dent, l'extrémité linguale du protolophe ne s'étend pas vers l'arrière au-delà de la moitié de la longueur de la médifossette ; près du collet, la même extrémité atteint l'arrière de la médifossette. Les caractères morphologiques sont ceux de *Ceratotherium* et le dernier correspond plus à *C. praecox*, ce que corrobore l'âge de 2,3 à 2,6 Ma attribué par M. Pickford à ce fossile.

Os longs

L'humérus gauche de la Formation de Nkondo (Pl. I : fig. 1, 2) est à peu près complet en dépit de plusieurs fractures. Ses principaux caractères morphologiques, en particulier la brièveté de la distance trochiter-tubérosité deltoïdienne, et la coulisse bicapitale symétrique du fait de la position médiane du tubercule intermédiaire, sont communs aux genres *Ceratotherium* et *Diceros* et sont typiques de la sous-famille des Dicerotinae (Guérin, 1980b). Les dimensions (Tabl. I) sont voisines de celles de deux *C. praecox* de la Formation d'Hadar. Les proportions (Fig. 1) montrent que l'os est allongé et relativement mince, comme tous les os longs de *C. praecox* (Guérin, 1987 et sous presse) : toutes les dimensions sont proches du maximum observé chez les *D. bicornis* fossiles et de la moyenne des *C. simum* actuels, mais la longueur est plus forte. Les deux spécimens de *C. simum* fossiles cités en référence sont en fait des *C. mauritanicum* de Ternifine en Algérie ; je ne dispose pas d'humérus de *C. germanoaffricanum* qui devraient être beaucoup plus trapus.

Tableau I - Dimensions comparées de l'humérus de *Ceratotherium praecox* de la Formation de Nkondo (mm)

Humérus														
variables	Ouganda	<i>Ceratotherium praecox</i>				<i>Ceratotherium simum</i> fossiles				<i>Diceros bicornis</i> plio-pléistocènes				
		valeurs	nb	moyenne	mini	maxi	nb	moyenne	mini	maxi	nb	moyenne	mini	maxi
1: Longueur	436	2	447,5	439	456	1	415			5	394	349	422	29,249
2: DT prox.	178	2	187,5	181	194	0				4	166,6	154,5	182	11,412
3: DAP prox.	170	2	168,3	165	171,5	0				3	162	149	182	17,578
4: DT mini. dia.	76,5	2	77,5	74	81	2	79,75	79,5	80	5	72,8	67	80	4,868
5: DAP dia.	76	2	84	82	86	2	89,5	84	95	5	76,5	42	80	3,674
6: DT distal	174	2	190	188	192	1	160,5			5	166,7	156,5	176	7,155
7: DAP distal	121,5	2	128	124	132	1	124			4	108,3	93	122	12,842
Ceratotherium simum holocènes et actuels														
variables	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	<i>Diceros bicornis</i> holocènes et actuels								
						nb	moyenne	mini	maxi	écart type				
1: Longueur	10	414,7	390	445	18,679	29	408,8	369	460	22,091				
2: DT prox.	12	175,7	162	197	11,094	33	159,4	132	184	13,83				
3: DAP prox.	12	175,3	158	198	11,484	31	160,3	144	196	12,959				
4: DT mini. dia.	12	80	73,5	90	4,793	31	64,2	53,5	76,5	5,367				
5: DAP dia.	12	88	76,5	106	9,003	31	70	57,5	82,5	6,58				
6: DT distal	12	169,1	157	184	9,246	33	157,9	142	183,5	9,721				
7: DAP distal	12	120,5	111,5	135	7,146	33	106,2	92	118	6,962				

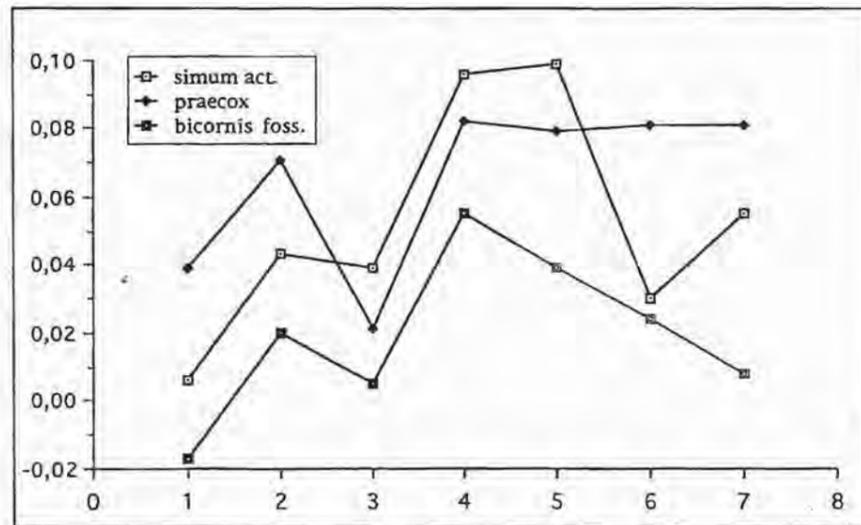


Figure 1 - Diagramme des rapports des humérus des rhinocéros plio-pléistocènes et actuels d'Afrique. En ordonnée, différences logarithmiques avec *D. bicornis* actuel ; en abscisse, variables du tableau I.

Carpies, tarsiens et métapodes

Le pyramidal NK 691'89 est très bien conservé (Pl. I : fig. 3, 4, 5). La face antéro-externe est plus large que haute. La face postéro-externe possède une facette articulaire proximale longue et trapézoïdale, plus haute latéralement que médialement, et une facette articulaire distale triangulaire beaucoup plus haute du côté latéral que du côté médial. La face proximale est rectangulaire, et la face distale est en demi-ellipse. Ces caractères anatomiques sont ceux des *C. simum* actuels (Guérin, 1980b).

La comparaison des dimensions (Tabl. II) montre que la longueur est un peu faible, mais que largeur et hauteur sont un peu plus fortes que la moyenne d'un échantillon de 13 à 14 *C. praecox*. La figure 2 est un diagramme de dispersion des largeurs en fonction des hauteurs chez *Ceratotherium* et *Diceros* : le spécimen de la Formation de Nkondo se situe parfaitement dans le nuage des *C. praecox*.

Tableau II - Dimensions comparées du pyramidal de *C. praecox* NK 691'89 de la Formation de Nkondo (mm)

Pyramidal																
variables	Ouganda	<i>Ceratotherium praecox</i>					<i>Ceratotherium simum</i> plio-pléistocènes					<i>Diceros bicornis</i> plio-pléistocènes				
		valeurs	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	nb	moyenne	mini	maxi
1: Longueur	45,5	13	49	40,5	57,5	4,865	8	50,3	34,5	58,5	8,268	3	43,5	42	45	1,5
2: largeur	65	14	61,5	57	69	3,456	6	71,3	65	75	3,945	3	56,8	56	57,5	0,764
3: hauteur	61,5	13	58,1	51	69	4,811	7	62,1	57	73	6,161	3	50,7	47,5	53	2,843
Ceratotherium simum actuels																
variables	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	<i>Diceros bicornis</i> actuels										
						nb	moyenne	mini	maxi	écart type						
1: Longueur	11	47,4	42	54	3,886	25	42,1	37,5	49	3,032						
2: largeur	11	64,6	58,5	71,5	3,47	26	55,6	46,5	61	3,565						
3: hauteur	11	55,4	51,5	61	2,836	26	51,2	41	60	4,322						

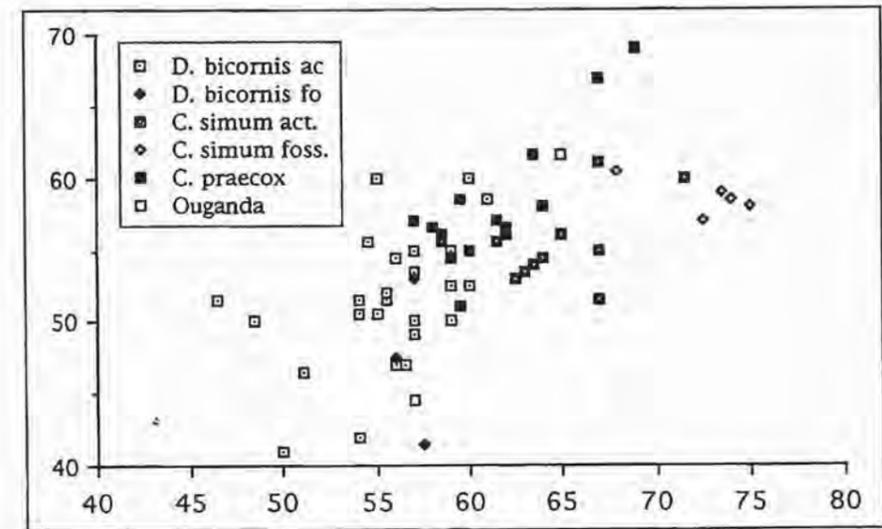


Figure 2 - Diagramme de dispersion des largeurs des pyramidaux en fonction de leur hauteur chez les rhinocéros plio-pléistocènes et actuels d'Afrique. En ordonnée, les hauteurs.

Le magnum NK 24'88 est incomplet (Pl. I : fig. 6, 7), son apophyse postérieure est brisée. Il se caractérise par sa face antérieure très étirée transversalement, et son articulation distale bien élargie en avant, ce qui correspond bien au genre *Ceratotherium* (Guérin, 1980b). Le tableau III montre que la largeur et la hauteur sus-articulaire se situent dans l'intervalle de variation d'un lot de 9 à 10 *C. praecox*, et parmi les plus grands spécimens. Le diagramme de dispersion

de ces deux variables (Fig. 3) confirme parfaitement l'attribution à *C. praecox* du magnum de la Formation de Nkondo.

Un naviculaire de la collection Wayland (qui fait partie du lot M 12617 du Natural History Museum), incomplet côté médial, est long de 72 mm, ce qui est pratiquement identique à la moyenne d'un lot de 7 *C. praecox* (65,5 à 77 mm, moyenne 71,6).

Enfin, le même lot de la collection Wayland contient le tiers proximal d'un métatarsien IV gauche dont les dimensions (DT proximal 56,5 mm, DAP proximal 47 mm) dépassent celles des plus forts *D. bicornis* connus. Il pourrait bien s'agir de *C. praecox*, pour lequel aucun exemplaire de cet os n'a été recueilli jusqu'ici.

Tableau III - Dimensions comparées du magnum de *C. praecox* NK 24'88 de la Formation de Nkondo (mm)

Magnum																
	Ouganda	<i>Ceratotherium praecox</i>					<i>Ceratotherium simum</i> plio-pléistocènes					<i>Diceros bicornis</i> plio-pléistocènes				
variables	valeurs	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	nb	moyenne	mini	maxi	écart type
1: largeur ant.	57,5	9	55,5	53	59,5	2,291	1	61				1	45			
2: H. sus-artic.	69	10	64,7	60	70	2,887	1	78,5				1	56			
		<i>Ceratotherium simum</i> actuels					<i>Diceros bicornis</i> actuels									
variables		nb	moyenne	mini	maxi	écart type	nb	moyenne	mini	maxi	écart type					
1: largeur ant.		10	57,4	53	62,5	2,381	24	47,7	43	62,5	2,381					
2: H. sus-artic.		10	59,5	56	65	2,858	15	56,6	51	65	2,858					

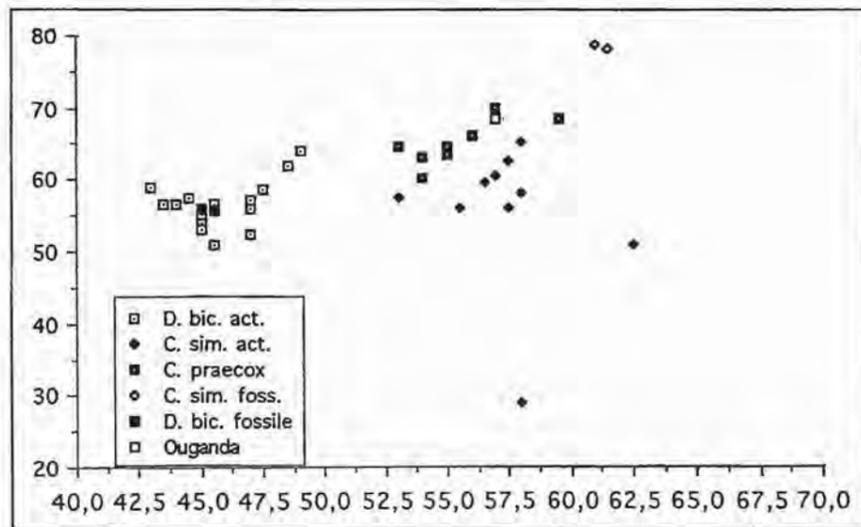


Figure 3 - Diagramme de dispersion des largeurs des magnums en fonction de leur hauteur sus-articulaire chez les rhinocéros plio-pléistocènes et actuels d'Afrique. En ordonnée, les hauteurs.

c) Affinités, distribution, écologie

Il semble que la lignée des *Ceratotherium* s'enracine parmi le groupe des grands *Diceros* du Miocène supérieur circum-méditerranéen, sans qu'il soit actuellement possible de trancher entre *Diceros pachygnathus* (pour lequel nous conservons l'acception de Gaudry), *D. neumayri* et *D. douariensis*.

Pour plus de détails sur les gisements à *C. praecox* et leur âge, on se reportera aux travaux de M. Beden (1979), D.A. Hooijer (1969, 1973) et C. Guérin (1980a, 1987).

Ethiopie

Omo, Formation de Mursi (4 Ma) et base de la Formation de Shungura (de 3,2 à 2,8 Ma).
Hadar, Membre du Sidi Hakoma (de 3,3 à 2,8 Ma).

Kenya

Aterir Beds (environ 4 Ma).
Chemeron Formation, lac Baringo (entre 2 et 3 Ma).
Est Turkana (Est Rodolphe), Koobi Fora, Formation de Kubi Algi (Harris, 1983).
Ekora (un peu plus ancien que 4 Ma).
Kanapoi (entre 4,3 et 4,1 Ma).
Lothagam (de 4,4 à 4,1 Ma pour Beden 1979, mais Lothagam I aurait 6 Ma pour Hooijer 1973).
Lukeino (6,7 à 6 Ma), mais la détermination des rhinocéros est à vérifier.
Mpesida (7 Ma).

Tanzanie

Laetoli, Laetoli Beds (environ 3,8 Ma).

Afrique du Sud

Langebaanweg (5 à 4 Ma).
Swartlinjes Farm (Pliocène).

L'espèce n'est donc pour l'instant connue qu'en Afrique orientale et australe, dans une période de temps comprise entre environ 7 et 3 à 2,5 millions d'années.

L'hypsodontie déjà très marquée et l'inclinaison de la face occipitale qui trahit un port de tête bas montrent à l'évidence que *Ceratotherium praecox* était un habitant de la savane, tondeur d'herbes, et tout particulièrement de graminées; ses descendants ne feront que perfectionner les adaptations correspondantes. Toutefois, bien que sa stature dépasse celle du rhinocéros blanc actuel, il est beaucoup moins graviportal que lui: il devait donc être sensiblement plus mobile. Par ailleurs son mode de vie devait être assez semblable, avec des exigences écologiques du même ordre, en particulier la nécessité de ne pas trop s'éloigner d'un point d'eau; il était probablement aussi non territorial et devait constituer de petits groupes.

Diceros bicornis (Linnaeus, 1758)

L'actuel rhinocéros "noir" est connu depuis longtemps dans bien des gisements du Pliocène et du Pléistocène d'Afrique orientale et australe (Hooijer, 1969; Harris, 1983; Guérin, 1979, 1980a, b, 1985, 1987), mais le matériel disponible est trop pauvre pour qu'il ait fait l'objet d'une distinction systématique. Dans l'état actuel de nos connaissances, le distinguo ne semble pas dépasser le niveau subsppécifique (Guérin, 1987).

a) Description

Denture

Une M₃ gauche de la Formation de Warwire, très usée et abîmée, insérée dans un fragment de mandibule, est longue de 50 mm et large de 29,5 mm. Elle est de toute évidence brachyodonte, ce qui, joint à ses dimensions, permet de l'attribuer à *D. bicornis*.

Les fragments de dents jugales NK 238'88, NK 478'86, NK 1035'88, NK 1378'89 et les ensembles de fragments dentaires correspondant aux numéros NK 446'89 (loc. NK 106) et NK 699'88 (loc. NK 25) appartiennent très probablement, du fait de leur brachyodontie, à *D. bicornis*. Il en est sans doute de même d'une incisive inférieure vestigiale en bouton, sans trace d'usure, dont la couronne haute de 13,5 mm a pour diamètres à la base 10 et 12 mm.

Os longs

Le cubitus de la Formation de Nkondo est incomplet ; la seule dimension mesurable est le diamètre transversal articulaire proximal, qui atteint 87,5 mm. Cette valeur est un peu inférieure à la moyenne de 31 *D. bicornis* actuels (92,4 mm) et beaucoup plus faible que la moyenne de 11 *C. simum* actuels (108,2 mm). Je ne dispose d'aucun exemplaire de cet os pour *D. bicornis* fossile, *C. simum* fossile ni *C. praecox*, mais pour des raisons biométriques je le rapprocherai plus volontiers de *D. bicornis*.

Deux fragments distaux de tibias NY 15'91 et NY 19'86 proviennent de la Formation de Nyabusosi, dont l'âge serait de 1,8 Ma. Leurs diamètres transversal distal et antéropostérieur distal sont respectivement 95,5 x 73 mm et 103,5 x 79 mm. Le diagramme de dispersion (Fig. 4) montre que les deux os se situent parmi le nuage des *D. bicornis*.

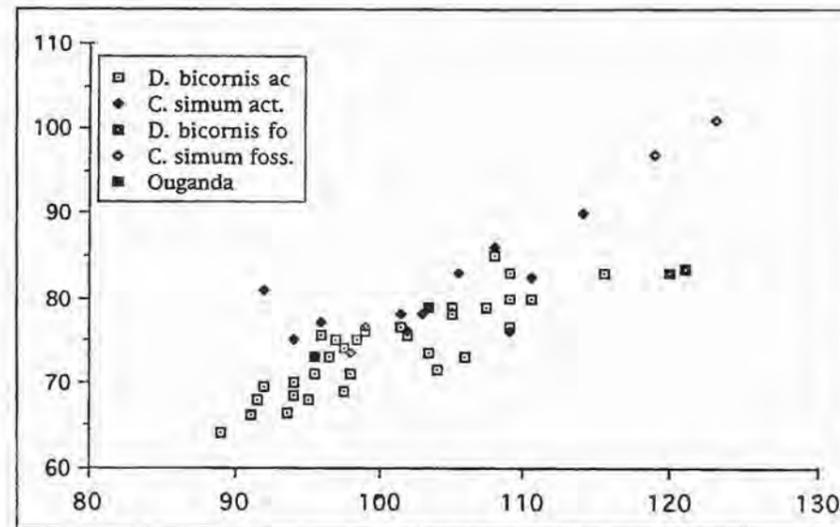


Figure 4 - Diagramme de dispersion des diamètres transversaux distaux des tibias en fonction de leurs diamètres antéro-postérieurs chez les rhinocéros plio-pléistocènes et actuels d'Afrique. En ordonnée, diamètres antéro-postérieurs.

Carpéens, tarsiens et métapodes

Le pyramidal de la collection W.W. Bishop trouvé à Behanga I (Be I 20.7.63) présente les caractères morphologiques de *D. bicornis* (Guérin, 1980b). Ses dimensions (longueur 39 mm, diamètre transversal 57 mm, hauteur 44 mm) correspondent elles aussi à *D. bicornis*, comme le montre sa position dans le diagramme de dispersion de la figure 2. Rappelons que la pièce provient d'un niveau datant de 1,8 Ma.

La seule dimension mesurable sur le métacarpien III gauche NK 443' 88 (loc. NK 44) est le diamètre transversal proximal, qui atteint 56,5 mm. Le tableau IV montre que cette valeur est inférieure à la plus faible d'un lot de 8 *C. praecox*, et qu'elle est à peine supérieure au minimum observé sur un lot de 35 *D. bicornis* actuels. C'est donc à *D. bicornis* que j'attribue ce fragment, d'autant que les rares caractères qualitatifs observables correspondent aussi à cette espèce.

La moitié proximale de métatarsien III droit NK 139'88 doit, elle aussi, être attribuée à *D. bicornis* d'après ses caractères morphologiques et ses dimensions (Tabl. IV). Le diagramme de dispersion du diamètre transversal proximal en fonction du diamètre antéropostérieur (Fig. 5) montre que l'os se place dans le nuage constitué par les *D. bicornis* actuels et fossiles.

Tableau IV - Dimensions comparées des métapodes médians de *D. bicornis* NK 443'88 et NK 139'88 de la Formation de Nkondo (mm)

Mc III																
	Ouganda	<i>Ceratotherium praecox</i>					<i>Ceratotherium simum</i> plio-pléistocènes					<i>Diceros bicornis</i> plio-pléistocènes				
variables	valeurs	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	nb	moyenne	mini	maxi	écart type
DT prox.	56,5	8	67,3	60,5	76	4,613	8	76,2	60,5	84	7,937	1	60,5			
Ceratothérium simum actuels																
		nb	moyenne	mini	maxi	écart type										
DT prox.		12	68,5	64	76	3,589										
Diceros bicornis actuels																
		nb	moyenne	mini	maxi	écart type										
DT prox.		35	61,1	54,5	70,5	4,097										
Mt III																
	Ouganda	<i>Ceratotherium praecox</i>					<i>Ceratotherium simum</i> plio-pléistocènes					<i>Diceros bicornis</i> plio-pléistocènes				
variables	valeurs	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	nb	moyenne	mini	maxi	écart type	nb	moyenne	mini	maxi	écart type
DT prox.	47	10	54,1	50	58	2,881	3	53,3	51	58	4,041					
DAP prox.	45	8	50,3	46	54	2,725	1	46,5								
Ceratothérium simum actuels																
		nb	moyenne	mini	maxi	écart type										
DT prox.		12	55,8	51,5	64,5	3,576										
DAP prox.		11	49,4	46	53	2,192										
Diceros bicornis actuels																
		nb	moyenne	mini	maxi	écart type										
DT prox.		34	49	43,5	58,5	3,425										
DAP prox.		34	48,6	40	56,5	3,403										

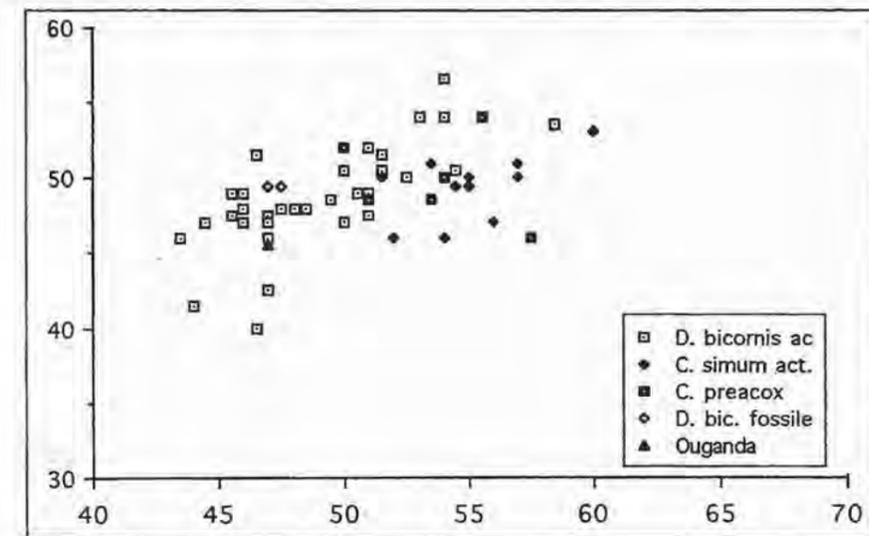


Figure 5 - Diagramme de dispersion des diamètres proximaux du métatarsien III en fonction de leurs diamètres antéro-postérieurs chez les rhinocéros plio-pléistocènes et actuels d'Afrique. En ordonnée, diamètres antéro-postérieurs.

b) Affinités, distribution, écologie

D. bicornis est connu au Plio-Pléistocène dans les gisements suivants :

Ethiopie

Omo, Formation de Mursi (4 Ma) et tous les membres (de A à K/L) de la Formation de Shungura. Hadar.

Kenya

Naivasha.
Kaphthurin Formation.
Est Turkana (Est Rodolphe), Koobi Fora, Formation de Kubi Algi (Harris, 1983).
Kanam.
Kanjera.
Malewa River.

Tanzanie

Laetoli, Laetolil Beds (environ 3,8 Ma).
Olduvai.

Ouganda

Walasi Hill.

Zambie

Broken Hill.

Afrique du Sud

Makapansgat.
Hopefield.
Limeworks Cave.
Draaihoek.
Côte du Zouloulund.

L'espèce n'est donc pour l'instant connue à l'état fossile qu'en Afrique orientale et australe, depuis une époque qu'on croyait remonter à 4 millions d'années. Les nouvelles découvertes en Ouganda montrent qu'elle existe en fait depuis 5 millions d'années.

D. bicornis se trouve actuellement dans des environnements variés, de la savane à la steppe à épineux et à la forêt de montagne, mais ne pénètre pas en forêt dense. On peut le rencontrer jusqu'à 3000 m d'altitude. L'espèce recherche de petits buissons au sein des herbes. Elle mange essentiellement des épineux, des petits buissons, des racines, des branches, quelques herbacées ; elle consomme en outre des plantes succulentes et des fruits (melons sauvages, acacias), surtout en pays sec, et cherche aussi des racines. Les plantes dont se nourrit le rhinocéros noir appartiennent à une vingtaine de genres. Il boit tous les jours si l'eau est abondante, beaucoup moins souvent si l'eau est rare ; il peut parcourir une quinzaine de km pour aller boire (Guérin, 1980b).

Paradiceros mukirii Hooijer, 1968

Ce petit Dicerotinae a été défini dans le Miocène supérieur de Fort Ternan (Kenya).

Un ensemble KI 1'91 de 3 tarsiens appartenant sans doute au même individu a été découvert avec un fragment de carpien dans la Formation de Kisegei (M. Pickford *et al.*, 1992).

a) Description

Carpiens et tarsiens

Le carpien est un fragment antérieur mal conservé de magnum. La pièce, très petite, n'est pas mesurable.

Le calcanéum droit est en assez bon état (Pl. II : fig. 1-4) et présente les dimensions suivantes :

- hauteur	92,5 mm	- DT sustentaculum	50 mm
- DT tubérosité	36 mm	- DAP bec	50 mm
- DAP tubérosité	50 mm env.	- DT maximal de l'os	55,5 mm
- DT milieu	33 mm		

Ces dimensions sont proches de celles données par D.A. Hooijer (1968, tabl. 13) pour trois calcanéums de Fort Ternan. L'extrémité distale du *sustentaculum tali* tend à s'incliner vers le bas, l'axe du sustentaculum fait un angle faiblement obtus avec l'axe du corps de l'os. En vue latérale, le bord postérieur est en S. La facette articulaire supéro-externe répondant à l'astragale ne possède pas d'extension latérale répondant au péroné. Toutes ces dispositions évoquent nettement les calcanéums de *Diceros* et *Ceratotherium* et militent en faveur de l'attribution de ce calcanéum à *P. mukirii*.

L'astragale droit est moins bien conservé et incomplet distalement (Pl. II : fig. 6, 7, 8). Quatre dimensions sont mesurables :

- DT	68 mm
- hauteur	65 mm env.
- DAP lèvre interne	44 mm
- distance des deux lèvres	42,5 mm env.

Les dimensions sont proches de celles des 5 astragales de Fort Ternan (Hooijer, 1968, tabl. 12). L'état de conservation ne permet pas la recherche de caractéristiques anatomiques de détail, mais l'allure générale évoque un petit *D. bicornis*.

Enfin le cuboïde est mal conservé et incomplet en arrière. La face antérieure (Pl. II : fig. 5) a une largeur de 36,5 mm pour une hauteur de 29,5 mm. Ces dimensions sont sensiblement plus faibles que celles du cuboïde de Fort Ternan mesuré par D.A. Hooijer. Ici encore, la mauvaise conservation ne permet pas d'observation anatomique détaillée.

b) Affinités, distribution, écologie

D.A. Hooijer (1968) considère *P. mukirii* comme un rameau sans descendance issu d'un ancêtre commun parallèlement à *Diceros*.

En dehors de Fort Ternan, *P. mukirii* existe peut-être à Maralal au Kenya, qui serait de même âge (Hooijer, 1968). J'ai retrouvé l'espèce à Beni-Mellal au Maroc (Guérin, 1976), dont l'âge est Miocène moyen final.

IV. CONCLUSION

Les sites néogènes de l'Ouganda ont livré une soixantaine de restes de rhinocéros, dont environ 50 ont été recueillis par l'U.P.E. La moitié de ces derniers est déterminable.

L'ensemble de ce matériel appartient à trois espèces :

- *Paradiceros mukirii*, découvert dans la Formation de Kisegei, qu'il est dès lors possible de dater du Miocène moyen, entre 13 et 14 Ma ;
- *Diceros bicornis*, encore jamais signalé dans la région de Kiso, est attesté désormais dans les Formations de Nkondo (5 Ma), de Warwire (4,5 Ma), de "Behanga 1" (1,8 Ma) et de Nyabusosi (1,5 Ma) ; l'espèce que l'on croyait vieille de 4 Ma est en fait apparue il y a 5 millions d'années.
- *Ceratotherium praecox*, qui provient des Formations de Nkondo (5 Ma), avec entre autres un humérus complet qui est une pièce particulièrement rare, de Warwire (4,5 Ma) et de Hohwa (2,6 Ma).

L'extension stratigraphique de ces trois espèces confirme que la "série de Kiso" s'étend, au moins pour les niveaux fossilifères ayant livré des rhinocéros, de la fin du Miocène moyen jusqu'à la fin du Pléistocène inférieur.

Par ailleurs, les deux dernières espèces se trouvent ensemble dans les Formations pliocènes de Nkondo et de Warwire.

Leur signification écologique étant différente, il sera intéressant de préciser leur importance relative dans ces Formations.

BIBLIOGRAPHIE

- BEDEN, M., 1979 - Les Eléphants (*Loxodonta et Elephas*) d'Afrique orientale : systématique, phylogénie, intérêt biochronologique. - Th. Doct. Etat, Univ. Poitiers, 294, 2 vol., 567 p.
- BISHOP, W.W., 1969 - Pleistocene stratigraphy in Uganda. - *Mem. geol. Surv. Uganda*, 10.
- COOKE, H.B.S., & CORYNDON, S.C., 1970 - Pleistocene mammals from the Kairo Formation and other related deposits in Uganda. - *Fossil Vertebr. Afr.*, 2, 107-224.
- DIETRICH, W.O., 1942a - Altestquartäre Säugetiere aus den südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. - *Palaeontographica*, A, 94 : 44-133.
- DIETRICH, W.O., 1942b - Zur Entwicklungsmechanik des Gebisses der afrikanischen Nashörner. - *Zentralb. Miner. Geol. Paläont.*, B : 297-300.
- DIETRICH, W.O., 1947 - Nashornreste aus dem Quartär Deutsch-Ostafrikas. - *Palaeontographica*, A, 96 : 46-90.
- GUÉRIN, C., 1976 - Les restes de rhinocéros du gisement miocène de Béni-Mellal, Maroc. - *Géol. médit.*, 3 (2) : 105-108.
- GUÉRIN, C., 1979 - Chalicotheriidae et Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène au Pléistocène de la Rift Valley (Afrique orientale). Un exemple d'évolution : le squelette post-cranien des *Diceros* et *Ceratotherium* plio-pléistocènes. - *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, XXI, 3 : 283-288.
- GUÉRIN, C., 1980a - A propos des rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla), néogènes et quaternaires d'Afrique : essai de synthèse sur les espèces et sur les gisements. - Proc. 8th Panaf. Congr. Prehist. Quat. Stud., Nairobi 1977, 58-63.
- GUÉRIN, C., 1980b - Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. - *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 79, 3 fasc., 1185 p.
- GUÉRIN, C., 1985a - Les rhinocéros et les chalicothères (Mammalia, Perissodactyla) des gisements de la vallée de l'Omo en Ethiopie. (Collections françaises). - In: Les faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie), t. 1, Cah. Paléontol. - Trav. Paléontol. est-af., 67-95.
- GUÉRIN, C., 1985b - Signification paléocologique des Rhinocerotidae et Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) des gisements à Hominidés du Plio-Pléistocène d'Afrique. - Colloq. Int. Fondation Singer-Polignac, "L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène", Paris, Juin 1981, Masson, Paris, 45-55.
- GUÉRIN, C., 1987 - Fossil Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from Laetoli. - In: M.D. Leakey & J.M. Harris (eds.), Laetoli, a Pliocene site in Northern Tanzania, Oxford, Clarendon Press, 320-348.
- GUÉRIN, C., sous presse - Le genre *Ceratotherium* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Plio-Pléistocène d'Ethiopie et son évolution en Afrique. - 10^e Conf. Int. des Etudes éthiopiennes, Paris 23-26 août 1988.
- HARRIS, J.M., 1983 - Family Rhinocerotidae. - In: J.M. Harris (ed.), Koobi Fora Research Project, vol. 2, The fossil Ungulates: Proboscidea, Perissodactyla and Suidae, Oxford, Clarendon Press, 130-155.
- HARRIS, J.M., & WHITE, T.D., 1979 - Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. - *Trans. Am. Philos. Soc.*, 69 : 1-126.
- HOOIJER, D.A., 1969 - Pleistocene East African rhinoceroses. - *Fossil Vertebr. Afr.*, 1, 71-98.
- HOOIJER, D.A., 1972 - A late Pliocene rhinoceros from Langebaanweg, Cape province. - *Ann. S. Afr. Mus.*, 59 (9) : 151-191.
- HOOIJER, D.A., 1973 - Additional Miocene to Pleistocene rhinoceroses of Africa. - *Zool. Mededel.*, 46, 11 : 149-178.
- HOOIJER, D.A., & PATTERSON, B., 1972 - Rhinoceroses from the Pliocene of Northwestern Kenya. - *Bull. Mus. compar. Zool.*, 144, 1 : 1-26.
- HOPWOOD, A.T., 1926 - The geology and palaeontology of the Kairo bone-beds, I: Mammalia. - *Geol. Surv. Uganda Occ. Papers*, 2 : 13-36.
- HOPWOOD, A.T., 1939 - The Mammalian Fossils. Appendix B. - In: T.P. O'Brien (ed.), The Prehistory of Uganda Protectorate, Cambridge, Cambridge Univ. Press, 308-316.
- MAGLIO, V.J., 1973 - Origin and evolution of the Elephantidae. - *Trans. Am. Philos. Soc.*, n.s. 63 : 1-126.
- PICKFORD, M., 1987 - Implications de la succession des Mollusques fossiles du bassin du lac Albert (Ouganda). - *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 305 : 317-322.
- PICKFORD, M., 1989 - Evidence for climatic changes near the Miocene-Pliocene boundary in tropical Africa. - *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, 28, 2-3 : 317-320.
- PICKFORD, M., 1990 - Uplift of the roof of Africa and its bearing on the evolution of mankind. - *Hum. Evol.*, 5, 1 : 1-20.
- PICKFORD, M., 1991 - Growth of the Ruwenzoris and their impact on palaeoanthropology. - In: A. Ehara et al. (eds.), Primatology today, Amsterdam, Elsevier Science publ., 513-516.
- PICKFORD, M., SENUT, B., AMBROSI, J.P., DECHAMPS, R., FAURE, M., VAN DAMME, D., TEXIER, P.J., BAGUMA, Z., & MUSIIME, E., 1992 - Révision de la biostratigraphie du Néogène du Rift occidental (Ouganda-Zaire). - *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 315 : 1289-1292.
- PICKFORD, M., SENUT, B., & HADOTO, D., 1993 - Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire / Vol. I: Geology. - Orléans, CIFEG, CIFEG Occas. Publ., 24 : 1-190.
- PICKFORD, M., SENUT, B., POUPEAU, G., BROWN, F.H., & HAILEAB, B., 1991 - Correlation of tephra layers from the Western Rift Valley (Uganda) to the Turkana Basin (Ethiopia/Kenya) and the Gulf of Aden. - *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 313 : 223-229.
- PICKFORD, M., SENUT, B., ROCHE, H., MEIN, P., NDAATI, G., OBWONA, P., & TUHUMWIRE, J., 1989 - Uganda Palaeontology Expedition : résultats de la deuxième mission (1987) dans la région de Kisegi-Nyabusosi (bassin du Lac Albert, Ouganda). - *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 308 : 1751-1758.

- PICKFORD, M., SENUT, B., SSEMMANDA, I., ELEPU, D., & OBWONA, P., 1988 - Premiers résultats de la mission de l'Uganda Palaeontology Expedition à Nkondo (Pliocène du Bassin du Lac Albert, Ouganda). - *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 306 : 315-320.
- PICKFORD, M., SENUT, B., TIERCELIN, J.J., KASANDE, R., & OBWONA, P., 1990 - Résultats de la troisième mission (1988) de l'Uganda Palaeontology Expedition : Régions de Nkondo-Sebugoro et de Hohwa (Bassin du Lac Albert, Ouganda). - *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 311 : 737-744.
- PICKFORD, M., SENUT, B., VINCENS, A., VAN NEER, W., SSEMMANDA, I., BAGUMA, Z. & MUSIIME, E., 1991 - Nouvelle biostratigraphie du Néogène et du Quater-

- naire de la région de Nkondo (Bassin du Lac Albert, Rift occidental ougandais). Apport à l'évolution des paléomilieux. - *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 312 : 1667-1672.
- SENUT, B., PICKFORD, M., BONNEFILLE, R., GAYET, M., ROCHE, H., KASANDE, R., & OBWONA, P., 1990 - Nouvelles découvertes paléontologiques, archéologiques et humaines dans le bassin du Lac Edouard, Ouganda. - *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 311 : 1011-1016.
- SENUT, B., PICKFORD, M., SSEMMANDA, I., ELEPU, D., & OBWONA, P., 1987 - Découverte du premier Homininae (*Homo* sp.) dans le Pléistocène de Nyabusosi (Ouganda Occidental). - *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 305 : 819-822.

Planche I

Figure 1 - *Ceratotherium praecox*, humérus gauche de la Formation de Nkondo, postérieure. Echelle = 10 cm.

Figure 2 - *Ceratotherium praecox*, humérus gauche de la Formation de Nkondo, vue latérale. Echelle = 10 cm.

Figure 3 - *Ceratotherium praecox*, pyramidal NK 691'89 de la Formation de Nkondo, face postérieure. Echelle = 1 cm.

Figure 4 - *Ceratotherium praecox*, pyramidal NK 691'89 de la Formation de Nkondo, face antérieure. Echelle = 1 cm.

Figure 5 - *Ceratotherium praecox*, pyramidal NK 691'89 de la Formation de Nkondo, face distale. Echelle = 1 cm.

Figure 6 - *Ceratotherium praecox*, magnum NK 24'88 de la Formation de Nkondo, vue latérale. Echelle = 1 cm.

Figure 7 - *Ceratotherium praecox*, magnum NK 24'88 de la Formation de Nkondo, face antérieure. Echelle = 1 cm.

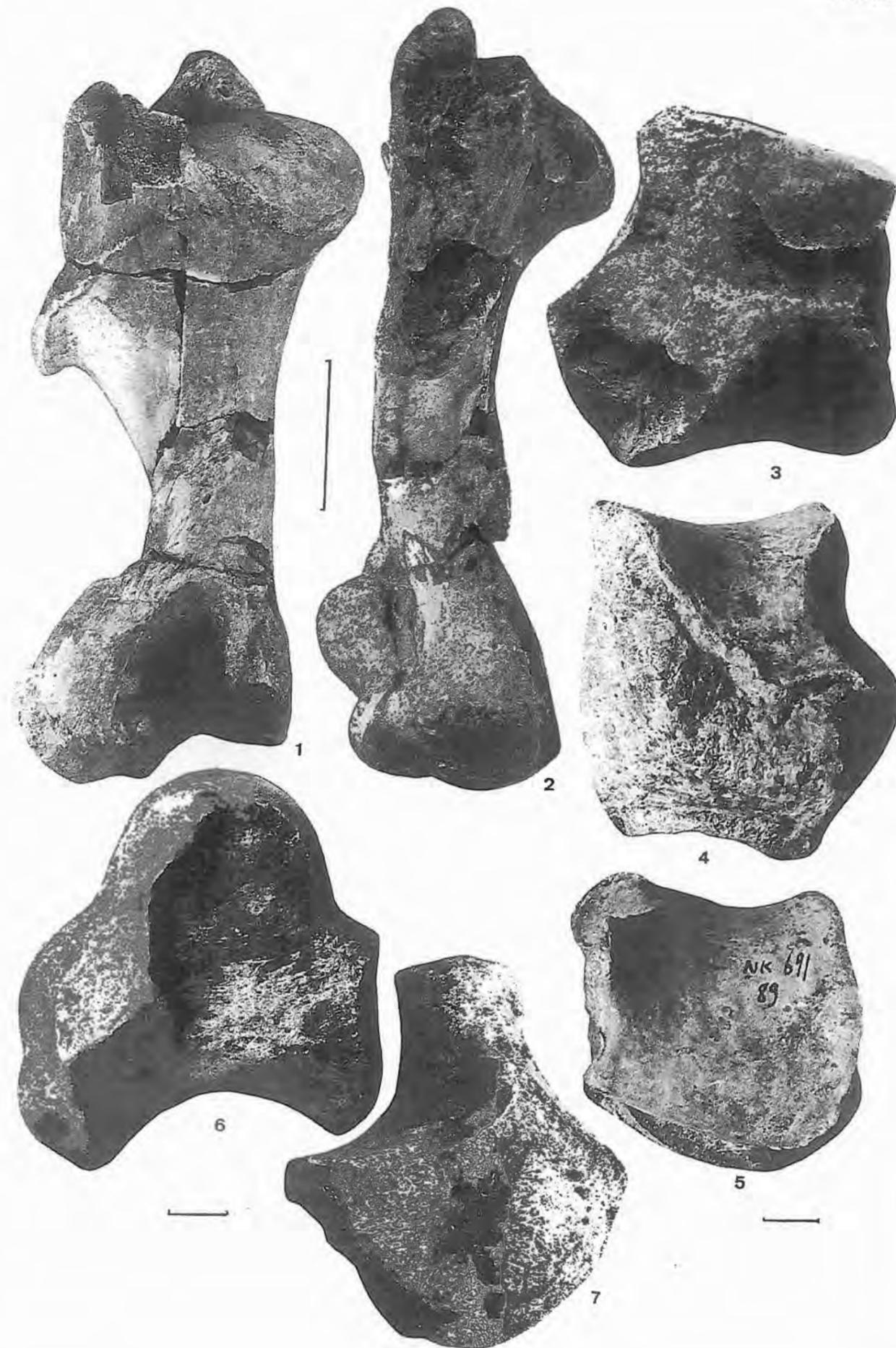


Planche II (Echelle = 1 cm)

Figures 1-4 - *Paradiceros mukirii*, calcanéum KI 1'91 de la Formation de Kisegi, faces latérale, antérieure, médiale et postérieure.

Figure 5 - *Paradiceros mukirii*, cuboïde KI 1'91 de la Formation de Kisegi, face antérieure.

Figures 6-8 - *Paradiceros mukirii*, astragale KI 1'91 de la Formation de Kisegi, faces médiale, postérieure et antérieure.

