

Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme)

Middle Villafranchian Rhinoceroses of the Saint-Vallier site (Drôme, France)

Claude Guérin

UMR 5125 du CNRS Paléoenvironnements et paléobiosphère, UFR des Sciences de la Terre,
Université Claude Bernard Lyon-1, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

Reçu le 20 février 2004 ; accepté le 15 avril 2004

Résumé

Les nouvelles fouilles de Saint-Vallier ont livré une trentaine de restes de rhinocéros dont 18 étudiabiles. Ce matériel ne diffère en rien de celui, représenté par près de 110 restes, recueilli lors des anciennes fouilles par Viret. Il s'agit de *Dicerorhinus etruscus etruscus* au stade évolutif I, caractéristique du Villafranchien inférieur et moyen. Ce rhinocéros relativement petit et svelte était particulièrement ubiquiste et vivait dans des biotopes très divers, depuis la forêt claire jusqu'à la savane localement boisée.

© 2004 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

New excavations at Saint-Vallier yielded about thirty rhinoceros remains, whose 18 are in a sufficient state of preservation. This material is perfectly similar to the numerous remains (about 110 pieces) found by Viret during the old excavations. The rhino is *Dicerorhinus etruscus etruscus* stage I, typical of the Lower and Middle Villafranchian. It was a rather small and slender species, very ubiquitous, living in various biotopes such as the open woodland and the locally wooded savanna.

© 2004 Elsevier SAS. All rights reserved.

Mots clés : Mammalia ; Rhinocerotidae ; *Dicerorhinus etruscus etruscus* ; Villafranchien moyen ; Drôme ; France

Keywords : Mammalia; Rhinocerotidae; *Dicerorhinus etruscus etruscus*; Middle Villafranchian; Drôme; France

Il semble que Lortet et Chantre (1876) aient été les premiers à signaler la présence de rhinocéros à Saint-Vallier. Ils notent que des molaires isolées ont été trouvées sur le plateau de Beausemblant, dans des lehms formant le sommet du plateau, à 367 m d'altitude, « sodifiés par du carbonate de chaux et disposés en bancs » ; sans les décrire ni les figurer, ils les attribuent « sans doute » à *Rhinozeros jourdani*, synonyme récent du *Coelodonta antiquitatis* pléistocène. Ce matériel paraît perdu, mais la brève description du gisement montre qu'il s'agit de toute évidence de Montrebut.

Par la suite, dès les premières publications de Viret (1948, 1949), les rhinocéros de Saint-Vallier ont toujours été attribués sans hésitation au rhinocéros étrusque *Dicerorhinus etruscus* (Falconer, 1859). L'espèce, plutôt petite, coureuse et ubiquiste, est connue dans toute l'Europe depuis

la deuxième partie du Villafranchien inférieur (zone MNQ 16b) jusqu'au Pléistocène moyen (première partie de la zone MNQ 22) avec deux sous-espèces successives, *D. etruscus etruscus* au Villafranchien puis *D. etruscus brachycephalus*, plus grand et plus lourd, ensuite ; la première compte deux stades évolutifs successifs (Guérin, 1980, 1982).

Un matériel important avait été extrait lors des fouilles de Viret, et publié par cet auteur qui décrivit et figura deux crânes juvéniles et divers os des membres (Viret, 1954 : Texte-Fig. 30–43 et Pl. 26). Je l'ai révisé en détail dans mon travail de 1980 pour lequel j'ai étudié, outre les deux crânes et diverses dents isolées, 35 os longs, 38 carpiens et tarsiens et 19 métapodes (Guérin, 1980). On ne sait rien de la position stratigraphique de ces fossiles, qui constituent toutefois un ensemble homogène dont les caractéristiques biométriques sont typiques des spécimens de la sous-espèce nominale datant du Villafranchien inférieur et moyen, et à l'intérieur de celle-ci du stade évolutif I de Guérin.

Adresse e-mail : claude.guerin@univ-lyon1.fr (C. Guérin).

Une vingtaine de pièces étudiées ont été recueillies lors de nos fouilles (Guérin et Faure, 2002). Elles proviennent des deux niveaux fossilifères que nous avions reconnus dès le début de nos travaux (Debard et al., 1994 ; Pastre et al., 1996).

1. Matériel

1.1. Le nouveau matériel

Les nouvelles fouilles ont livré :

- un fragment de maxillaire gauche portant D 2/-D 3/, n° 496852 (banc LD 3, lentille 2) ;
- un germe de D 4/ droite n° 495850 (banc LD 3) ;
- un ensemble de trois molaires de lait droites (D 2/, D 3/ et D 4/) n° 496851(banc LD 3, lentille 2) ;
- une omoplate gauche n° 495627 (banc LD 3, locus 2, amas 1) ;
- deux radius incomplets distalement, n° 498270 (gauche, banc LD 3, secteur N de 1999) et 495653 (gauche, banc LD 3, locus 2, amas 1 de 1996) ;
- deux fragments de cubitus n° 498190 (gauche, banc LD 3, secteur N de 1999) et 495652 (gauche, banc LD 3, locus 2, amas 1 de 1996) ;
- quatre astragales, n° 495563 (droit, banc LD 3, locus 2 de 1996, amas 1), 496850 (gauche, banc LD 3, lentille 2 de 1998), 496268 (gauche, banc LD 3, 1999), 495849 (droit, banc LD 3, locus Sud de 1997) ;
- deux calcanéums, n° 495605 (droit, banc LD 3, locus 2, amas 1 de 1996) et 498269 (gauche, banc LD 3, 1999) ;
- trois fragments distaux de tibias, n° 495487 (droit, banc LD 3, locus 2, amas 1 de 1996), 498250 (droit, banc LD 3, 1999) et 497020 (droit, banc LD 3, 1998) ;
- un fémur droit n° 495650 (banc LD 2, locus 3, amas 2 de 1996).

Soit 18 pièces étudiées, auxquelles s'ajoutent une douzaine de pièces fragmentaires et en très mauvais état, non étudiées.

1.2. Le matériel issu des anciennes fouilles

Les anciennes fouilles avaient livré :

- Crânes : deux juvéniles au Musée de Lyon ; le palais et les rangées dentaires supérieures lactées de l'un d'entre eux sont figurés in Viret (1954 : Pl. 26) ;
- Mandibules : un fragment d'hémimandibule portant M 1/ et une mandibule complète portant les deux rangées dentaires lactées complètes allant avec le crâne juvénile muni de ses dents, le tout au Musée de Lyon ;
- un ensemble de deux molaires de lait supérieures au Musée de Lyon ; une molaire de lait supérieure isolée de la collection privée Mabilon ;
- Humérus : dix dont deux complets au Musée de Lyon ;
- Radius : sept dont deux complets au Musée de Lyon ;
- Cubitus : huit dont un complet au Musée de Lyon ;
- Onciforme : trois au Musée de Lyon, un au Musée de Bâle ;
- Semi-lunaires : deux au Musée de Lyon, un au Musée de Bâle ;

- Pyramidaux : deux au Musée de Lyon ;
- Magnum : trois au Musée de Lyon, un au Musée de Bâle ;
- Scaphoïdes : trois au Musée de Lyon ;
- Mc II : cinq (dont quatre complets) au Musée de Lyon, dont un s'articule avec un Mc III ;
- Mc III : trois (dont deux complets) au Musée de Lyon, dont un s'articule avec un Mc II et avec un Mc IV ;
- Mc IV : cinq (dont un seul complet) au Musée de Lyon, le spécimen complet s'articule avec un des Mc III
- Fémurs : deux incomplets au Musée de Lyon et un fragment à l'Université Lyon-1 ;
- Tibias : six dont trois complets au Musée de Lyon, un incomplet à l'Université Lyon-1 ;
- Astragales : huit au Musée de Lyon, deux au Musée de Bâle, cinq au Musée de Zurich ;
- Calcanéums : sept au Musée de Lyon, trois au Musée de Zurich ;
- Cuboïdes : trois au Musée de Lyon, deux au Musée de Bâle ;
- Cunéiforme externe : un au Musée de Lyon ;
- Mt II : un incomplet au Musée de Bâle ;
- Mt III : trois incomplets au Musée de Bâle ;
- Mt IV : deux incomplets au Musée de Bâle et un incomplet au Musée de Lyon.

Soit au total environ 110 restes étudiés.

2. Systématique et définitions

Ordre PERISSODACTYLA Owen

Sous-Ordre CERATOMORPHA Wood

Famille RHINOCEROTIDAE Gray

Sous-famille DICERORHININAE Simpson

Définition : Crâne à face allongée portant une corne nasale (insérée à mi-longueur des nasaux) et une corne frontale. Prémolaires relativement grandes, bien molarisées. Sur les jugales supérieures vierges le protocône et l'hypocône sont isolés. Chez les formes primitives les I 1/ et les I 2/ sont fortes, et les I 1/ souvent persistantes. Les os des membres sont allongés, en particulier les métapodes. Dès le début de la lignée la main est tridactyle.

Genre *Dicerorhinus* Gloger

Diagnose : *Dicerorhininae* à jugales brachyodontes à subhypodontes. Les jugales supérieures (particulièrement P 3/ et P 4/) ont un profil d'ectolophe plus ou moins ondulé dû à la présence sur leur muraille externe de deux puissants plis verticaux correspondant au paracône et au métacône ; certaines espèces disposent en outre d'un mésostyle. Chez les formes évoluées la denture antérieure tend à disparaître et la cloison nasale à s'ossifier.

Commentaire : Toutes les transitions existent entre les *Dicerorhinus* du Miocène d'Europe, encore très proches par leur squelette et par leurs dents de l'actuel *D. sumatrensis* (qui est l'espèce-type du genre) et le rhinocéros « laineux » du Pléistocène européen, *Coelodonta antiquitatis*, chez qui s'expriment à leur maximum tous les caractères évolutifs de la

lignée. Après quelques hésitations j'ai estimé qu'une distinction subgénérique entre les espèces de *Dicerorhinus* du Miocène et du Ruscinien d'une part, et celles du Villafranchien et du Pléistocène d'autre part, était suffisante ; elle se fonde sur la présence de caractères dérivés communs à 4 espèces européennes, les *Dicerorhinus jeanvireti*, *etruscus*, *mercki* et *hemitoechus*, en l'occurrence l'apparition d'une cloison nasale partiellement ossifiée, un accroissement progressif de l'hypsodontie des jugales et la disparition complète des dents antérieures. McKenna et Bell (1997) conservent d'ailleurs *Dicerorhinus* dans l'intégralité de son sens original.

Sous-genre *Brandtorhinus* Guérin, 1980

Diagnose du sous-genre : *Dicerorhinus* évolués à cloison nasale ossifiée en avant, reliant solidement les os nasaux à l'extrémité rostrale des intermaxillaires. Denture antérieure complètement régressée. Jugales brachyodontes à semi-hypsodontes.

Commentaire : En tant que premier réviseur j'ai proposé en 1980 le nouveau nom de sous-genre *Brandtorhinus*, *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942 me paraissant inutilisable, tout comme *Procerorhinus* défini par le même auteur la même année. Exhumé sans justification par Fortelius et al. (1993) *Stephanorhinus* était passé inaperçu lors de sa publication et a été complètement oublié pendant plus de trente ans. À l'origine il a été annoncé explicitement mais sans diagnose comme nouveau nom, à la place d'*Opsiceros*, à la p. 348 du même numéro de la revue où il est discuté, toujours sans diagnose explicite, dans un autre article p. 312–314 (Kretzoi, 1942a, b). Rappelons que *Stephanorhinus* a été proposé « à la va-vite » dans un article de 5 pages ne reposant sur aucune observation nouvelle et traitant « en rafale » de 16 taxons très différents, à partir, pour les rhinocéros, d'un schéma phylogénétique contourné et d'un mélange mal compris de caractères individuels, spécifiques, génériques et sub-familiaux : M. Kretzoi regroupait dans *Stephanorhinus*, défini d'après la denture antérieure réduite et la présence d'une petite bosse d'insertion pour la corne frontale, les *Dicerorhinus megarhinus*, *etruscus*, *mercki* et une partie des *hemitoechus*, avec *D. etruscus* comme générotype ; il plaçait dans *Procerorhinus* l'essentiel des *Dicerorhinus hemitoechus*. *Brandtorhinus*, qui exclut *D. megarhinus* mais regroupe tous les *D. hemitoechus* avec *D. jeanvireti*, *D. etruscus* et *D. mercki*, a aussi l'avantage d'une définition précise et vérifiable. En revanche les deux caractères retenus comme diagnostiques par Kretzoi sont faux : la réduction des dents antérieures est un caractère dérivé qui s'observe aussi chez *Caelodonta* et bien d'autres genres de Rhinocerotidae appartenant à des sous-familles différentes. Par ailleurs tous les rhinocéros bicornes ont une petite bosse pour l'insertion de la corne frontale, mais son importance est extrêmement variable. Il est amusant de constater que la bosse en question est quelque peu exagérée pour les *Stephanorhinus* et gommée pour les *Procerorhinus* dans la Fig. 1 de Kretzoi (1942a) !

Espèce *Dicerorhinus etruscus* (Falconer, 1859)

Sous-espèce *D. etruscus etruscus* (Falconer, 1859)

Néodiagnose de l'espèce, valable aussi pour la sous-espèce nominale (Guérin, 1980) :

Dicerorhinus de taille petite à moyenne. Crâne à massif facial allongé et os nasaux bien développés vers l'avant, muni d'une cloison nasale ossifiée dans sa partie antérieure. Processus post-orbitaires et sus-orbitaires bien marqués, processus anté-orbitaires plutôt faibles. Face occipitale faiblement inclinée vers l'arrière et le bas et faisant un angle relativement aigu avec la face supérieure. Grande crête occipitale faiblement relevée et à forte concavité transversale médiane. Pseudo-méat auditif subcirculaire fermé vers le bas ; apophyse post-glénoidé très puissante faiblement inclinée vers l'avant, apophyse paroccipitale plus faible que la post-tympanique.

Mandibule à symphyse longue et élargie en avant ; branche montante assez courte, mince, relativement haute, à bord inférieur faiblement convexe ; branche montante à bord antérieur très légèrement incliné vers l'arrière et le haut.

Jugales supérieures : D 2/ à ectolophe variable, avec crista et crochet, médiosette souvent fermée, cingulum lingual. D 3/ et D 4/ avec ectolophe à profil ondulé grâce à un net pli du paracône, un faible mésostyle et un petit pli du métacône ; crochet toujours présent, parfois bifide, crista en général présente, médiosette parfois fermée ; étranglement du protocône souvent fort. M 1/ et M 2/ avec ectolophe ondulé grâce à un pli du paracône petit mais net, un faible mésostyle et un très faible pli du métacône ; crochet normalement présent et crista ordinairement absente, protocône normalement étranglé. M 3/ avec ectométalophe convexe et net pli du paracône, crochet présent et crista fréquente ; protocône rarement étranglé. P 2/ à ectolophe convexe, crochet toujours présent et crista fréquente, médiosette rarement fermée, protocône habituellement isolé et cingulum lingual toujours présent. P 3/ et P 4/ avec ectolophe faiblement convexe, faible pli du paracône, crochet toujours présent, crista fréquente, médiosette rarement fermée, étranglement du protocône assez rare et cingulum lingual en général présent.

Jugales inférieures : D 3/ et D 4/ à vallées en V présentant une faible différence de niveau, sans cingulum. Molaires à vallées en V ou en U avec différence de niveau moyenne et cingulum labial souvent présent sous forme de trace. Prémolaires à vallées en V et différence de niveau moyenne à forte (surtout P 3/) et cingulum labial fréquent.

Membres de type *Dicerorhinus* avec os longs graciles et relativement petits ; fort allongement des segments 2 et 3, particulièrement sensible pour les métapodes.

Le rhinocéros étrusque est représenté en Europe par deux sous-espèces successives : la nominale, apparue un peu après le début du Villafranchien inférieur (zone MNQ 16) et qui disparaît à la fin du Villafranchien (zone MNQ 19), et *D. etruscus brachycephalus* qui apparaît au début de Pléistocène moyen (zone MNQ 20, aux environs de 1 Ma) pour disparaître vers le milieu de cette période (zone MNQ 22, il y a un peu plus de 0,5 Ma).

3. Étude anatomique

Le nouveau matériel a été systématiquement comparé à celui recueilli par Viret. Ses dimensions ont aussi été comparées à celles d'un échantillon européen de chacune des deux sous-espèces de *D. etruscus* ; les proportions sont

mises en évidence par des diagrammes des rapports dans lesquels le référentiel est un échantillon de plus de 30 *Dicerorhinus bicornis* adultes actuels.

3.1. La denture

D 2/ : La morphologie des deux exemplaires issus des nouvelles fouilles est identique (Fig. 1b, d). La muraille externe porte un fort mésostyle oblique vers l'arrière et l'extrémité de la couronne. Les cingulums antérieur et postérieur sont bien marqués, le dernier limitant caudalement une post-fossette profonde. En face linguale un tubercule au débouché de la vallée est la seule trace de cingulum interne. Un hiatus apparaît sous forme d'une dépression séparant le sommet du protolophe et celui de l'ectolophe. Rappelons qu'en règle générale la D 2/ de *D. etruscus* possède un profil d'ectolophe assez variable, un crochet et une crista toujours présents, une médisfossette généralement fermée, un cingulum lingual d'importance variable mais toujours présent. Les dimensions comparées sont données Tableau 1. L'indice d'hypsodontie ($100 \times H/L$) atteint 72,4 pour la dent n° 496851 ; il vaut 80,6 pour la dent n° 20164111 (ex-QSV 178) issue des fouilles Viret.

D 3/ (Fig. 1a, d) : l'ectolophe porte un fort pli du paracône qui n'apparaît qu'au-delà de 15 mm du collet. Le crochet est puissant. Le protocône est étranglé et porte un sillon sur ses faces antérieure et postérieure. Il n'y a pas de cingulum

lingual. D'une manière générale la sous-espèce présente toujours un pli du paracône net, un ectolophe ondulé, un crochet toujours présent, une crista en général présente, une médisfossette le plus souvent ouverte ; l'étranglement du protocône est constant ; le cingulum lingual peut exister ou non. Le Tableau 1 indique les dimensions comparées. L'indice d'hypsodontie est respectivement de 88,4 et 86 pour les spécimens n° 496852 et 496851 ; il atteint 83,7 pour la D 3/ n° QSV 178 recueillie lors des anciennes fouilles.

D 4/ (Fig. 1c) : le pli du paracône est très net ; il est suivi sur l'ectolophe par un large mésostyle. Le spécimen n° 496852 a un crochet multiple et une médisfossette fermée par coalescence de ce crochet et d'un anticrochet. Le protocône est étranglé comme pour la D 3/. Globalement les D 4/ de *D. etruscus etruscus* montrent un ectolophe ondulé, un crochet toujours présent, une médisfossette le plus souvent ouverte. Les dimensions comparées sont données Tableau 1. L'indice d'hypsodontie atteint 80 pour la dent n° 496851.

3.2. L'omoplate

En vue latérale le col est assez bref, le tubercule sus-glenoïdal court et massif. En vue distale l'apophyse coronoïde est peu distincte ; la surface articulaire est en ellipse régulière, sans échancrure, elle n'est pas plus large en arrière qu'en avant.

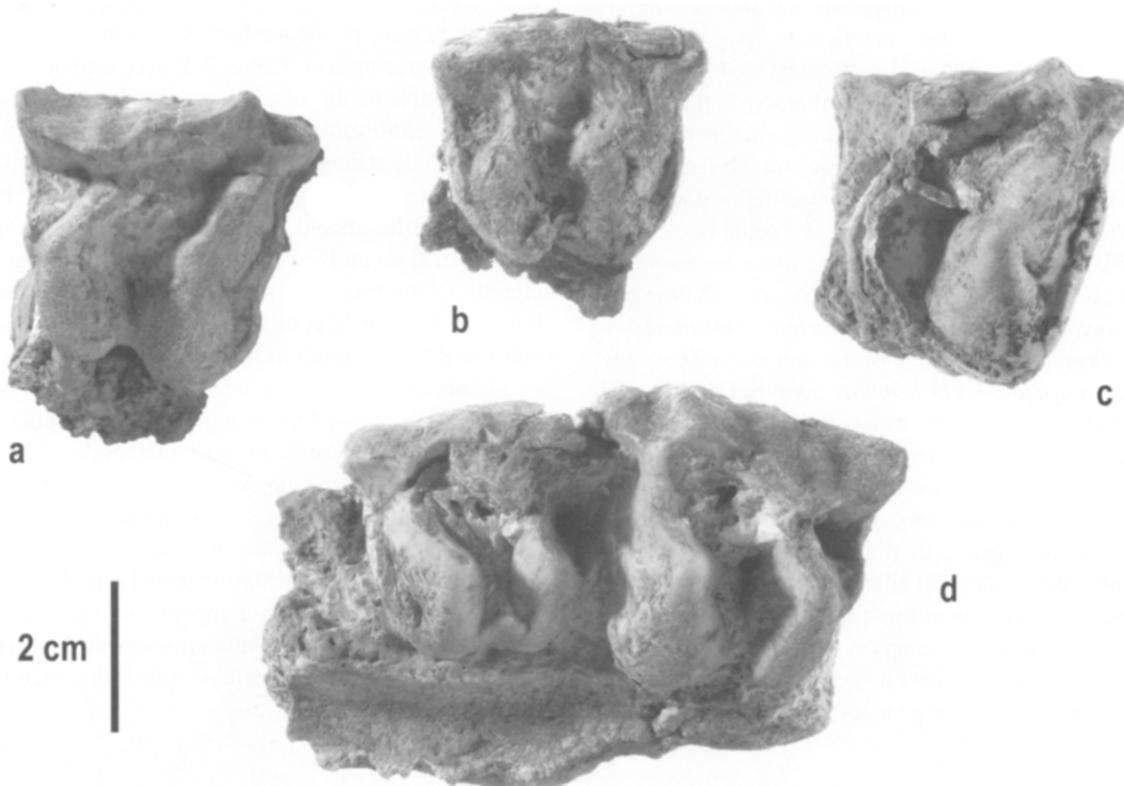


Fig. 1. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Molaires de lait supérieures, vues occlusales. a : D 3/ droite n° 496851 a ; b : D 2/ droite n° 496851 b ; c : D 4/ droite n° 496851 c ; d : fragment de maxillaire n° 496852 portant D 2/ et D 3/.

Fig. 1. *Dicerorhinus etruscus etruscus* of Saint-Vallier. Upper milk molars, occlusal views.

Tableau 1

Dimensions comparées des jugales supérieures de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)
Compared dimensions of the upper cheek teeth of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier nouvelles fouilles						
D 2/ n°	496852		496851			
symétrie	G		D			
D 2/L	39,5*		38			
D 2/I	36,5		37			
D 2/H			27,5			
D 3/	496852		496851			
symétrie	G		D			
D 3/L	43		43			
D 3/I	44		43,5			
D 3/H	38		37			
D 4/ n°		495850	496851			
symétrie		D	D			
D 4/L		44	45			
D 4/I		40	44			
D 4/H			36			
Saint-Vallier anciennes fouilles						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	
D 1/L	2	29,00	28,00	30,00		
D 1/I	2	25,00	25,00	25,00		
D 2/L	3	36,33	36,00	37,00	0,58	
D 2/I	3	36,33	36,00	37,00	0,58	
D 2/H	1	29,00				
D 3/L	4	43,00	42,00	44,00	0,82	
D 3/I	4	42,63	42,00	43,00	0,48	
D 3/H	2	34,00	32,00	36,00		
D 4/L	2	46,00	46,00	46,00		
D 4/I	2	45,50	45,00	46,00		
D. etruscus etruscus						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
D 1/L	7	27,93	27	29	0,67	2,41
D 1/I	7	23,79	22	25	1,07	4,52
D 2/L	6	37,50	35	40	2,05	5,47
D 2/I	6	36,25	35,5	37	0,61	1,69
D 3/L	9	42,22	37,5	46	2,54	6,01
D 3/I	9	42,33	36	46	2,95	6,96
D 4/L	13	46,50	45	48,5	1,27	2,74
D 4/I	11	44,41	43	47	1,22	2,75
D 4/H	2	35,75	35,5	36		

3.3. Le radius

Les caractères qualitatifs sont typiquement ceux de l'espèce. En vue de face la tubérosité latérale de l'épiphyse proximale est bien développée en dessous de l'articulation ; le bord médial de l'épiphyse est à peu près rectiligne ; l'insertion du biceps brachial est nettement décalée du côté médial. La facette latérale de l'articulation

proximale est profonde mais peu étendue vers l'extérieur ; son bord antérieur est décalé vers l'avant par rapport au bord antérieur de la facette médiale ; son bord postérieur est très oblique et faiblement concave. La facette médiale est large.

Le Tableau 2 montre que les radius issus des nouvelles fouilles sont identiques à ceux recueillis lors des fouilles de Viret, et que tous sont proches de la moyenne de la sous-espèce.

Tableau 2

Dimensions comparées du radius de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)
Compared dimensions of the radius of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier nouvelles fouilles		498270	495653				
		G	G				
Longueur							
DT prox		91	90				
DAP prox		58,5	57				
DT mini dia.		47,5	44				
DAP dia.		32	31,5				
DT distal							
DAP distal							
Saint-Vallier anciennes fouilles							
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.	
Longueur	2	386,75	386,5	387	0,35		
DT prox	5	88,20	84	91	2,68	3,04	
DAP prox	6	57,75	55,5	60	1,60	2,78	
DT mini dia.	6	48,00	42	52	3,74	7,80	
DAP dia.	6	35,17	32	39	2,32	6,59	
DT distal	2	87,50	86	89	2,12		
DAP distal	2	59,50	58	61	2,12		
<i>D. etruscus etruscus</i>							
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.	
Longueur	22	374,84	349	415	17,37	4,63	
DT prox	37	85,86	77,5	94	3,82	4,45	
DAP prox	31	57,61	50,5	65	3,34	5,80	
DT dia. milieu	30	47,48	40	56	3,96	8,35	
DAP dia.	30	36,22	30	42	3,18	8,78	
DT distal	26	87,06	81	93,5	3,50	4,02	
DAP distal	26	57,21	49	63	4,01	7,00	
<i>D. etruscus brachycephalus</i>							
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.	
Longueur	12	378,04	358	404	16,01	4,24	
DT prox	38	97,97	80	112	7,39	7,55	
DAP prox	38	66,20	57	80	6,01	9,07	
DT dia. milieu	34	52,87	45,5	64	4,70	8,89	
DAP dia.	35	39,90	33	53	4,44	11,13	
DT distal	16	94,59	88	102	3,98	4,20	
DAP distal	19	59,66	54	65,5	2,77	4,64	

La Figure 2 est un diagramme des rapports comparant les dimensions moyennes des radius de Saint-Vallier aux valeurs extrêmes relevées d'une part chez *D. etruscus etruscus*, d'autre part chez *D. etruscus brachycephalus* ; elles se situent sensiblement au milieu des premières.

En 1980 j'ai montré que, comparés à ceux de Senèze qui sont plus récents, les radius de Saint-Vallier sont plus longs (le test t indique que la probabilité minimale de différenciation statistique est de 90 %), ont une épiphysé proximale plus large (probabilité à 80 %) et une épiphysé distale moins profonde.

3.4. Le cubitus

Le cubitus de *D. etruscus* se caractérise par un olécrâne relativement allongé, à bord antérieur épais et oblique, et par une articulation proximale relativement étroite. Comparés à ceux du Villafranchien supérieur les spécimens de Saint-Vallier se distinguent par leur diamètre articulaire proximal plus fort.

3.5. Le fémur

Un spécimen presque entier (Fig. 3) a été découvert lors des nouvelles fouilles, dans le niveau fossilifère inférieur.

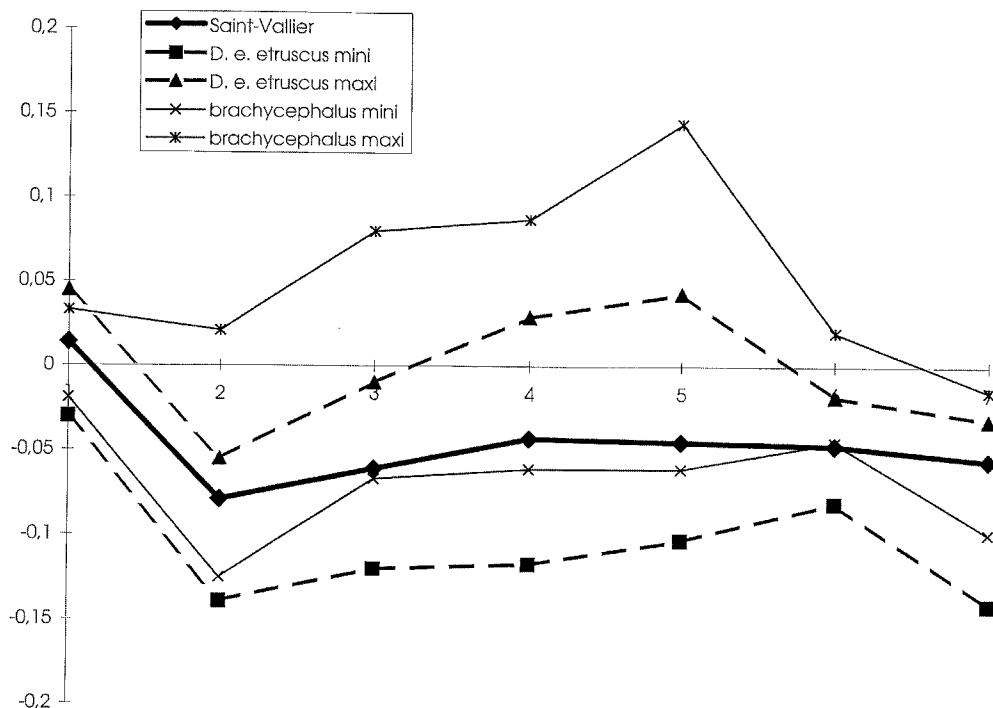


Fig. 2. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Diagrammes des rapports du radius ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 2 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 2. Simpson diagram of the radius; variables are in the same order as in the table 2; reference is *Diceros bicornis*.



Fig. 3. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Fémur droit n° 495560.

Fig. 3. *Dicerorhinus etruscus etruscus* of Saint-Vallier. Right femur, frontal view.

D'une manière générale le fémur du rhinocéros étrusque, plutôt petit, présente une épiphyshe proximale mince et une épiphyshe distale robuste. Le sommet du grand trochanter n'atteint pas le niveau de la tête, et le troisième trochanter est en position à peu près médiane. L'épiphyshe distale est fortement tordue par rapport au plan sagittal de la diaphyshe.

Les dimensions comparées sont indiquées Tableau 3, qui permet les mêmes constatations qu'à propos des radius. En 1980 j'avais noté que les dimensions du fémur de *D. etruscus etruscus* sont relativement stables dans le temps, à l'exception du diamètre transversal proximal qui tend à se réduire pour le stade évolutif II.

Les proportions sont données dans le diagramme des rapports de la Fig. 4. Ici encore les remarques faites à propos des radius restent valables, les fémurs de Saint-Vallier se singularisant toutefois par un faible diamètre antéropostérieur de la diaphyshe. On remarque au passage les extrémités plus lourdes de la sous-espèce post-villafranchienne.

3.6. Le tibia

L'os est relativement long et mince. Son épiphyshe distale étroite montre une incisure fibulaire plutôt haute et une malléole interne peu saillante, à angle médial obtus.

Le Tableau 4 donne les dimensions comparées du tibia ; comme pour les os longs précédents, ceux des nouvelles fouilles ne diffèrent en rien de ceux des fouilles Viret, et l'ensemble des tibias de Saint-Vallier se situe un peu au-dessus de la moyenne de la sous-espèce *D. etruscus etruscus*. Le diagramme des rapports de la Fig. 5 montre des proportions identiques.

Tableau 3

Dimensions comparées du fémur de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)
Compared dimensions of the femur of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier nouvelles fouilles						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	1	445				
DT prox						
DT tête						
DAP tête						
DT dia. milieu	3	62,00	60	64	2,00	3,23
DAP dia.	3	51,33	50	53	1,53	2,98
DT distal	2	127,00	126	128	1,41	1,11
DAP distal						
Saint-Vallier anciennes fouilles						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	1	445				
DT prox						
DT tête						
DAP tête						
DT dia. milieu	3	62,00	60	64	2,00	3,23
DAP dia.	3	51,33	50	53	1,53	2,98
DT distal	2	127,00	126	128	1,41	1,11
DAP distal						
<i>D. etruscus etruscus</i>						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	13	443,23	406	474	22,94	5,17
DT prox	12	164,88	148	187	11,16	6,77
DT tête	13	79,54	68	89	4,74	5,96
DAP tête	14	76,50	66	83	4,43	5,80
DT dia. milieu	21	59,79	48	69	6,15	10,29
DAP dia.	21	54,24	47	65,5	5,14	9,48
DT distal	19	123,79	115	135	6,73	5,44
DAP distal	14	145,07	136	161	7,62	5,25
<i>D. etruscus brachycephalus</i>						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	7	448,21	412,5	472	21,87	4,88
DT prox	8	177,50	162	186	9,59	5,40
DT tête	13	85,81	74	95	6,51	7,59
DAP tête	13	81,04	72	88	5,37	6,62
DT dia. milieu	19	62,87	53	72	5,09	8,10
DAP dia.	19	52,11	45	61,5	4,82	9,26
DT distal	15	127,70	120	140,5	6,36	4,98
DAP distal	14	150,96	140	163	8,10	5,37

Comme le fémur, le tibia conserve pendant tout le Villafranchien des dimensions et proportions plutôt constantes, seul le diamètre antéropostérieur distal tendant à se réduire (probabilité minimale de différenciation statistique entre les deux stades évolutifs : 90 %).

3.7. L'astragale

L'astragale de *D. etruscus* possède une poulie large et peu profonde, à lèvre latérale en pente douce (Fig. 6a) ; la dépression limitant distalement la poulie est basse et peu

creusée (Fig. 6b). Le tubercule distal de la face médiale, situé bien au-dessus du bord distal de la face, est en revanche proche du bord postérieur de l'os. Le bord antérieur de l'articulation distale est sub-rectiligne, les deux facettes ont leur bord antérieur au même niveau.

Les dimensions comparées sont indiquées Tableau 5. Nos quatre spécimens ne diffèrent en rien des 13 déjà connus et constituent avec ceux-ci un ensemble homogène de 17 astragales proche de la moyenne de la sous-espèce nominale. On notera la faiblesse des coefficients de variation, surtout pour *D. etruscus etruscus*.

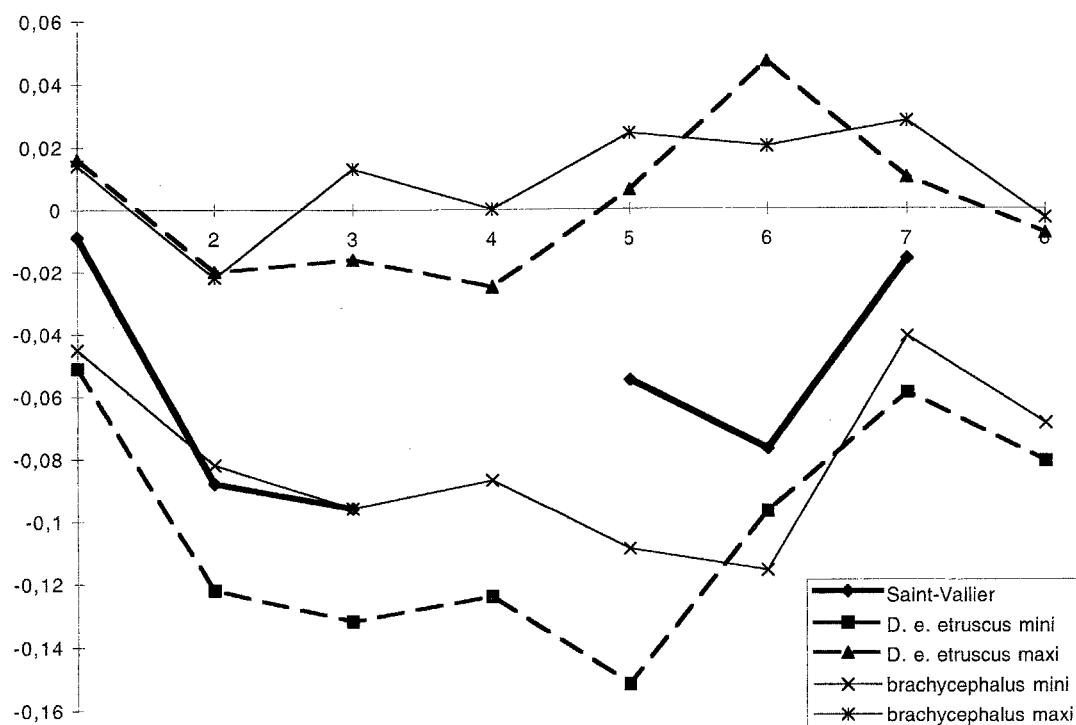


Fig. 4. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Diagrammes des rapports du fémur ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 3 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 4. Simpson diagram of the femur; variables are in the same order as in the table 3; reference is *Diceros bicornis*.

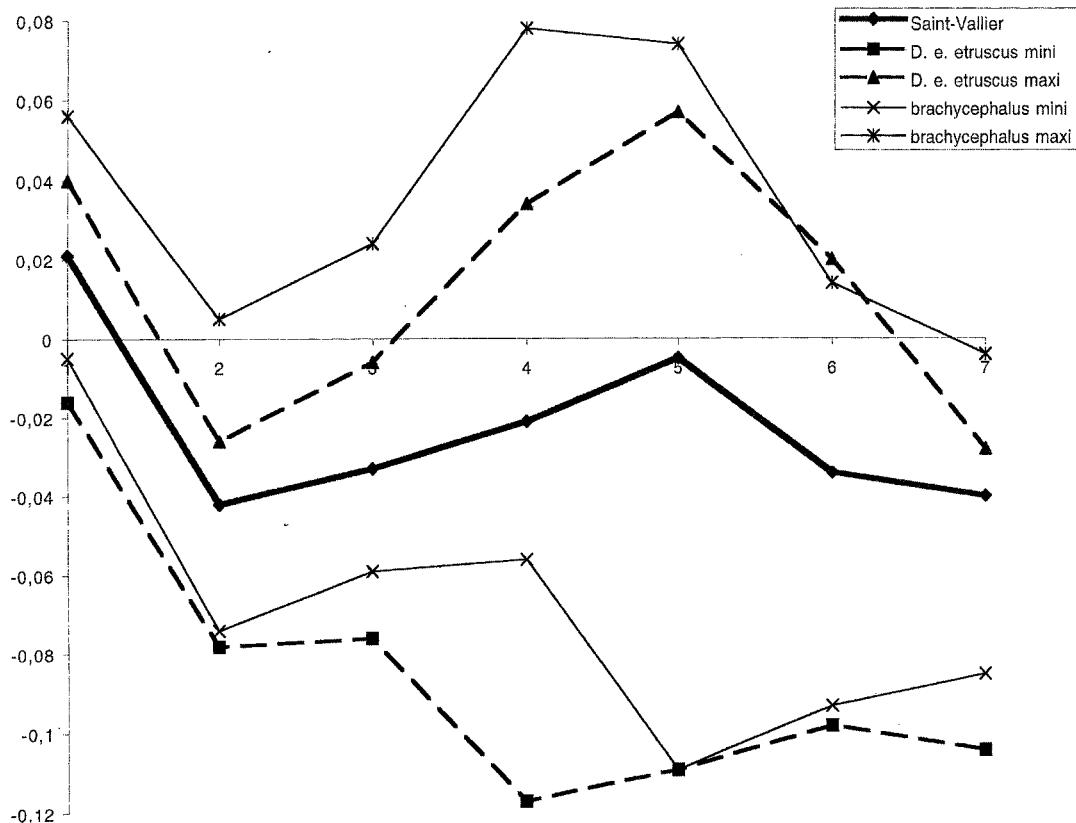


Fig. 5. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Diagrammes des rapports du tibia ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 4 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 5. Simpson diagram of the tibia; variables are in the same order as in the table 4; reference is *Diceros bicornis*.

Tableau 4

Dimensions comparées du tibia de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)
Compared dimensions of the tibia of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier nouvelles fouilles		495487	498250	497020		
Longueur						
DT prox						
DAP prox						
DT dia. milieu	50	56	55			
DAP dia.	58	54	52			
DT distal	83*	93	87,5			
DAP distal	63	65	64,5			
Saint-Vallier anciennes fouilles	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	3	363,67	348	389	22,14	
DT prox	3	111,00	109	114	2,65	
DAP prox	2	110,50	108	113	3,54	
DT dia. milieu	5	54,60	52	56	1,52	2,78
DAP dia.	5	54,60	47	58	4,51	8,25
DT distal	6	93,50	83	99	5,65	6,04
DAP distal	6	68,58	62,5	72	3,61	5,27
<i>D. etruscus etruscus</i>	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	18	356,28	334	380	13,30	3,73
DT prox	17	109,71	102	115	3,95	3,60
DAP prox	14	109,00	100	117,5	5,12	4,70
DT dia. milieu	20	53,15	43,5	61,5	4,57	8,61
DAP dia.	20	50,93	43	63	4,71	9,24
DT distal	23	90,22	80	105	6,92	7,67
DAP distal	23	63,33	58	69	3,55	5,61
<i>D. etruscus brachycephalus</i>	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	16	370,91	343	394,5	14,95	4,03
DT prox	21	113,60	103	123,5	6,00	5,28
DAP prox	14	111,75	104	126	5,68	5,08
DT dia. milieu	32	57,22	50	68	4,19	7,32
DAP dia.	29	52,53	43	65,5	5,35	10,19
DT distal	34	92,99	81	103,5	5,32	5,72
DAP distal	36	67,44	60,5	73	3,53	5,23

La Figure 7 confirme l'identité des proportions des astragales de Saint-Vallier avec ce dernier, et montre une certaine différence dans les proportions entre les deux sous-espèces.

En 1980 j'ai pu montrer que le diamètre transversal reste stable pendant tout le Villafranchien mais diminue nettement à la fin de cette période ; au Villafranchien inférieur la hauteur est plus forte, elle se stabilise ensuite ; le diamètre antéropostérieur est plus grand au Villafranchien inférieur, reste stable au Villafranchien moyen et supérieur et diminue à nouveau au Villafranchien terminal (la différence est significative).

3.8. Le calcanéum

Le calcanéum du rhinocéros étrusque se caractérise par la grande différence de hauteur entre l'avant et le sommet de la

tubérosité (Fig. 8b), un sustentaculum tali relativement bref et, par rapport à l'axe de l'os, très faiblement oblique vers le bas en vue postérieure (Fig. 8a).

Un élément de variabilité individuelle est observable sur nos deux spécimens : le point le plus antérieur de l'os est situé sur l'avant de la tubérosité pour le spécimen n° 495605, mais au niveau du bec pour le n° 498269 (Fig. 8b).

Les dimensions (Tableau 6) montrent la similitude de nos spécimens avec ceux provenant des anciennes fouilles ; on remarquera que les dimensions les plus élevées observées à Saint-Vallier pour la hauteur de l'os et ses deux diamètres antéropostérieurs sont un peu supérieures aux valeurs maximales de notre échantillon de comparaison.

La Figure 9 montre un profil assez particulier : le diamètre antéropostérieur au niveau du bec et le diamètre transversal de la tubérosité sont relativement faibles à Saint-Vallier.

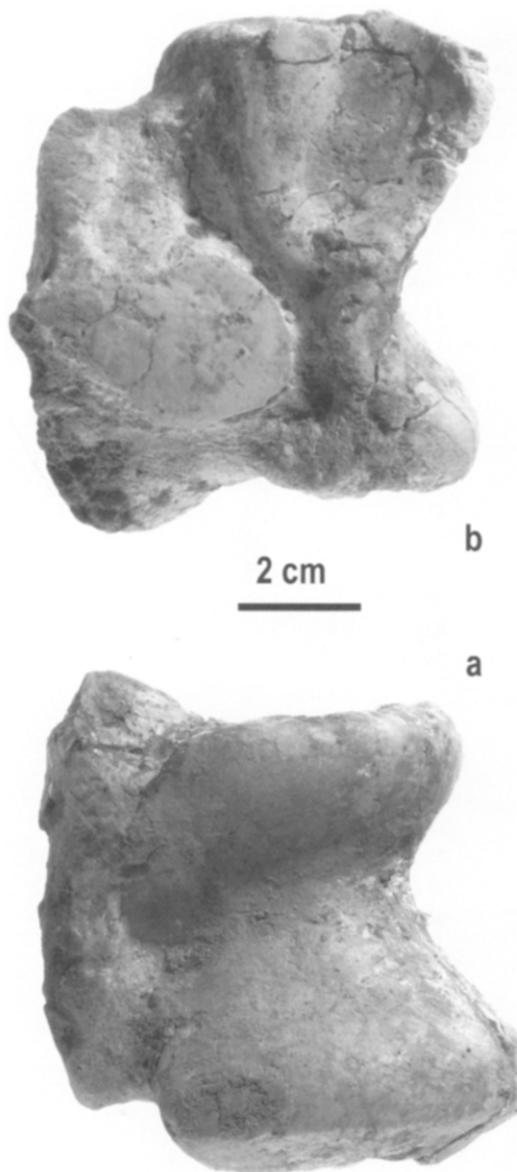


Fig. 6. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Astragale n° 498268 ; a : vue de face ; b : vue postérieure.

Fig. 6. *Dicerorhinus etruscus etruscus* of Saint-Vallier. Astragulus, frontal and posterior views.

Rappelons que la première de ces variables connaît une diminution significative entre le Villafranchien moyen et le Villafranchien supérieur.

3.9. L'humérus

Les anciennes fouilles avaient permis de recueillir neuf humérus dont deux complets ; nous n'en avons découvert aucun, mais j'ai profité de l'occasion pour restituer le matériel osseux par rapport aux deux sous-espèces de rhinocéros étrusque. Rappelons que l'humérus de *D. etruscus etruscus* est relativement petit, à tête articulaire presque rectangulaire, et doté d'un sommet du trochanter très haut par rapport à la tubérosité deltoïdienne ; la coulisse bicipitale est en auge à fond plat.

Les dimensions comparées sont données Tableau 7. Les spécimens de Saint-Vallier apparaissent proches de la moyenne des *D. etruscus etruscus*, avec des extrémités légèrement plus fortes. Les deux diamètres de l'épiphyse distale connaissent une diminution notable du Villafranchien moyen au Villafranchien supérieur.

3.10. Les métacarpiens

Nous n'avons pas non plus trouvé de nouveaux spécimens de métacarpiens mais Viret en avait recueilli plusieurs en bon état, et il m'a paru intéressant de les comparer eux aussi à nos échantillons de *D. etruscus etruscus* et *D. etruscus brachycephalus*.

Le Mc II est allongé et gracile ; son articulation proximale est large et peu allongée. Les dimensions comparées et les proportions relatives du Mc II sont données respectivement Tableau 8 et Fig. 10 : les quatre spécimens complets de Saint-Vallier sont longs, leur longueur moyenne dépasse le maximum de notre échantillon de comparaison, et leur épiphyshe distale est étroite.

Le Mc III est remarquablement long et mince, traduisant comme les autres métapodes un mode de vie coureur ; son articulation proximale est étroite et profonde. En 1954 Viret avait noté une forte variabilité individuelle dans le développement et l'écartement des facettes médiales de l'articulation proximale, et je confirme cette observation que j'estime valable pour toutes les espèces de rhinocéros. La Figure 11 est un diagramme des rapports du Mc III, dont les dimensions comparées sont indiquées Tableau 9. On y verra que le plus grand spécimen de Saint-Vallier dépasse la longueur maximale et les plus grands diamètres transversaux distaux observés dans notre échantillon de la sous-espèce.

Le Mc IV, bien que relativement court par rapport aux autres métacarpiens, reste élancé ; son articulation proximale est assez peu élargie en arrière ; il y a une grande variabilité individuelle dans l'articulation proximo-médiale. Le Tableau 10 et la Fig. 12 montrent que le Mc IV est long (le seul qui soit complet atteint presque le maximum de longueur observé dans l'échantillon de comparaison) et bien élargi distalement.

Rappelons qu'entre Villafranchien moyen et Villafranchien supérieur les Mc II et Mc III subissent une réduction statistiquement significative de leur longueur.

3.11. Disposition dans le gisement

Les restes de rhinocéros que nous avons découverts appartiennent aux deux bancs de less durci fossilifères. Ils proviennent dans leur quasi-totalité du niveau supérieur LD 3 où ils se répartissent pour l'essentiel (Fig. 13) selon une ellipse très plate dont le grand axe orienté SE-NW mesure environ 12 m (Valli, 2001 : p. 129 et 132 et Fig. 82) ; l'altitude est comprise entre 356 et 357 m. Dans cette ellipse les fossiles sont regroupés majoritairement vers l'aval, à l'extrême NW. Valli relève la concentration d'une dizaine d'os des membres appartenant à au moins deux individus dans une surface de 1,5 mètre carré dans le

Tableau 5

Dimensions comparées de l'astragale de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)
Compared dimensions of the astragalus of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier nouvelles fouilles		495563	496850	496268	495849
		D	G	G	D
DT	83			82	
Hauteur	81			78	84
DAP médial	52,5		51,5	52	51
DT artic. dist.	67			71,5	
DAP artic. dist.	40			43,5	42,5
DT trochlée	60		58	59	
DT distal	74			72,5	
Saint-Vallier anciennes fouilles		n	moyenne	min.	max.
DT	13	81,08	76	85	2,81
Hauteur	13	77,27	72	82	3,05
DAP médial	12	52,96	47	55	2,31
DT artic. dist.	11	66,27	62	70	2,54
DAP artic. dist.	12	40,75	38	44	1,66
DT trochlée	13	56,65	52	62	3,42
DT distal	12	70,17	60	76	4,70
D. etruscus etruscus		n	moyenne	min.	max.
DT	37	80,88	73	88	3,66
Hauteur	37	77,12	71	84	3,14
DAP médial	34	53,82	48,5	58	2,58
DT artic. dist.	34	65,50	57	75	4,22
DAP artic. dist.	33	40,74	36	45,5	2,61
DT trochlée	38	55,18	49	61	2,99
DT distal	33	69,95	65	78	3,29
D. etruscus brachycephalus		n	moyenne	min.	max.
DT	39	86,38	76	107	6,52
Hauteur	39	80,47	72	89	5,11
DAP médial	35	55,69	46	68	4,68
DT artic. dist.	33	71,41	59,5	85	6,04
DAP artic. dist.	31	41,40	35	52	3,95
DT trochlée	38	60,41	52	71	4,85
DT distal	36	73,85	61	82	5,25

locus Nord amas A (coordonnées Lambert : x compris entre 795, 942 et 795,944 km ; y compris entre 323,870 et 323,872 km). Une concentration plus diffuse de 11 os répartis sur 5 mètres carrés et provenant de deux individus, un adulte et un jeune, a été observée dans le locus Supérieur, amas Centre-Nord et lentille 2 (x compris entre 795,945 et 795,950 km ; y compris entre 323,859 et 323,864 km) ; un astragale et un calcanéum adultes s'articulent entre eux. L'adulte et le jeune correspondent très probablement à un groupe familial composé d'une mère et de son petit.

3.12. Conclusion à l'étude anatomique

Les restes de rhinocéros recueillis à Saint-Vallier lors des nouvelles fouilles ne diffèrent en rien de ceux qu'avait découvert Viret. Leur morphologie, leur taille et leurs proportions sont caractéristiques de *Dicerorhinus etruscus etruscus*.

La population de Saint-Vallier se distingue par des os des membres dont les dimensions sont légèrement supérieures aux valeurs moyennes de la sous-espèce, sauf pour les métacarpiens qui sont tous trois remarquablement longs et, pour le III et le IV, élargis distalement. Cette population est caractéristique du stade évolutif I de la sous-espèce, présent en Europe occidentale dans la deuxième partie du Villafranchien inférieur et tout le Villafranchien moyen, avant son remplacement par le stade II au Villafranchien supérieur et terminal (Guérin, 1980).

Le seul fossile exploitable du banc de loess durci inférieur (LD 2) est un fémur adulte presque complet. Il ne montre pas de différence significative avec les fémurs provenant des anciennes fouilles, et rentre parfaitement dans l'intervalle de variation des *D. etruscus etruscus*.

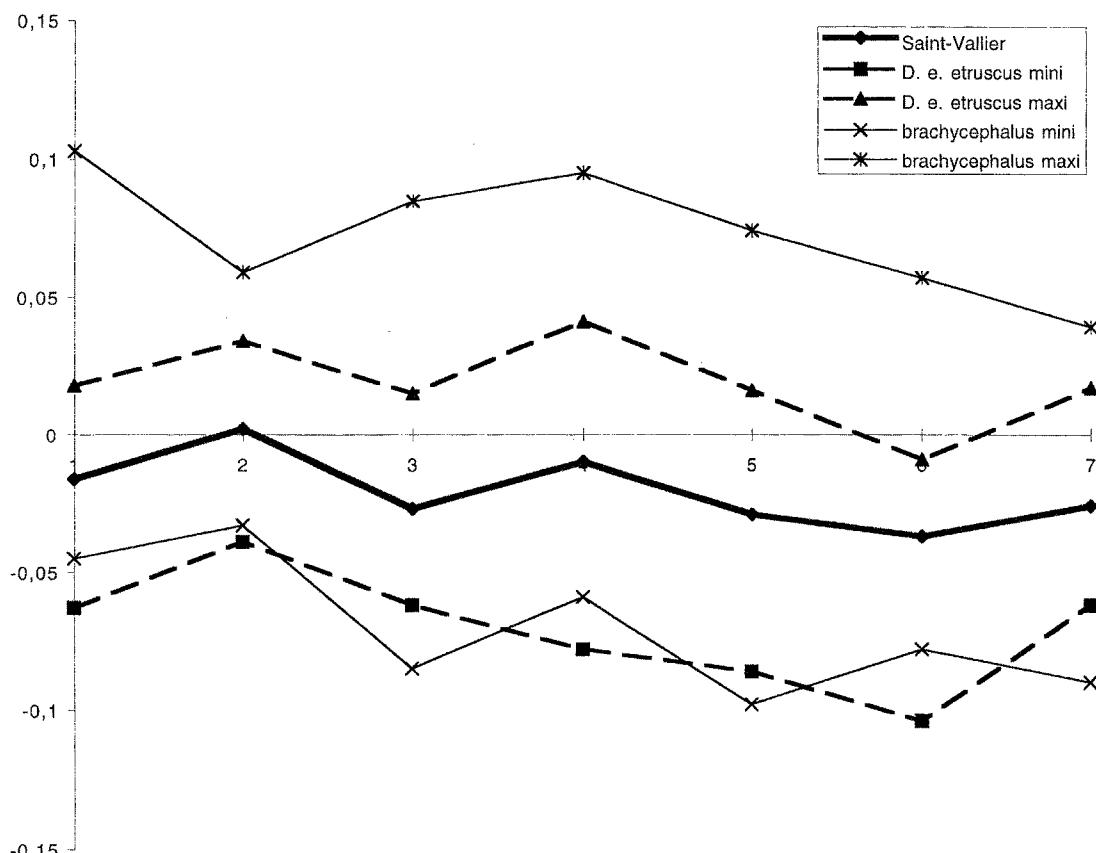


Fig. 7. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Diagrammes des rapports de l'astragale ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 5 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 7. Simpson diagram of the astragalus; variables are in the same order as in the table 5; reference is *Diceros bicornis*.

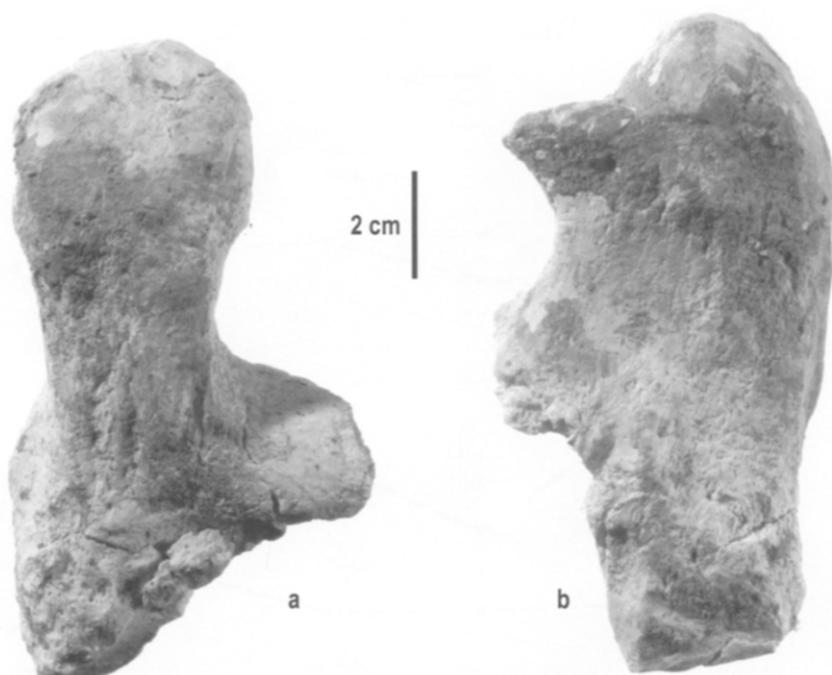


Fig. 8. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Calcanéum n° 498269 ; a : vue postérieure ; b : vue latérale.

Tableau 6

Dimensions comparées du calcanéum de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)
Compared dimensions of the calcaneus of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier nouvelles fouilles		495605	498269			
		D	G			
Hauteur		120,5	123			
DAP sommet		70	66,5			
DAP bec		69,5	66			
DT sust.		75,5	72			
DT sommet		44	45			
DT milieu		34,5	33			
Saint-Vallier anciennes fouilles		n	moyenne	min.	max.	écart-type
Hauteur	5		122,1	110	130	8,112
DAP sommet	7		66,64	63	71	3,01
DAP bec	10		62,5	58	70	3,44
DT sust.	7		69,79	66	74	2,885
DT sommet	7		44,64	41	46	1,676
DT milieu	10		34,65	31	37	2,161
D. etruscus etruscus		n	moyenne	min.	max.	écart-type
Hauteur	19		118,29	109	129	5,777
DAP sommet	19		62,84	57,5	68	3,598
DAP bec	18		58,97	54	65	3,517
DT sust.	18		67,06	60	75	4,054
DT sommet	17		43,62	39,5	49	2,798
DT milieu	14		35,18	32	39	2,342
D. etruscus brachycephalus		n	moyenne	min.	max.	écart-type
Hauteur	27		118,76	110	131	5,881
DAP sommet	22		68,45	55,5	77	4,778
DAP bec	23		60,43	54	68	3,794
DT sust.	26		72,83	64	80	4,425
DT sommet	28		48,59	43	58	3,832
DT milieu	27		38,15	32,5	44	3,477

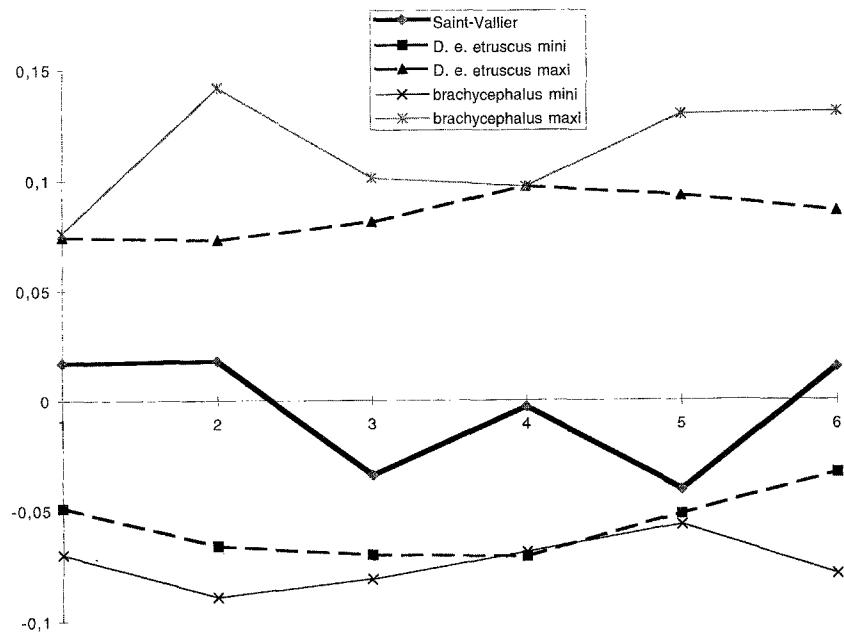


Fig. 9. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Diagrammes des rapports du calcanéum ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 6 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 9. Simpson diagram of the calcaneus; variables are in the same order as in the table 6; reference is *Diceros bicornis*.

Tableau 7

Dimensions comparées de l'humérum de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)
Compared dimensions of the humerus of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	2	383,50	377	390		
DT prox	2	145,75	139	152,5		
DAP prox	2	151,00	149	153		
DT dia. milieu	9	56,33	53	64	3,57	6,34
DAP dia.	9	63,89	61	67	1,83	2,87
DT dist.	6	127,33	122	135	5,01	3,93
DAP dist.	8	104,25	99	109	3,49	3,35
D. etruscus etruscus						
Longueur	19	389,11	336	427	19,81	5,09
DT prox	17	142,41	125	202	17,78	12,48
DAP prox	9	144,61	130	155	8,45	5,84
DT dia. milieu	32	56,56	45,5	67,5	4,59	8,12
DAP dia.	26	63,40	54	72	4,62	7,29
DT dist.	33	122,33	110	137	6,06	4,95
DAP dist.	30	101,08	83,5	114	5,59	5,53
D. etruscus brachycephalus						
Longueur	7	384,00	363	395	11,83	3,08
DT prox	4	143,63	140	150	4,42	3,08
DAP prox	2	162,50	159	166	4,95	3,05
DT dia. milieu	22	59,77	50	70	5,14	8,60
DAP dia.	22	64,16	55	77	5,69	8,86
DT dist.	18	128,36	118	145	7,84	6,11
DAP dist.	17	106,24	94	116,5	7,00	6,59

Tableau 8

Dimensions comparées du Mc II de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)
Compared dimensions of the second metacarpal of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	4	183,25	179	186	3,10	1,69
DT prox	5	36,40	33	41	3,13	8,60
DAP prox	5	42,20	40	46	2,68	6,36
DT dia. milieu	4	34,50	33	36	1,29	3,74
DAP dia.	4	24,00	22	25	1,41	5,89
DT maxi dist.	3	39,67	38	41	1,53	3,85
DT artic. dist.	4	34,63	30	37,5	3,45	9,96
DAP distal	3	39,67	39	41	1,15	2,91
D. etruscus etruscus						
Longueur	15	174,07	162	182	5,81	3,34
DT prox	21	37,45	27	47	5,24	13,99
DAP prox	21	40,19	34	46,5	3,27	8,13
DT dia. milieu	15	31,70	24	38	3,73	11,77
DAP dia.	15	22,03	17	28	2,52	11,43
DT maxi dist.	14	43,11	38	48	3,13	7,25
DT artic. dist.	15	39,13	33	45,5	3,82	9,76
DAP distal	15	37,53	36	40	1,41	3,75
D. etruscus brachycephalus						
Longueur	11	181,59	174	194	7,28	4,01
DT prox	11	43,95	39,5	49	3,06	6,97
DAP prox	12	42,92	37	45,5	2,12	4,94
DT dia. milieu	11	35,59	30	41	2,95	8,28
DAP dia.	11	23,27	20	28	2,62	11,26
DT maxi dist.	11	45,23	42	49	2,17	4,80
DT artic. dist.	11	38,59	34	43	2,39	6,18
DAP distal	11	39,45	36	41	1,65	4,18

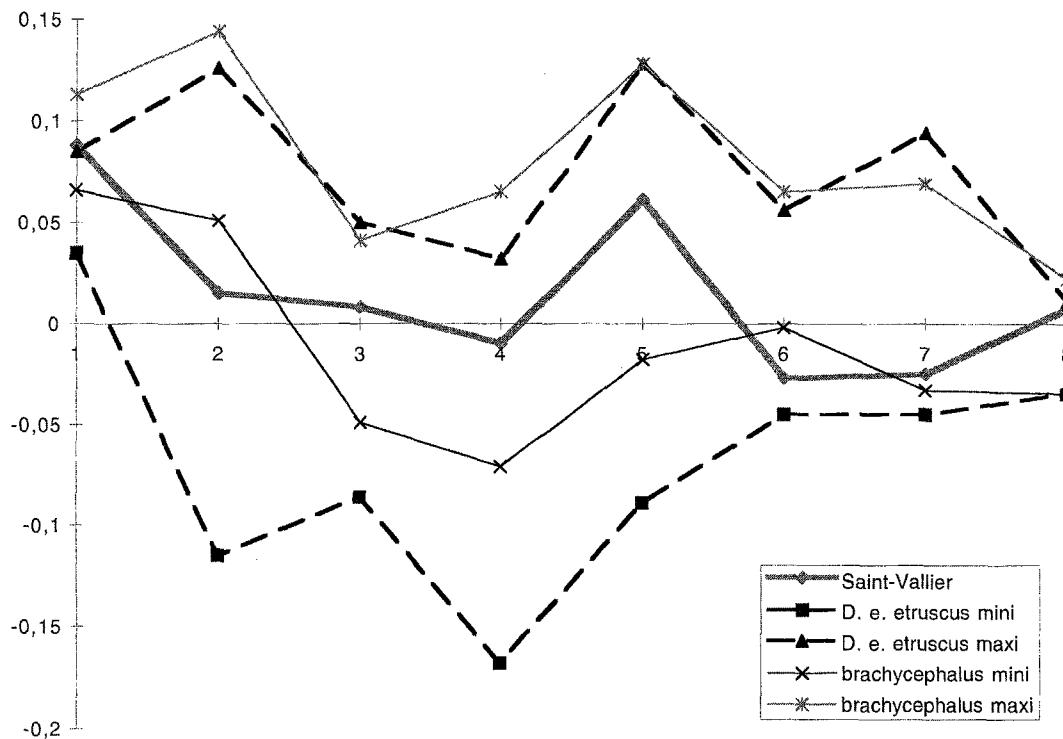


Fig. 10. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Diagrammes des rapports du Mc II ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 8 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 10. Simpson diagram of the second metacarpal; variables are in the same order as in the table 4; reference is *Diceros bicornis*.

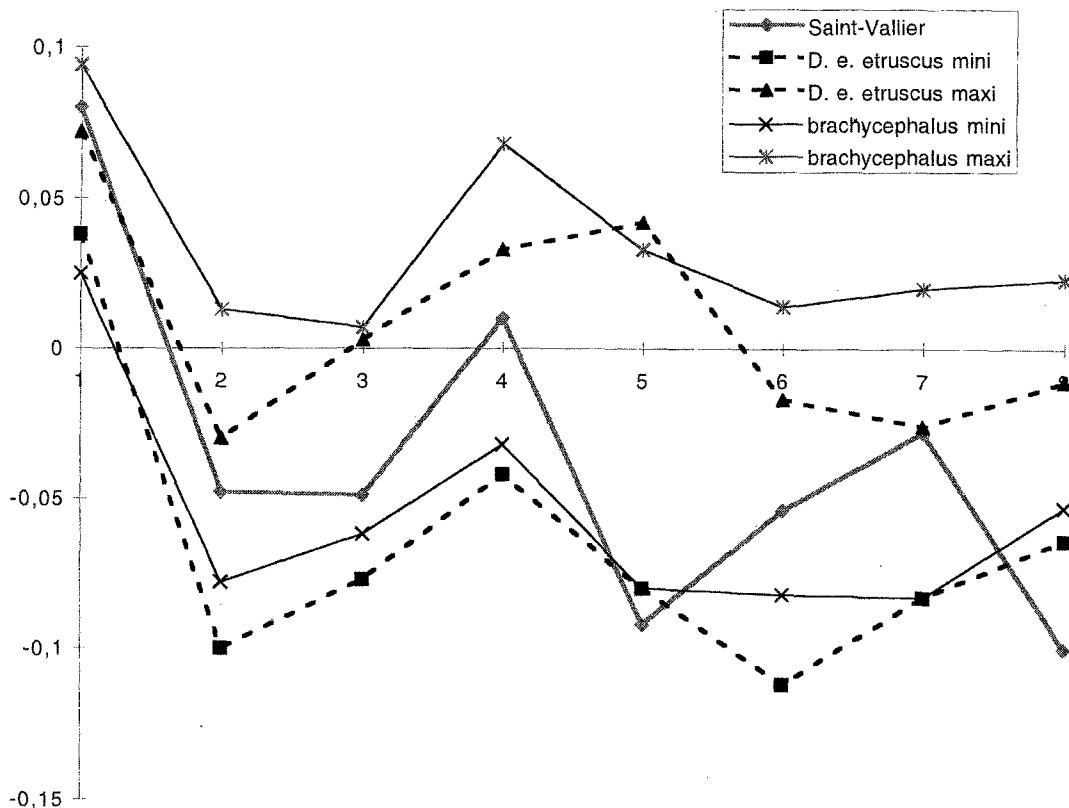


Fig. 11. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Diagrammes des rapports du Mc III ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 9 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 11. Simpson diagram of the third metacarpal; variables are in the same order as in the table 9; reference is *Diceros bicornis*.

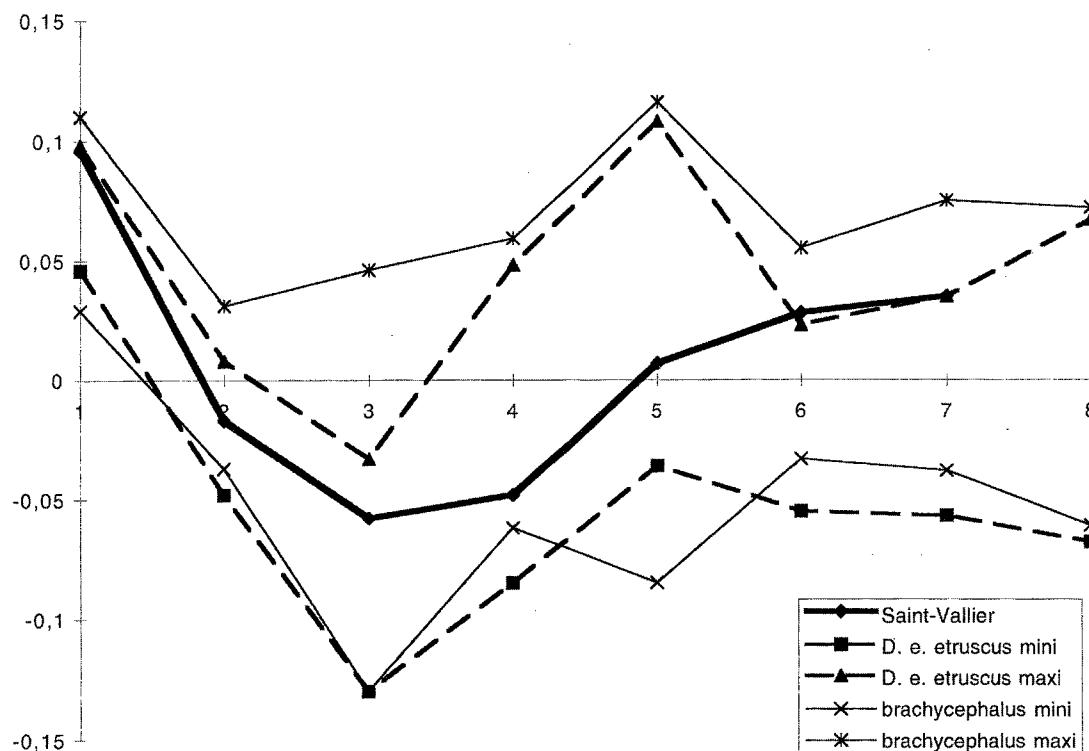


Fig. 12. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Diagrammes des rapports du Mc IV ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 10 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 12. Simpson diagram of the fourth metacarpal; variables are in the same order as in the table 10; reference is *Diceros bicornis*.

Tableau 9

Dimensions comparées du Mc III de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)

Compared dimensions of the third metacarpal of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier						
	n	moyenne	min.	max.		
Longueur	2	213,75	207	220,5		
DT prox	3	54,67	52	58		
DAP prox	3	45,33	44	47		
DT dia. milieu	2	50,75	49	52,5		
DAP dia.	1	18,00				
DT maxi dist.	2	56,00	55	57		
DT artic. dist.	2	48,75	47,5	50		
DAP distal	1	35,00				
<i>D. etruscus etruscus</i>						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	18	200,72	194	210	4,78	2,38
DT prox	22	53,36	48,5	57	2,34	4,38
DAP prox	19	46,03	42,5	51	2,21	4,80
DT dia. milieu	21	48,64	45	53,5	2,43	5,00
DAP dia.	19	20,84	18,5	24,5	1,27	6,09
DT maxi dist.	19	56,87	49	61	2,67	4,69
DT artic. dist.	19	45,92	43	49	1,78	3,88
DAP distal	16	41,03	38	43	1,36	3,31
<i>D. etruscus brachycephalus</i>						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	16	204,69	188,5	221	8,19	4,00
DT prox	22	55,11	51	63	2,84	5,16
DAP prox	16	47,25	44	51,5	2,15	4,56
DT dia. milieu	17	50,88	46	58	3,45	6,78
DAP dia.	17	21,32	18,5	24	1,70	7,95
DT maxi dist.	14	59,00	52,5	65,5	3,74	6,34
DT artic. dist.	16	48,22	43	54,5	3,20	6,64
DAP distal	14	43,46	39	46,5	2,56	5,89

Tableau 10

Dimensions comparées du Mc IV de *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme)
Compared dimensions of the fourth metacarpal of *Dicerorhinus etruscus etruscus* from Saint-Vallier (Drôme)

Saint-Vallier	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	1	176,00	176	176		
DT prox	5	43,00	41	45	1,58	3,68
DAP prox	4	37,75	36	40	2,06	5,46
DT dia. milieu	2	30,50	30	31		
DAP dia.	1	21,00	21	21		
DT maxi dist.	1	46,00	46	46		
DT artic. dist.	1	42,00	42	42		
DAP distal	0					
<i>D. etruscus etruscus</i>						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	18	165,72	157	177	6,44	3,89
DT prox	16	41,66	40	45,5	1,79	4,29
DAP prox	18	35,92	32	40	2,37	6,59
DT dia. milieu	17	32,41	28	38	2,62	8,08
DAP dia.	17	22,06	19	26,5	2,01	9,13
DT maxi dist.	17	41,94	38	45,5	2,26	5,40
DT artic. dist.	17	37,47	34	42	2,08	5,55
DAP distal	18	37,56	31,5	43	2,29	6,09
<i>D. etruscus brachycephalus</i>						
	n	moyenne	min.	max.	écart-type	coeff. var.
Longueur	16	172,16	151	182	8,08	4,69
DT prox	13	45,35	41	48	2,25	4,96
DAP prox	14	38,75	32	48	4,11	10,60
DT dia. milieu	17	34,74	29,5	39	2,65	7,62
DAP dia.	17	23,47	17	27	2,50	10,66
DT maxi dist.	17	45,29	40	49	2,40	5,29
DT artic. dist.	17	39,68	35,5	46	2,87	7,22
DAP distal	16	39,84	32	43,5	2,78	6,98

4. Implications biostratigraphiques et paléoécologiques

4.1. Intérêt biostratigraphique de *D. etruscus*

D. etruscus est répandu entre 2,5 et 0,5 Ma dans toute l'Europe et au Moyen-Orient. L'holotype est le crâne n° IGF 756, conservé au Musée de l'Université de Florence et provenant de la formation du Valdarno supérieur en Toscane.

L'espèce apparaît durant le Villafranchien inférieur, et elle est présente à côté de *D. jeannvireti* à Perrier-Les Etouaires (zone MNQ 16b), site qui date de 2,5 Ma (Poidevin et al., 1984). Elle est fréquemment rencontrée, et parfois particulièrement bien représentée, par exemple à Senèze et dans la formation du Valdarno supérieur. En 1980 j'avais reconnu deux stades évolutifs successifs dans la sous-espèce nominale, le stade I correspondant au Villafranchien inférieur et moyen (zones MNQ 16 et 17), et le stade II au Villafranchien supérieur et terminal (zones 18 et 19).

Le rhinocéros étrusque est fréquent dans le Villafranchien d'Europe (Guérin, 1980), aussi bien de France (Heintz et al., 1974), d'Italie (Azzaroli, 1983, 1999), d'Espagne (Cerdeño, 1993), d'Angleterre (Stuart, 1982), que d'Europe

centrale et sud-orientale, du Caucase (Vekua, 1995) et du Moyen-Orient (Guérin, 1986).

Les principaux sites à *D. etruscus etruscus* stade I sont Perrier-Les Etouaires (Puy-de-Dôme), Villafranca d'Asti (Piémont, Italie) et Villaroya (Logroño, Espagne) pour la zone 16, Olivola (Val di Magra, Italie), La Puebla de Valverde (province de Teruel, Espagne) et le Red Crag d'Angleterre pour la zone 17. Saint-Vallier apporte un complément significatif au matériel disponible pour le Villafranchien moyen.

Les principaux gisements à *D. etruscus etruscus* stade II sont Senèze (Haute-Loire), Cueva Victoria (Murcia, Espagne : Santafé et Casanovas, 1987), Lodesana (région de Parme, Italie) et au moins en partie la formation du Valdarno supérieur (Toscane, Italie).

Du stade I au stade II l'évolution se manifeste de la façon suivante :

- crâne : recul de l'orbite et élargissement de l'arrière-crâne ;
- mandibule : affinement et abaissement de la branche horizontale ;

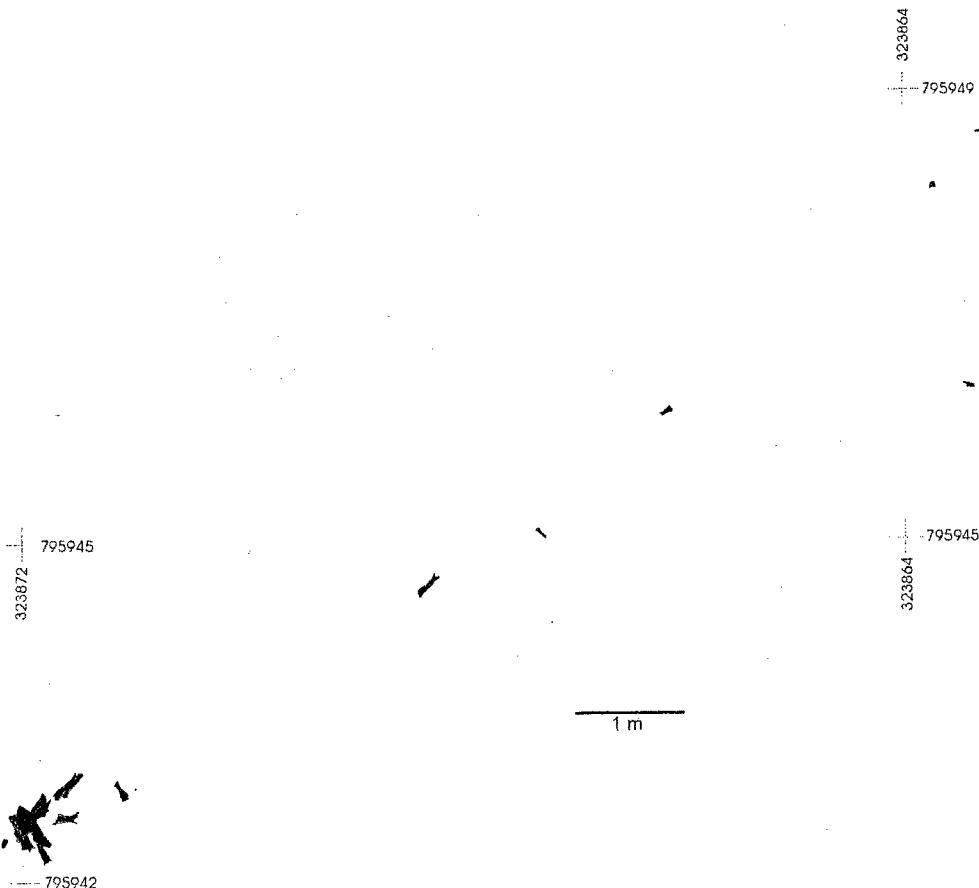


Fig. 13. *Dicerorhinus etruscus etruscus* de Saint-Vallier (Drôme). Distribution des restes dans le niveau LD 3 (d'après Valli, 2001).

Fig. 13. *Dicerorhinus etruscus etruscus* of Saint-Vallier (Drôme). Scattering of the main remains in the Upper (LD 3) fossiliferous level (from Valli, 2001).

- dents : diminution de taille, notamment de la largeur pour les jugales supérieures ; faible accroissement de l'hypsodontie ;
- squelette post-crânien : tendance générale à une faible diminution des longueurs et à une légère modification des proportions.

Le matériel de Saint-Vallier permet de préciser les tendances évolutives du squelette post-crânien : réduction des diamètres de l'épiphyse distale de l'humérus, raccourcissement du radius et des métacarpiens avec modification des proportions des épiphyses, réduction du diamètre antéro-postérieur distal du tibia, changement de proportions des tarsiens.

D. etruscus persiste jusqu'au Pléistocène moyen (il disparaîtra au cours de la glaciation du Mindel, vers 500 000 ans) avec une sous-espèce plus évoluée, *D. etruscus brachycephalus* (Schröder, 1903 ; Guérin, 1980), de plus forte taille, qui survivra plus tard encore dans le Caucase (Guérin et Baryschnikov, 1987). La forme évoluée est présente en abondance par exemple au Vallonnet et à Lunel-Viel en France, à Mauer et Mosbach en Allemagne (dans ce dernier site elle est associée au rhinocéros de Merck). Par rapport à la sous-espèce nominale le crâne est plus volumineux, la partie faciale est plus allongée, la mandibule est plus haute

et plus puissante ; l'hypsodontie s'accroît. Les os longs et les métapodes sont moins gracieux, les segments 2 et 3 des membres s'allongent.

4.2. Intérêt paléoécologique de *D. etruscus*

La tête portée haut et les dents brachydontes impliquent la consommation de végétaux tendres : feuilles, bourgeons, jeunes écorces et rameaux, brindilles. L'allongement des segments II et III des membres caractérise un mode de déplacement de type coureur, inconnu chez les rhinocéros actuels tous nettement plus graviportaux. Les faunes et les flores associées (dans plus de trente gisements pour les faunes et dans six pour les flores) représentent selon les sites un mélange confus d'espèces forestières et d'espèces steppiques ; les végétaux sont souvent thermophiles, et les genres aquatiques ne sont pas rares (Guérin, 1980). Il s'ensuit que *D. etruscus* était particulièrement ubiquiste et vivait dans des biotopes très divers, depuis la forêt claire jusqu'à la savane localement boisée, sous un climat souvent humide et connaissant des températures assez variables.

Références

- Azzaroli, A., 1983. Quaternary Mammals and the "End-Villafranchian" dispersal event – A turning point in the history of Eurasia. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 44, 117–139.

- Azzaroli, A., 1999. Biogeography of Early and Early-Middle Pleistocene mammalian faunas of Italy. In: Gibert, J., Sanchez, F., Gibert, L., Ribot, F. (Eds.), Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior de Eurasia. (Actas del congreso internacional de paleontología humana, Orce 1995), Museo de Prehistoria. Josep Gibert édit., Orce, pp. 549–555.
- Cerdeño, E., 1993. Remarks on the Spanish Plio-Pleistocene *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris 317 (2), 1363–1367.
- Debard, E., Faure, M., Guérin, C., 1994. Stratigraphie du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris (2) 318, 1283–1286.
- Falconer, H., 1859. Détermination de la faune. In: Ansted, T.D. (Ed.), On the geology of Malaga and the Southern part of Andalusia. Quarterly Journal of the Geological Society of London 15, pp. 601–603.
- Fortelius, M., Mazza, P., Sala, B., 1993. *Stephanorhinus* (Mammalia, Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaontographia Italica* 80, 63–155.
- Guérin, C., 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon 79, 1–1185.
- Guérin, C., 1982. Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios* 15, 593–598.
- Guérin, C., 1986. Le rhinocéros du Pléistocène ancien d'Oubeidiyeh (Israël). In: Tchernov, E., Guérin, C. (Eds.) et Collaborateurs, Les mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubeidiyeh. Mémoires et Travaux du Centre de Recherches français de Jérusalem 5, Association Paléorient éditeur, Paris, pp. 183–190.
- Guérin, C., Baryschnikov, G.F., 1987. Le rhinocéros acheuléen de la grotte de Koudaro I (Géorgie, URSS) et le problème des espèces relictées du Pléistocène du Caucase. *Geobios* 20, 389–396.
- Guérin, C., Faure, M., 2002. The Mid-Villafranchian mammals of Saint-Vallier (Drôme, France). Proceeding 1st International workshop on Late Plio/Pleistocene extinction and evolution in the Palearctic. The Vatera fauna. Lesbos 1999, Annales géologiques des Pays helléniques 39, 197–220.
- Heintz, E., Guérin, C., Martin, R., Prat, F., 1974. Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. Mémoires du Bureau de Recherches géologiques et minières 78, 169–182.
- Kretzoi, M., 1942a. Bemerkungen zum System der Nachmiozänen Nashorn-Gattungen. *Földtani Közlöny* 72, 309–318.
- Kretzoi, M., 1942b. Präokkupierte und durch altere zu ersetzende Säugetiernamen. *Földtani Közlöny* 72, 345–349.
- Lortet, L., Chantre, E., 1876. Études paléontologiques dans le bassin du Rhône. Période quaternaire. Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon (1873–1875), 59–30.
- McKenna, M.C., Bell, S.K., 1997. Classification of Mammals above the species level. Columbia University Press, New York.
- Pastre, J.F., Billard, A., Debard, E., Faure, M., Guérin, C., 1996. Un horizon téphrique du Mont-Dore dans les loess plio-pléistocènes de Saint-Vallier (Drôme, France). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris (7) 323, 607–614.
- Poidevin, J.L., Cantagrel, J.M., GUERPA, 1984. Un site unique du Plio-Pléistocène en Europe : le Plateau de Perrier (Puy-de-Dôme). Confrontation des données volcanologiques, stratigraphiques et paléontologiques. *Revue de Sciences Naturelles d'Auvergne* 50, 87–95.
- Santafé, J.V., Casanovas, M.L., 1987. *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* (Mammalia, Perissodactyla) de los yacimientos pleistocénicos de la cuenca Guadix-Baza (Venta Micena y Huéscar) (Granada, España). Paleontología i Evolució mem. esp. 1, 237–254.
- Schroeder, H., 1903. Die Wirbeltier-Fauna des Mosbacher Sandes. I: Gattung Rhinoceros. *Abhandlungen der Königlichen Preussischen Geologischen Landesanstalt* NF 18, 1–141.
- Stuart, A.J., 1982. Pleistocene Vertebrates of the British Isles. Longman, London.
- Valli, A.M.F., 2001. Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme) : étude taphonomique ; paléontologie des Cervidae et des Bovinae. Thèse de Doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon-1 et Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon 153, 1–275.
- Vekua, A., 1995. Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Jahrbuch des römisch-germanischen Zentralmuseums Mainz* 45, 77–180.
- Viret, J., 1948. La faune de mammifères du less durci de Saint-Vallier (Drôme) et ses conséquences stratigraphiques. Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris 227, 684–685.
- Viret, J., 1949. La vie dans la moyenne vallée du Rhône au début des temps quaternaires (Essai d'écologie de la faune des mammifères fossiles de Saint-Vallier). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 18, 20–24.
- Viret, J., 1954. Le less à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 4, 1–200.