

Recherches sur le télencéphale des Rhinoceridae. Par le Docteur
MADELEINE FRIANT, Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum
National d'Histoire naturelle de Paris.

[Received September 9, 1949.]

(With 10 figures in the text.)

SOMMAIRE.

I. Considérations zoologiques préliminaires.—II. Travaux antérieurs sur le télencéphale des Rhinoceridae. Matériaux d'étude.—III. Les dimensions et la forme du télencéphale.—IV. Le rhinencéphale.—V. Le *neopallium*.—VI. Le moule endocranien des Rhinoceridae fossiles.—VII. Conclusions.

I. CONSIDERATIONS ZOOLOGIQUES PRELIMINAIRES.

Les Rhinoceridae constituent un groupe de Périsodactyles intermédiaire, en quelque sorte, au point de vue de l'évolution de leurs extrémités, entre les Tapiridae, d'une part, les Equidae, d'autre part.

Les cornes et la dentition permettent de diviser les Rhinoceridae actuels de la manière suivante :

1. *Rhinoceros à une corne=Rhinocerotes.*

(Asie).

Une incisive à la mandibule ; au plus, une corne, nasale.

S.G.1 : RHINOCEROS s.s. Incisive supérieure basse, comprimée latéralement.
Incisive inférieure, styloïde.

R. (R.) sondaicus Desm. Brachyodontie. Femelle sans corne.

R. (R.) unicornis L. Hypséodontie. Femelle ayant une corne.

2. *Rhinoceros à deux cornes=Dicerotes.*

(Asie, Afrique).

Pas d'incisive à la mandibule. Deux cornes : l'une, nasale, l'autre, frontale.

S.G. 2 : DICERORHINUS. Incisive supérieure et canine inférieure rappelant, par leur forme, ce qui existe dans le sous-genre *Rhinoceros*.

Une seule espèce actuelle :

R. (D.) sumatrensis F. Cuvier, d'Asie méridionale.

S.G.3 : DICEROS. Incisives et canine, atrophiées aux deux mâchoires. Deux espèces actuelles, toutes deux africaines.

R. (D.) bicornis L. Brachyodontie relative.

R. (D.) (Ceratotherium) simus Burchell. Hypséodontie plus accusée que dans la précédente espèce.

II. TRAVAUX ANTERIEURS SUR LE CERVEAU DES RHINOCERIDAE.

MATERIAUX D'ETUDE.

Les Rhinoceridae, au point de vue cérébral, ont été assez peu étudiés. Toutefois, le cerveau du *Rhinoceros (Rhinoceros) unicornis* L. a été décrit très sommairement par J. Krueg, en 1878, puis, avec beaucoup plus de détails, par M. Holl, en 1900. Le cerveau du *Rhinoceros (Dicerorhinus) sumatrensis* F. Cuvier a fait l'objet, en 1877, d'une courte note de A. H. Garrod.

Au Laboratoire d'Anatomie comparée du Museum, j'ai eu à ma disposition un cerveau de *Rhinoceros (Diceros) bicornis* L. mâle, adulte. Il aurait été intéressant de connaître, au point de vue cérébral, quelques stades foetaux de ce Rhinocéros ; malheureusement, je n'ai pu me procurer aucun matériel intra-utérin.

Mes recherches sur un cerveau foetal de Tapir (1942), celles de R. Anthony et J. de Grzybowski, sur le développement du *neopallium* des Equidac (1930), permettent, toutefois, d'interpréter certains sillons, comparables chez le Tapir, le Rhinocéros et le Cheval.

III. LES DIMENSIONS ET LA FORME DU TELENCEPHALE.

Voici un tableau qui résume les dimensions, en millimètres, et les indices du télencéphale chez le Tapir, chez le Rhinocéros et chez le Cheval adultes.

	L.	La.	H.	I1 La × 100 L.	I2 H × 100 L.	I3 H × 100 La.
<i>Tapirus (Acrocodia) indicus</i> Desm. no. 1932-133 *	84	86	59	102,3	70,2	68,6
<i>Rhinoceros (Diceros) bicornis</i> L. no. 1944-278	115	110	67	95,6	58,2	60,9
<i>Equus caballus</i> L. <i>przewalskii</i> Pol. no. 1929-35	114	95	56	83,3	49,1	58,9

Quoique le Rhinocéros soit beaucoup plus volumineux que le Cheval, son cerveau est sensiblement de même longueur que celui de ce dernier.

Mais la forme des hémisphères varie beaucoup avec les différentes espèces de Rhinocéros : par exemple, le cerveau de notre *Rhinoceros (D.) bicornis*, assez élevé, tient, en quelque sorte, par ses proportions, le milieu entre celui du Tapir et celui du Cheval, alors que le cerveau du *Rhinoceros (D.) sumatrensis* est, surtout, très large, plus large même que celui du Tapir.

Ainsi que l'a noté G. Elliot Smith pour le *Rhinoceros (R.) unicornis*, ici, "les hémisphères sont plus étroits, vers l'avant, et plus larges, vers l'arrière, que ceux du Cheval".

IV. LE RHINENCEPHALE.

Sur la face externe du télencéphale (fig. 2), il semble exister une scissure rhinale longue et continue formant, dans son ensemble, un angle très ouvert vers le bas. Il n'en est pourtant pas ainsi : en écartant les lèvres de ce sillon, on voit (fig. 2, en bas) :

1°. La scissure rhinale antérieure (r. a.) qui, bien marquée, est largement séparée de la scissure rhinale postérieure (r. p.). Cette dernière constitue l'un des sillons d'operculation : sa lèvre supérieure recouvre largement le lobe piriforme (rhinencéphale).

2°. Dans l'espace qui sépare les deux scissures rhinales, s'étend, l'*ectosylvia* postérieure (e. p.). Séparée par un pli de passage de la scissure rhinale postérieure, son operculisation semble, en surface, prolonger, vers l'avant, celle de ce dernier sillon. Sa lèvre supérieure recouvre, à la fois, le *gyrus arcuatus* I (*neopallium*) et une partie du lobe piriforme (rhinencéphale), dont la limite est indécise, puisque la scissure rhinale est effacée à ce niveau.

La disposition des scissures rhinales rappelle un peu ce qui existe chez le Tapir, où ces scissures ne se rejoignent pas non plus, mais sont prolongées, chacune, par un sillon de néoformation qui les rend parallèles sur une grande partie de leur trajet ; les sillons de néoformation n'existent pas chez le Rhinocéros. Quant à l'*ectosylvia* du Tapir, parfois dans le prolongement direct de la scissure rhinale postérieure, elle est operculisante, comme chez le Rhinocéros.

L'angle des scissures rhinales, difficile à déterminer, puisque ces sillons ne se rejoignent pas, est très ouvert (140° environ).

Le rhinencéphale de notre Rhinocéros, dont les bulbes olfactifs n'ont pas été conservés, est extrêmement développé dans toutes ses parties. Comme il est de règle chez les Mammifères macrosmatiques et les Ongulés, en particulier, il existe, à l'intérieur de chacun des bulbes olfactifs, une cavité en communication, à travers le pédoncule olfactif, avec le ventricule latéral correspondant. Au

* Ce numéro et les numéros semblables correspondent au Catalogue d'entrée du Service d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, à moins d'indication contraire.

niveau du lobe piriforme, plusieurs sillons s'étendent au-dessous du *sulcus sagittalis* (fig. 3, S), parallèlement à lui.

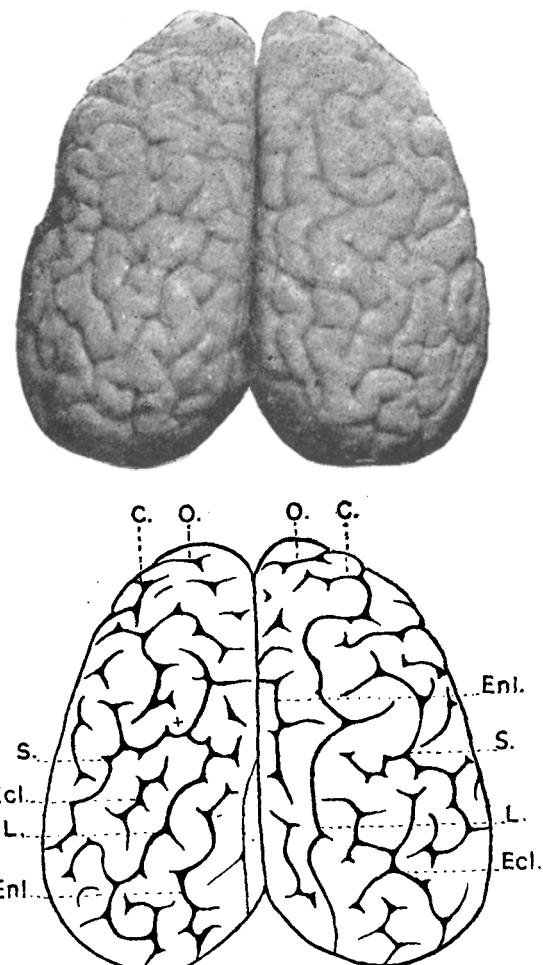
Sur la face interne du rhinencéphale (fig. 4), le *gyrus dentatus* (g. d.), comme chez le Tapir, est très développé. Le *gyrus Andreae Retzii* (région non invertie de la circonvolution de l'hippocampe) est plus largement exposé encore que chez ce dernier (g. A).

V. LE NEOPALLIUM.

Sur la FACE EXTERNE du neopallium :

La praesylvia (fig. 2, P. et 3, P.), oblique de haut en bas et d'avant en arrière, ramifiée dans sa partie supérieure, vient se jeter dans la scissure rhinale antérieure. Parallèlement à elle, s'étend, vers l'avant, l'orbitaire (O).

Figure 1.



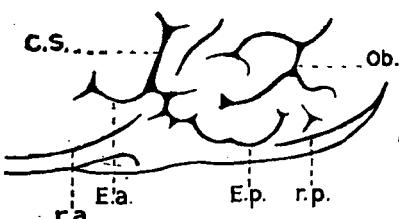
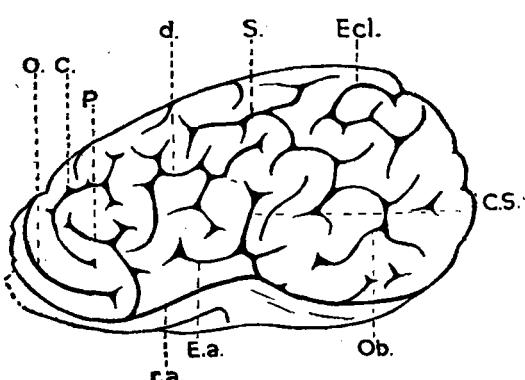
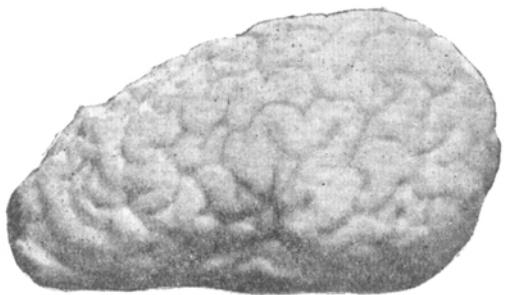
Rhinoceros (Diceros) bicornis L.

Adulte mâle des Collections d'Anatomie comparée du Muséum de Paris. Télencéphale vu par sa face supérieure. En haut : photographie. En bas : Schéma. $\frac{1}{2}$ de G.N.

L'ectosylvia est formée de deux branches : l'une, antérieure (E.a.), l'autre postérieure (E.p.), qui semble, en surface, aboutir à la scissure rhinale

postérieure, toutes deux ; par leur lèvre supérieure, sont operculisantes : la branche antérieure recouvre une partie du *gyrus arcuatus* 1 (la région postéro-supérieure de son bras antérieur) ; la branche postérieure, comme

Figure 2.



Rhinoceros (Diceros) bicornis L.

Le même que figure 1. Télencéphale vu par sa face latérale gauche. En haut : photographie. Au milieu : schéma. En bas : région operculisée, après écartement de la lèvre supérieure, operculisante, de l'*ectosylvia*. $\frac{1}{2}$ de G.N.

nous l'avons dit plus haut, recouvre le bras postérieur du *gyrus arcuatus* 1 et une partie du lobe piriforme.

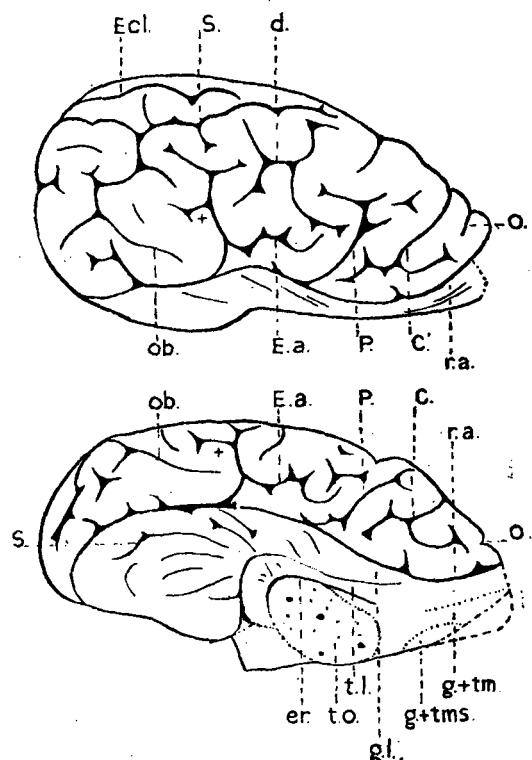
La *pseudosylvia* n'est pas discernable.

La *suprasylvia* (S.) s'étend, au-dessus de l'*ectosylvia*, de haut en bas et d'avant en arrière, mais moins loin, vers l'avant, que chez le Cheval. Très ramifiée et peu arquée, elle s'unit, vers le bas, au sillon oblique de Holl (Ob.),

dont l'indépendance primitive se voit nettement chez le foetus de Cheval, aux stades 5, 6 et 7 (fig. 6, S).

Le *supra-insularis*, sillon de complication, net chez le *Rhinoceros (R.) unicornis* représenté par M. Holl, ne se distingue pas sur notre exemplaire de *Rhinoceros (D.) bicornis*.

Figure 3.

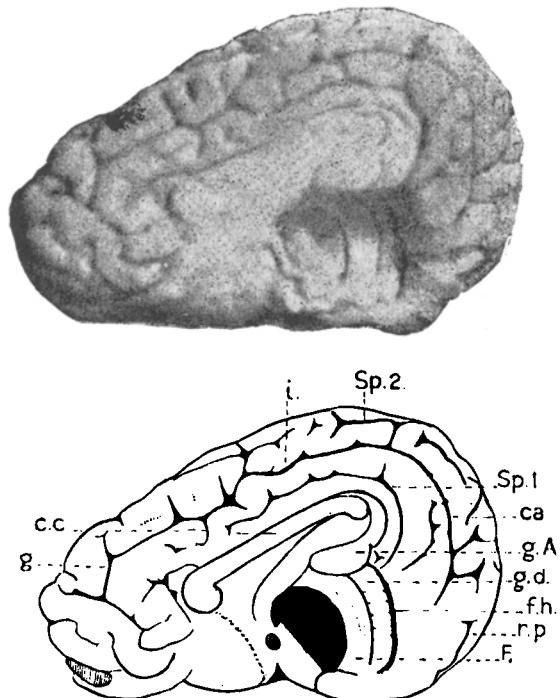


Rhinoceros (Diceros) bicornis L.

Le même que figures 1 et 2. Télencéphale vu par sa face latérale droite. En haut : photographie. Au milieu : schéma. En bas : schéma d'une vue plus inférieure, pour montrer le grand développement du rhinencéphale. $\frac{1}{2}$ de G.N.

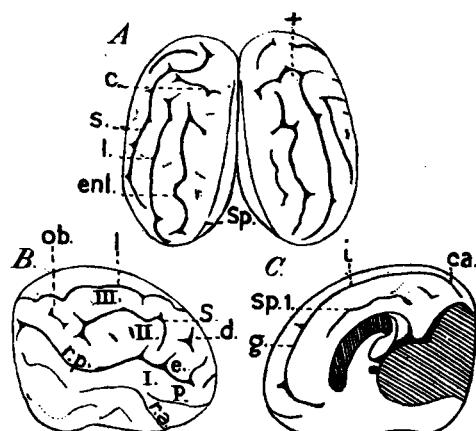
Au niveau du *gyrus arcuatus* n° 2, entre l'*ectosylvia* antérieure et la *suprasylvia*, s'étend un sillon très ramifié (d), le *diagonalis* de Holl (déjà distinct, chez le foetus de Cheval, aux stades 5, 6 et 7 (fig. 6, d)).

Figure 4.

*Rhinoceros (Diceros) bicornis L.*

Le même que figures 1, 2 et 3. Hémisphère cérébral droit vu par sa face interne. En haut : photographie. En bas : schéma. $\frac{1}{2}$ de G.N.

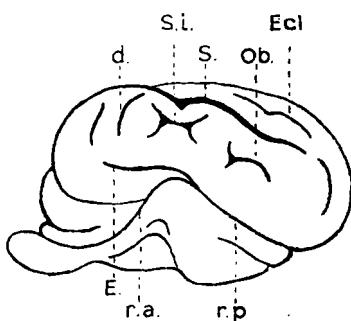
Figure 5.

*Tapirus (Tapirus) americanus Briss.*

Foetus avancé des Collections d'Anatomie comparée du Muséum de Paris. Télencéphale.
A. Face supérieure. B. Face latérale droite. C. Face interne de l'hémisphère droit.
 $\frac{1}{2}$ de G.N.

Sur le cerveau du Tapir (fig. 5), des deux sillons de complication de la face externe, *diagonalis* et oblique, constants et très développés chez le Rhinocéros et le Cheval :

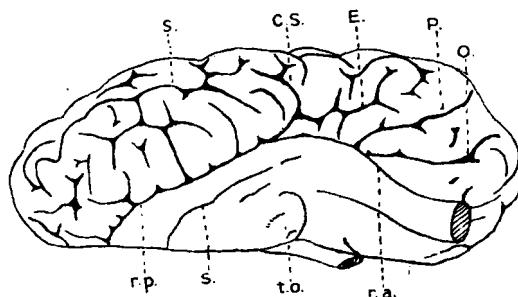
Figure 6.



Equus caballus L. (Cheval).

Fœtus, stade n° 7, des Collections d'Anatomie comparée du Muséum de Paris. Télencéphale vu par sa face latérale gauche. Un peu plus de G.N. Imité de R. Anthony et J. de Grzybowski.

Figure 7.



Equus caballus L. (Cheval).

Adulte, n° 1948-635 du Centre de prélèvements biologiques de Paris. Télencéphale vu par sa face latérale droite. En haut : photographie. En bas : schéma. $\frac{1}{2}$ de G.N.

Le *diagonalis*, lorsqu'il existe, est toujours indépendant.

Le sillon oblique, constant, reste, parfois, isolé, mais s'unit, parfois aussi, à la *suprasylvia*.

Tous deux sont très courts*.

Le latéral du Rhinocéros (fig. 1, L.), allongé et ramifié, uni au coronal, à droite, en est séparé, à gauche. Le coronal (C), de direction plus ou moins

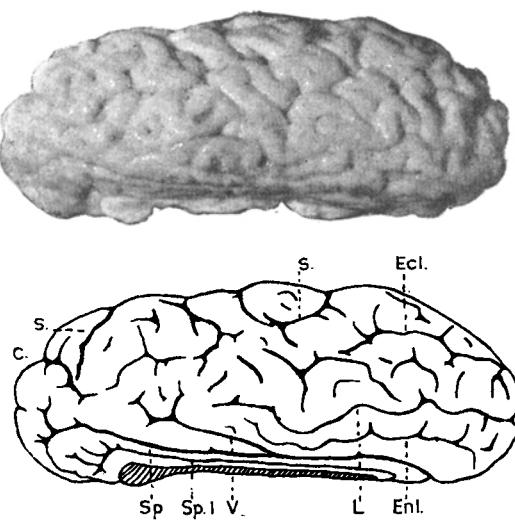
* Chez les Ongulés périssodactyles, le *diagonalis*, en avant, le sillon oblique, en arrière, correspondent-ils, respectivement, au sillon γ et au sillon δ des Ongulés artiodactyles ? Je ne le pense pas.

transverse, s'étend très loin vers le bas, du côté externe, entre la *praesylvia* et l'orbitaire. En somme, coronal et latéral sont, ici, dans le prolongement l'un de l'autre : c'est la disposition typique du cerveau mammalien ; cependant, chez les Ongulés artiodactyles, il n'en est point ainsi, le coronal prolongeant, au contraire, la *suprasylvia*.

Chez le foetus de Cheval, au stade 7, il existe, en avant du latéral un court sillon oblique d'arrière en avant et de dedans en dehors : je l'interprète comme le coronal et non comme une partie du crucial (R. Anthony et J. de Grzybowski).

Le Rhinocéros présente un entolatéral (fig. 1, Enl.) morcelé et ramifié, un ectolatéral (Ecl.) surtout étendu vers l'arrière, à droite, mal défini, à gauche, où il est uni à d'autres sillons. Entolatéral et ectolatéral sont bien distincts chez

Figure 8.



Equus caballus L. (Cheval).

Adulte. Le même que figure 7. Hémisphère cérébral droit vu par sa face supéro-interne.
En haut : photographie. En bas : schéma. 1/2 de G.N.

le Cheval, au cours du développement ; pour ce qui est du Tapir, je me range à l'opinion de G. Elliot Smith (1902) : il semble ne pas y avoir, chez lui, d'ectolatéral*.

Sur la FACE INTERNE du *neopallium* (fig. 4), le splénial, bien développé, est continu comme chez le Tapir et l'*Equus*, ses trois parties : calcarine (ca.), intercalaire (i.) et *genualis* (g.) n'étant pas séparées.

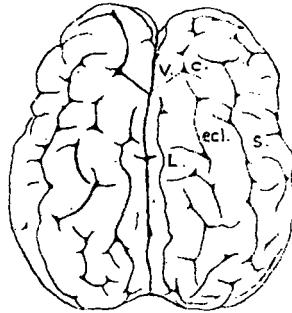
Chez le Cheval, d'une façon constante, il existe, sur la face interne, dans la région antéro-supérieure, un sillon oblique d'avant en arrière et de haut en bas qui, dans le prolongement plus ou moins direct du coronal, s'unit au splénial en formant un angle aigu vers l'avant (fig. 8, V.). J'interprète ce *sulcus* comme le vertical et non comme le crucial (R. Anthony et J. de Grzybowski) pour deux raisons :

- 1°. Les autres Périssodactyles ne possèdent pas de crucial ; et, surtout :
- 2°. L'aire des grandes cellules pyramidales (de la motricité volontaire) n'est nullement située en arrière de lui, comme des recherches histologiques m'ont permis de l'établir. Or, le crucial constitue, chez les Mammifères où il existe, la limite antérieure de l'aire des cellules pyramidales, sur la face externe du cerveau.

* J'avais donné une interprétation différente en 1942-43.

La disposition du coronal et du vertical, dans le prolongement l'un de l'autre, rappelle ce qui existe chez les Camelidae (M. Friant et D. L'Hoëst, 1944), Ongulés artiodactyles relativement archaïques, bien que très particuliers (fig. 9).

Figure 9.



Camelus bactrianus L. (Chameau).
(Ongulé artiodactyle). Foetus avancé du Jardin zoologique d'Anvers. Télencéphale vu par sa face supérieure. § de G.N. D'après M. Friant et D. L'Hoëst.

A l'intérieur du splénial, circonscrivant, en quelque sorte, le corps calleux, le sillon Sp 1 (fig. 4) est, ici, plus développé, vers l'arrière, que celui du Tapir. Chez le Cheval, ce *sulcus* est plus important encore : il entoure complètement le corps calleux, vers le haut (fig. 8).

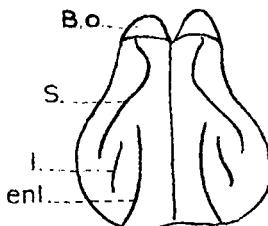
Il existe aussi, à l'extérieur du splénial, et parallèlement, à lui, le sillon Sp2 qui, fragmenté ici, est fréquent chez les grands Ongulés.

VI. LE MOULE ENDOCRANIEN DES RHINOCERIDAE FOSSILES.

Je n'ai eu à ma disposition aucun des assez nombreux moules endocrâniens de Rhinoceridae fossiles actuellement connus :

<i>Hyrachys</i>	Eocène	U.S.A.
<i>Amyodon</i>	Eocène	U.S.A.
<i>Aceratherium</i>	Oligocène-Pliocène	Europe, Asie, U.S.A.
<i>Chilotherium</i>	Miocène	Chine
<i>Aphelops</i>	Pliocène	U.S.A.
<i>Elasmotherium</i>	Pléistocène	Russie
<i>Rhinoceros (Tichorhinus)</i> <i>antiquitatis</i> Blum.	Pléistocène	Europe, Asie

Figure 10.



Hyrachys agrarius Leidy.
Petit Rhinocéridé sans corne de l'Eocène nord-américain. Télencéphale (moule endocrânien) vu par sa face supérieure. § de G.N. Schématisé d'après O. C. Marsh et T. Edinger et interprété.

Il est très difficile d'interpréter les figures des auteurs. Cependant, le dessin de Marsh concernant l'*Hyrachys* est intéressant à mentionner, car, par la disposition et la simplicité de ses sillons néopalléaux, le cerveau de cet Animal se

rapproche de celui du Tapir, quoique, par sa forme plus étroite vers l'avant, il soit déjà celui d'un véritable Rhinocéridé.

La morphologie cérébrale de l'*Hyrachyus* (Eocène nord-américain) vient donc confirmer les données de l'ostéologie et de la dentition qui en font, avec évidence, un petit Rhinocéridé archaïque.

VII. CONCLUSIONS.

Les Périssodactyles, très nombreux durant toute l'époque tertiaire, ne sont plus représentés, aujourd'hui, que par quatre genres : *Hyrax*, *Tapirus*, *Rhinoceros* et *Equis*, survivants de quatre groupes divergeant dès la base de l'Eocène. Le *Rhinoceros* était le seul dont le cerveau n'ait pas encore été complètement interprété ; l'étude que nous venons de faire permet, par suite, non seulement d'établir ses caractéristiques cérébrales, mais aussi celles du groupe entier des Ongulés périssodactyles *.

1. Caractères cérébraux particuliers au Rhinocéros.

Le cerveau du Rhinocéros est, relativement, peu développé, par rapport au corps tout entier, volumineux, comme l'on sait.

Il se différencie surtout du cerveau du Tapir par la complexité beaucoup plus grande de ses sillons néopalléaux, et de celui du Cheval, par les proportions de ses hémisphères, hauts et larges, et non surbaissés et allongés, comme chez les Equidae.

2. Critères cérébraux des Périssodactyles.

Le cerveau des Périssodactyles est fondamentalement caractérisé par :

1°. Le rhinencéphale qui, très développé dans tout le groupe, l'est particulièrement chez le Rhinocéros, comme le montre la présence de nombreux sillons sur le lobe piriforme.

2°. L'aspect plus ou moins allongé des circonvolutions du *neopallium* qui, très net chez le Tapir, l'est beaucoup moins chez le Rhinocéros et le Cheval, en raison de la ramification extrême des sillons qui les limitent ; mais ces circonvolutions ne sont nullement arquées comme chez les Carnassiers.

3°. L'indépendance des scissures rhinales, antérieure et postérieure (exceptionnelle, parmi les Mammifères, chez lesquels ces deux scissures sont, typiquement, en continuité), bien que cette disposition semble secondaire chez les Equidae.

4°. L'operculation cérébrale, plus accusée chez le Rhinocéros et le Cheval que chez le Tapir, qui porte sur le *gyrus arcuatus* n° 1 (*neopallium*) et sur la face supérieure du lobe piriforme (rhinencéphale), les sillons d'operculation étant l'*ectosylvia* et la scissure rhinale postérieure, d'où une *insula*, à la fois, néopalléale et rhinencéphalique, alors qu'en général l'*insula* des Mammifères est tout entière néopalléale.

5°. Le coronal, qui, très allongé ici, est disposé transversalement et prolonge le latéral, alors que le coronal est en continuité avec la *suprasylvia* chez les Artiodactyles.

6°. Sur la face externe des hémisphères, la présence de sillons de complication, dont les plus constants sont :

- (a) le sillon oblique, vers l'arrière, qui, très souvent, s'unit à la *suprasylvia*;
- (b) le sillon diagonal, vers l'avant, ramifié, en général ;
- (c) le *supra-insularis*, au-dessus du complexe sylvien.

Quoique, par leur position, l'oblique et le diagonal rappellent un peu les sillons δ et γ des Artiodactyles, il ne semble pas y avoir, entre eux, d'identité.

* De l'*Hyrax*, petit Ongulé archaïque, il ne sera pas question dans ces conclusions, car, en raison de sa faible taille, son cerveau est très peu plissé (M. Friant. Le télécéphale du Damier. *C. R. Ac. Sciences, Paris*, 1944, p. 52).

La morphologie cérébrale, comme la constitution de leurs extrémités, éloigne donc les Ongulés périssodactyles des Ongulés artiodactyles, ainsi que le prouve une série de caractères anatomiques, notamment l'indépendance des scissures rhinales, unies chez les autres Mammifères, la continuité du 3^e sillon arqué (corono-latéral), disjoint, au contraire, chez les Artiodactyles, le mode d'operculisation (bien que les Giraffidae, à ce point de vue, établissent une sorte de transition entre les deux groupes actuels d'Ongulés).

BIBLIOGRAPHIE.

- ANTHONY, R., et GRZYBOWSKI, J. de. (1930). *Le neopallium des Equidés. Etude du développement de ses plissements.* *J. Anat., Lond.* **64**, 147.
- FLATAU, E., et JACOBSON, L. (1899). *Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugetiere.—I.* Berlin, p. 434, fig. 95 (d'après J. Krueg).
- FRIANT, M. (1942). Le télencéphale du Tapir ; son interprétation par l'étude d'un stade embryonnaire. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **214**, 963.
- FRIANT, M. (1943). Le télencéphale des Tapiridae. *Anat. Anz.* **94**, 26.
- FRIANT, M. (1949). Les caractéristiques fondamentales du cerveau des Ongulés périssodactyles. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **229**, 1087.
- FRIANT, M., et L'HÖÖST, D. (1944). Le télencéphale du Chameau (*Camelus bactrianus* L.) ; son interprétation par l'étude d'un stade foetal. *Ann. Soc. R. zool. Belg.* **75**, 95.
- GARROD, A. H. (1877). On the brain of the Sumatran Rhinoceros (*Ceratotherinus sumatrensis*). *Trans. zool. Soc. Lond.* **10**, 411.
- HOLL, M. (1900). Ueber die Insel des Ungulatengehirnes. *Arch. Anat.* **1900**, Abt. Anat. 328.
- KRUEG, J. (1878). Ueber die Furchung der Grosshirnrinde der Ungulaten. *Z. f. wiss. Zool.* **31**, 327.
- MARSH, O. C. (1886). Dinocerata. A Monograph of an extinct order of gigantic Mammals. *Monogr. U.S. Geol. Surv.* **10**, 84.
- SMITH, G. ELLIOT. (1902). Descriptive and illustrated Catalogue of the physiological series. Brains of Mammals. *Royal College of Surgeons of England*, p. 312.

INDICATIONS RELATIVES AUX FIGURES.

RHINENCÉPHALE.

Scissure rhinale antérieure, r.a.—Scissure rhinale postérieure, r.p.—Scissure endorhinale, er.—Bulbe olfactif, B.o.—Tubercule olfactif, t.o.—*Sulcus sagittalis*, s.—*Gyrus olfactorius lateralis*, g.l.—*Tractus olfactorius lateralis*, t.l.—*Gyrus et tractus olfactorii medii*, g.+tm.—*Gyrus et tractus olfactorii mesiales* g.+tms.—Fissure hippocampienne, F.H.—*Gyrus dentatus*, g.d.—*Gyrus Andreeae Retzii*, g.A.—*Fimbria*, F.—Corps calleux, c.c.

NEOPALLIUM.

Ectosylvia, E., e.—*Ectosylvia* antérieure, E.a.—*Ectosylvia* postérieure, E.p.—*Suprasylvia*, S.—*Praesylvia*, P.—Coronal, C.—Orbitaire, O.—Latéral, L., l.—Ectolatéral, Ecl.—Entolatéral, Enl., enl.—Sillon vertical, V.—Sillon oblique de Holl. Ob.—Sillon diagonal de Holl. d.—Calcarine, ca.—Intercalaire, i.—*Genualis*, g.—Splénial, dans son ensemble, Sp.—Sillon Spl, Spl.—Sillon Sp2, Sp2.—Pli de passage profond, +.