

BULLETIN
DU
MUSÉE D'ANTHROPOLOGIE
PRÉHISTORIQUE DE MONACO

NUMÉRO 8

Directeur-Fondateur : L. BARRAL

Publié avec le concours de

L'ASSOCIATION DE PRÉHISTOIRE ET DE SPÉLÉOLOGIE DE MONACO
(Association placée sous le haut patronage de S.A.S. le Prince Rainier III)

IMPRIMERIE NATIONALE DE MONACO S. A.

1961

LES RHINOCÉROS A NARINES CLOISONNÉES DE L'AVEN DE COULON (GARD)

par

Marie-Françoise BONIFAY

C'est en juillet 1959, que Messieurs Hanni et Zelter descendirent pour la première fois dans l'aven de Coulon situé à l'extrémité Sud de la commune d'Issirac à la limite des départements du Gard et de l'Ardèche, au lieu dit Coulon (1).

L'aven s'ouvre à 5 m. devant la ferme de Coulon ; son orifice est très étroit et donne accès à un puit vertical qui débouche 15 mètres plus bas, dans une salle qui mesure environ 8 mètres de haut et 12 à 15 mètres de diamètre. Au fond de cette caverne, encombrée par des blocs provenant de l'effondrement du plafond, débouchent deux boyaux latéraux complètement colmatés par des éboulis (2). C'est en effectuant des sondages au fond de l'aven qu'ils découvrirent des restes qui leur semblèrent appartenir à un Rhinocéros et dont ils comprirent tout l'intérêt. Malgré les conditions difficiles, les recherches persévérèrent et en septembre 1959 (3), le crâne entier était dégagé et transporté chez M. Hanni à Goudargues dans le Gard. Peu de temps après, avec M. Jeantet Conservateur du Musée d'Histoire

(1) Coordonnées Lambert : 771,5 et 218,4 ; altitude : environ 300 mètres.

(2) Nous avons emprunté cette description au rapport de fouille de MM. HANNI et ZELTER que ces derniers ont bien voulu nous communiquer.

(3) Avec MM. HANNI et ZELTER, MM. ANDREAZZI et WEYENET participèrent aux recherches et à la découverte du crâne.

naturelle de Nîmes, nous allions à Goudargues chercher le fossile, qui était alors définitivement confié à la garde du Musée. Nous avons alors retrouvé dans les réserves du Musée d'autres restes provenant de l'aven de Coulon, trouvés par le spéléo-club de Bagnols-sur-Cèze, et de dents données par M. de Joly (1).

L'étude de ces restes fossiles nous a permis de constater la présence de deux animaux dont l'un, trouvé sous 40 cm de pierres et d'argile, est représenté par un squelette presque complet, l'autre, seulement par quelques os épars ramassés principalement en surface.

Une faune abondante accompagne les deux Rhinocéros : son étude n'a pas été jointe à ce travail, car il nous a semblé plus important de traiter d'une manière indépendante celle des Rhinocéros laineux, afin de lui laisser tout son intérêt propre.

La présence d'un crâne possédant une cloison nasale ossifiée développée entre le vomer et les nasaux, la structure dentaire et la morphologie des os du squelette nous ont permis d'attribuer ces restes au Rhinocéros à narines cloisonnées (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach). Cette espèce est encore très souvent appelée sous son ancienne dénomination: *Rhinoceros tichorhinus* Cuvier, mais les paléontologistes réservent actuellement le nom générique *Rhinocéros* aux espèces à une seule corne, ce qui ne convient donc plus au Rhinocéros laineux qui en possède deux. Les auteurs allemands l'appelèrent à la suite de Brandt (1849) *Tichorhinus* mais l'antériorité revient incontestablement à Bronn (1831) qui l'avait décrit sous le nom de *Coelodonta*. Son nom spécifique actuel (*antiquitatis*) lui a été donné par Blumenbach en 1807.

Le Rhinocéros laineux fait partie des espèces qui ont la réputation d'être bien connues ; c'est en essayant de faire le bilan de ce que l'on sait, ou de ce que l'on admet, sur sa morphologie, son écologie et sa phylogénie que nous nous sommes aperçus que cette réputation n'était pas tout à fait méritée: sa morphologie n'a pas été étudiée en détail,

(1) Tous ces travaux ont pu être effectués grâce à la compréhension de M. LAURENT, propriétaire de l'aven de Coulon qui a autorisé les fouilles.

son écologie a donné lieu à de nombreuses controverses, quant à sa phylogénie elle est loin d'être établie de manière définitive. Le but de cette étude est de mettre en évidence ces différents problèmes, il n'est pas de les résoudre ; c'est aussi afin d'apporter des éléments métriques susceptibles de servir de termes de comparaison que ce travail comporte de nombreux tableaux sur lesquels nous avons groupé les mensurations données par les auteurs antérieurs.

ORIGINE ET RAPPORTS DU RHINOCÉROS LAINEUX AVEC LES GENRES ACTUELS.

Le Rhinocéros laineux paraît être le descendant d'un groupe d'origine asiatique. Il nous a paru intéressant d'essayer de le replacer dans son cadre évolutif et d'établir, d'après les travaux récents, quels sont ses rapports avec les espèces actuelles.

La sous-famille de *Dicerorhinae* comprend actuellement 4 genres : *Dicerorhinus*, *Diceros*, *Coelodonta* et *Cerathotherium*, qui ont encore, sauf *Coelodonta*, des représentants dans la faune actuelle: *Dicerorhinus sumatrensis* à Sumatra, *Diceros bicornis* et *Cerathotherium simus* en Afrique ; si le Rhinocéros de Sumatra, à molaires brachyodontes et le Rhinocéros noir africain à crâne de taille moyenne, s'éloignent du Rhinocéros à narines cloisonnées quaternaire, il n'en est pas de même du Rhinocéros blanc de Burchell, *Cerathotherium simus* qui présente de nombreuses ressemblances avec l'espèce éteinte. Quelques paléontologistes se sont intéressés aux rapports possibles entre ces deux espèces et actuellement deux positions sont en présence : l'une soutenue par les auteurs allemands qui ne voient qu'un parallélisme dû à un phénomène de convergence, l'autre par les auteurs américains qui l'expliquent par une origine phylétique commune.

Selon E. Wüst (1922) et F. Zeuner (1934) l'origine du *Coelodonta antiquitatis*, dénommé *Tichorhinus antiquitatis* par ces auteurs, serait *Tichorhinus platyrhinus* des couches supérieures des Siwaliks, en Inde ; le *Cerathotherium* provenant du *Diceros pachygnathus* du Miocène supérieur d'Europe. Cette conclusion est basée pour E. Wüst sur des mensurations craniennes, d'après lesquelles il distingue deux groupes : celui des Rhinocéros à longs museaux et à os nasaux

longs où il range le genre *Tichorhinus* (c'est-à-dire *Coelodonta*), l'autre à museaux courts et à os nasaux réduits où il classe le genre *Diceros* (c'est-à-dire entre autre : *Cerathotherium*) ; selon sa classification des Rhinocéroïdés quaternaires et actuels, le genre *Tichorhinus* (*Coelodonta*) serait plus proche du genre *Dicerorhinus* que du genre *Diceros* contenant le Rhinocéros blanc africain.

Pour F. Zeuner, ce sont des angles craniens calculés en grand nombre, dont il donne les valeurs moyennes établies d'après la méthode des quartiles de Galton, qui l'amènent aux mêmes conclusions phylogéniques ; cet auteur établit des relations entre ces chiffres et la biologie de l'animal et conclut pour le Rhinocéros laineux : « en jugeant d'après la méthode des angles, *platyrhinus* a fort bien pu être l'ancêtre d'*antiquitatis*, ce que Wüst a aussi pu établir avec son autre méthode de mesure ».

L'opinion soutenue par Osborn (1910) et Matthew (1934) est différente : le Rhinocéros laineux et le Rhinocéros blanc ont une même origine ; Matthew les situe dans son schéma général (1934) sur la même branche du même phylum ; pour cet auteur, l'association des Coelodontes avec le Rhinocéros de Sumatra (émise par Wüst) lui paraît contraire à l'évidence car Matthew base son schéma phylogénique sur les caractères différentiels extérieurs seuls : cornes, hypsodontie, absence ou présence d'incisives ; il établit trois stades structuraux progressifs à l'intérieur de ce phylum : un stade primitif correspondant au Rhinocéros actuel de Sumatra, un stade progressif (cornes développées, incisives disparues) représenté par les deux Rhinocéros africains, placés sur les deux branches divergentes du phylum, enfin, un stade évolué : *Coelodonta* (cloison nasale, hypsodontie accentuée). Les rapports entre le Rhinocéros blanc et le Rhinocéros laineux sont donc assez clairs pour cet auteur : le *Coelodonta* a dépassé du point de vue évolutif le Rhinocéros blanc resté plus archaïque, mais ils trouvent tous deux leur origine commune dans le *Procoelodonta* de Mongolie et représentent la même branche du même phylum originaire d'Asie centrale.

Il nous a paru utile d'exposer ces différentes opinions, ne serait-ce que pour justifier la rigueur de l'étude qui va suivre ; il apparaît, en effet, que seuls des travaux précis pourront en s'accumulant finir par apporter des résultats concluants.

INVENTAIRE DU MATÉRIEL DE COULON.

Voici la liste des ossements que nous avons pu rapporter à *Coelodonta antiquitatis* (nous avons fait suivre de la lettre S, entre parenthèses, les pièces trouvées en surface) :

- crâne,
- mandibule (S),

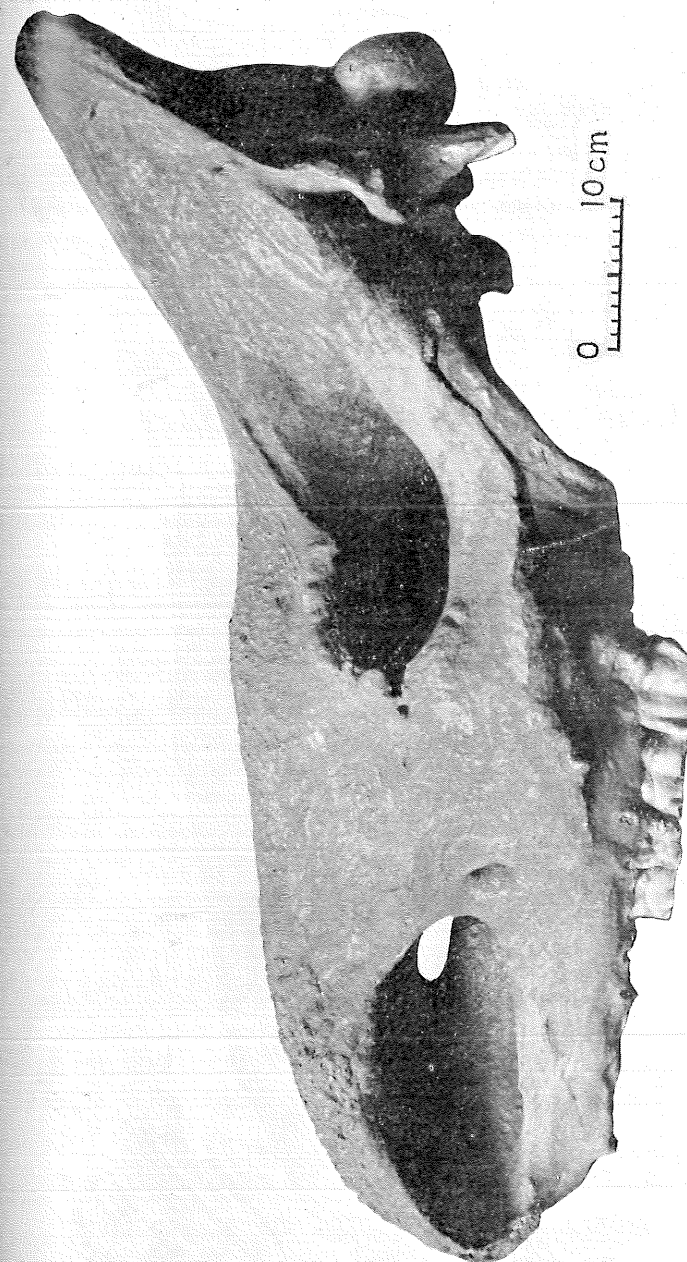


FIGURE 1.
Aven de Coulon (Gard).
Crâne de *Coelodonta antiquitatis*, vu de profil.

- quatre dents isolées: trois supérieures et une inférieure (S),
- omoplate droit (S),
- deux humérus, droit et gauche,
- deux cubitus, droit et gauche,
- cubitus droit (S),
- deux radius, droit et gauche,
- radius droit (S),
- unciforme,
- lunaire,
- deux troisièmes métacarpiens,
- quatrième métacarpien,
- sept phalanges antérieures, dont quatre ont été trouvées en surface,
- deux fragments de bassin droit (S),
- fémur (S),
- deux fragments de tête de fémur (S),
- deux tibias dont un trouvé en surface,
- une extrémité de péroné,
- deux calcaneums, droit et gauche,
- un calcaneum gauche (S),
- deux astragales, droit et gauche,
- deuxième métatarsien,
- troisième métatarsien,
- quatrième métatarsien,
- une phalange postérieure,
- un atlas,
- un axis,
- des côtes et des vertèbres trouvées pour la plupart en surface.

I. — Le crâne.

L'étude du crâne du Rhinocéros de Coulon pose quelques problèmes qui ont retenu notre attention durant un certain temps: la présence d'une cloison nasale incomplètement ossifiée ayant une «fenêtre» allongée et étroite dans sa partie postérieure nous a paru à première vue en contradiction évidente avec l'âge présumé de l'animal qui nous paraissait âgé (fig. 4). En effet, la cloison absente chez les jeunes (Schröder, Pavlow, Boule) se forme en même temps que l'animal acquiert sa dentition définitive:

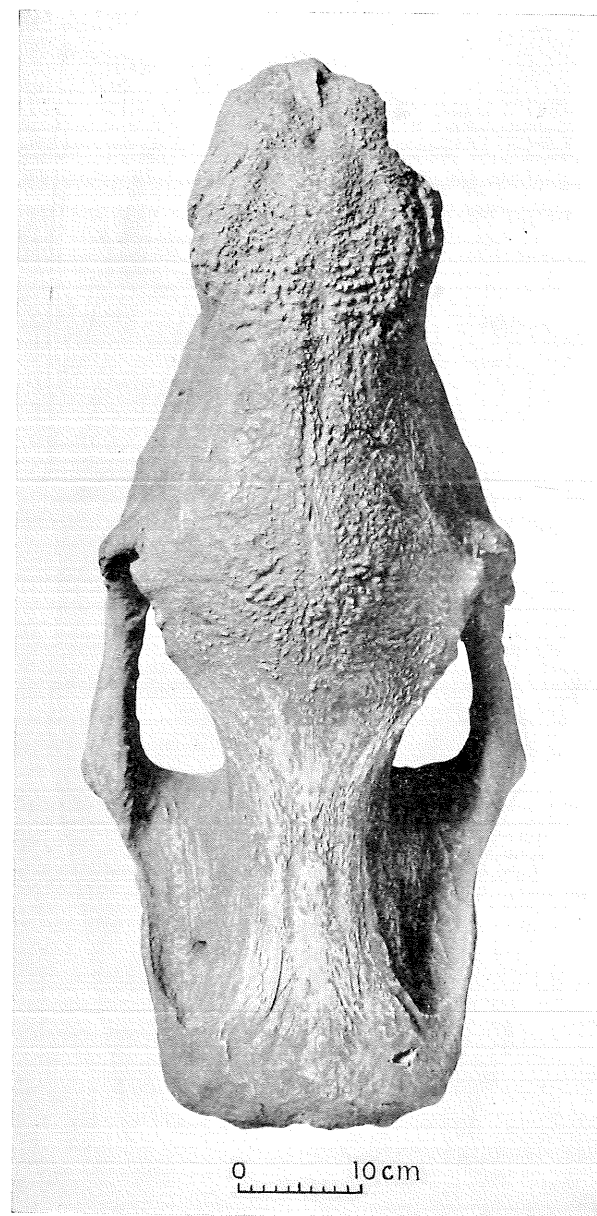


FIGURE 2.
Aven de Coulon (Gard).
Crâne de *Coelodonta antiquitatis*: face supérieure.

or, il était évident que le crâne de Coulon avait dépassé le stade d'éruption de la seconde dentition ; nous avons là, en effet, quatre dents assez usées en fonction depuis un certain temps.

Pour déterminer quelles étaient ces dents deux solutions se présentaient à nous : tout d'abord celle d'un jeune adulte ayant M^1 et M^2 définitives, l'alvéole et ses trois prémolaires antérieures étant celui de D^1 , dent de lait qui selon Niezabitowsky (1911) ne tombe qu'immédiatement avant l'apparition de la dernière molaire ; cela cadrerait alors avec l'état d'ossification de la cloison nasale, mais point avec l'état d'usure des dents ; l'autre solution était celle qui admettait un animal adulte et âgé ayant sa dentition définitive, la molaire postérieure était alors la M^3 , l'alvéole antérieure, celui de P_2 définitive ; plusieurs faits sont venus alors confirmer cette interprétation : l'état des sutures crâniennes tout d'abord, qui, comme nous le verrons plus loin, sont entièrement ossifiées : or, j'ai pu constater sur les photographies de Niezabitowsky relatives à un animal jeune, que celles-ci sont encore apparentes et même béantes lorsqu'il ne manque à l'animal que sa dernière molaire : les sutures sont donc à ossification tardive et si nous avons un animal au crâne complètement ossifié, c'est donc un animal adulte depuis un certain temps. D'autre part, l'extrémité postérieure de la mâchoire, qui a été en partie détruite, montre qu'aucun bourgeon n'est en cours de développement et que, si cela était, il faudrait que la mandibule grandisse pour lui laisser une place : ce dernier fait, étant en contradiction formelle avec l'état des sutures crâniennes, je pense logique d'admettre que la dernière molaire présente est bien la M^3 ; cette détermination est facile sur d'autres Rhinocéros comme *Dicerorhinus Mercki*, chez qui cette dent a une forme triangulaire caractéristique avec un métalophe indistinct du protolophe, n'est pas évidente pour le *Coelodonta antiquitatis* dont la 3^e molaire possède un métalophe et un ectolophe complètement distincts, ce qui lui donne l'allure générale des autres molaires : ainsi que le fait d'ailleurs remarquer J. Viret (1958), c'est un caractère exceptionnel chez les *Rhinocerotidae*.

Nous trouvons enfin une dernière confirmation dans les tableaux de mesures (T. I) : comme nous pouvons le constater les molaires M^1 et M^2 présentent des largeurs comparables alors que, pour la longueur, la M^1 se groupe avec la prémolaire qui la précède, c'est-à-dire P^4 , la M^2 ayant une mesure nettement supérieure ; ceci se produisant pour les deux mâchoires supérieures que nous avons mesurées (Ordos et Abbeville), il est probable que ce soit un caractère général des premières et deuxième molaires : ici, la 4^e et la 5^e dent de la rangée dentaire présentant les mêmes caractéristiques métriques, il est probable que ce soient la M^1 et la M^2 .

La formule dentaire étant établie, nous avons essayé de définir quel était l'âge possible de l'animal : les dents présentent une table

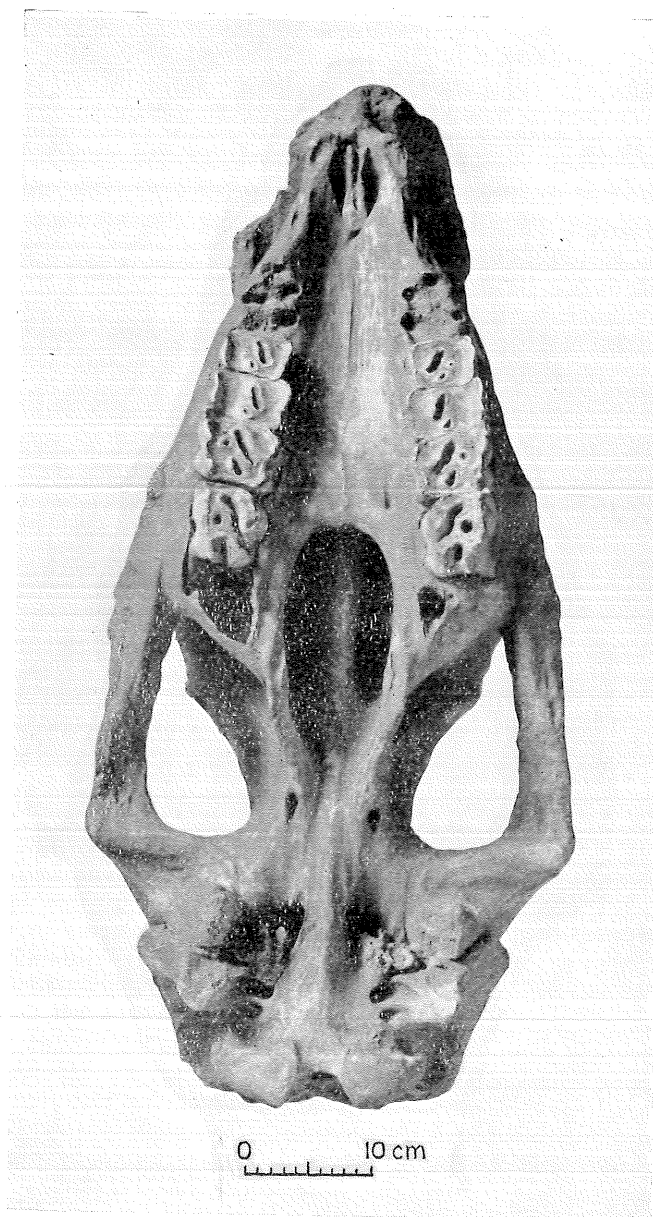


FIGURE 3.
Aven de Coulon (Gard).
Crâne de *Coelodonta antiquitatis* : face inférieure.

d'usure très aplatie et basse; or, il est admis que le Rhinocéros laineux est une espèce hypsodonte, du moins un certain temps; leur aspect s'explique donc, si l'on attribue ce crâne à un animal âgé dont les dents ont terminé leur croissance et qui sont redevenues comparables à des dents brachyodontes; si l'aspect général du crâne et de la dentition concordent alors, pour admettre que nous sommes en présence d'un animal d'âge avancé, l'état de la cloison nasale introduit une discordance. Comme nous l'avons noté au début de ce paragraphe, la cloison nasale n'est pas intégralement ossifiée puisqu'elle présente une « fenêtre » allongée dans le sens longitudinal, fenêtre qui devait être encore cartilagineuse sur l'individu vivant.

Peu d'auteurs se sont particulièrement intéressés au développement et à l'état de la cloison nasale chez les Rhinocéros laineux, c'est plutôt son absence ou sa présence effective qui ont fait l'objet de leurs travaux : Schröder (1899), Pavlow (1892), Boule (1928).

Une première hypothèse de travail nous est alors venue à l'esprit, cette morphologie était due à une différence raciale : les points de comparaison étaient tous assez loin du département du Gard pour permettre de le supposer; ceci jusqu'au moment où je constatais que le crâne trouvé dernièrement en Mandchourie (Gordeev et Jernakov, 1957) présentait exactement la même particularité de la cloison nasale et paraissait appartenir à un animal d'âge comparable.

Je rapprochais alors ce fait de la publication de E. Thenius sur les Rhinocéros tertiaires (1955); voici, rapidement quelles sont les conclusions de cet auteur : chez *Dicerorhinus megarhinus* et *D. etruscus* qui n'ont évidemment pas une cloison nasale mais une amorce d'ossification, existaient deux types distincts : chez *D. megarhinus* les uns n'ont pas de cloison nasale, les autres une amorce de cloison visible et l'auteur rapporte le premier groupe aux femelles le second aux mâles; chez *D. etruscus*, les deux groupes sont munis d'un début de cloison nasale mais l'un présente une ossification plus frêle et plus tardive ce qui fait penser qu'il s'agit des femelles. L'auteur conclut donc à la possibilité sur les espèces anciennes, de déterminer le sexe du fossile, grâce à l'anatomie crânienne.

Il est peut-être présomptueux de vouloir étendre au Rhinocéros laineux ce qui est applicable aux Rhinocéros tertiaires, cependant un rapprochement s'impose à l'esprit : sur le crâne de Coulon, l'ossification de la cloison nasale est incomplète chez un animal adulte et âgé et se trouve donc dans son état définitif, qui s'oppose à celui décrit sur d'autres crânes à cloison osseuse complète (par ex: Gnadenfeld (Zeuner, 1935), Ordos, (Boule, 1928) etc...) qui paraissent indiquer, dans ce dernier cas, une corne nasale plus puissante puisque mieux étayée.

Ce fait en relation avec les observations faites sur le squelette et qui font l'objet des paragraphes suivants, nous permet d'envisager à titre d'hypothèse, la morphologie

de la cloison nasale comme caractère sexuel secondaire et d'attribuer le squelette de Coulon à une femelle.

L'anatomie crânienne détaillée des quatre faces nous a permis de faire les observations suivantes : sur la face supérieure, les sutures sont soudées entre elles et seules les sutures pariéto-frontales et pariéto-temporales sont discernables; les rugosités de l'emplacement des cornes sont très visibles sur le frontal où elles épousent une forme arrondie et sur le nasal où elles dessinent une forme elliptique (fig. 2).

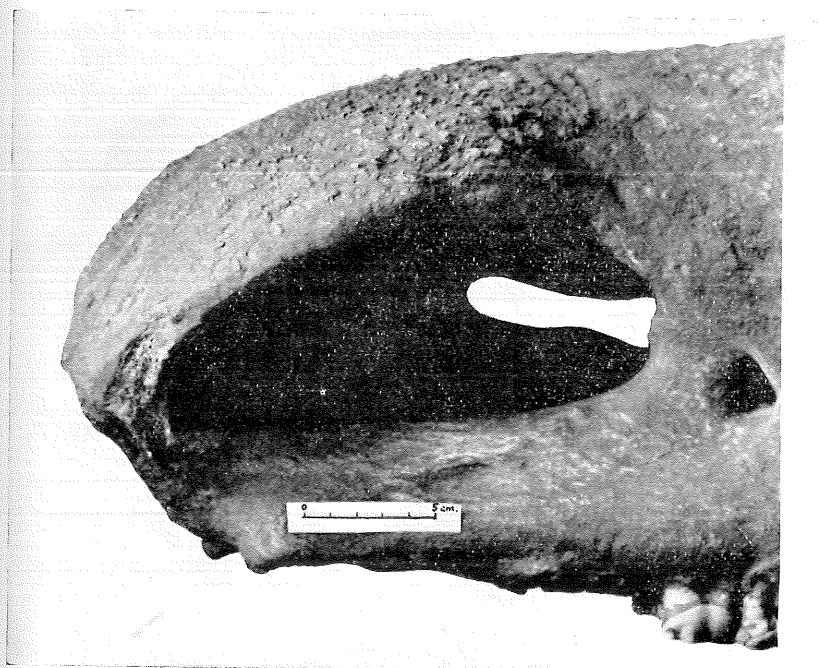


FIGURE 4.

Aven de Coulon (Gard).

Crâne de *Coelodonta antiquitatis* : détail de la cloison nasale montrant la partie postérieure non ossifiée.

De profil (fig. 1), on remarque la cloison nasale, presque entièrement ossifiée, les intermaxillaires relevés vers l'avant, la partie occipitale assez élevée.

La face postérieure ne montre aussi plus aucune trace de suture.

Si nous retournons le crâne sur la *face inférieure* (fig. 3), nous voyons qu'il porte de chaque côté quatre dents, que nous avons identifiées comme étant les trois molaires et la P⁴.

Les trois molaires ont un aspect très différent : la M³, la moins usée de toutes, avec un protolophe et un métalophe obliques et indépendants possède une seule médifossette visible ; sur la M², les lophes obliques confluent et isolent une fossette allongée, crochet et crista sont aussi réunis autour d'une médifossette arrondie, alors que l'extrémité de l'ectolophe et celle du métalophe isolent une troisième fossette petite et allongée ; la M¹ est très usée, ce qui est naturel lorsqu'on sait que la première molaire entre en usage très tôt, immédiatement après les quatre dents de lait avec lesquelles elle fonctionne d'ailleurs un certain temps : malgré l'hypsodontie, cette antériorité est visible ; elle porte ici deux fossettes d'émail ; la P⁴ qui lui fait suite porte trois fossettes et est aussi très usée (fig. 5).

TABLEAU I

Mensurations des dents supérieures

DENTS	ORDOS (I.P.H.)		ABBEVILLE (Museum)		COULON	
	Long.	larg.	Long.	larg.	Long.	larg.
P ⁴	38	43	38	47	33	42
M ¹	42	50	40	49	32	51
M ²	56	50	56	48	48	52
M ³	—	—	55	46	55	40

Nous avons mesuré ces quatre dents et avons comparé ces mesures à celles d'une mâchoire supérieure provenant de l'Ordos (Institut de Paléontologie humaine) et à celles de dents supérieures du crâne d'Abbeville (Galerie du Museum d'Histoire naturelle) ; si, d'une façon générale les largeurs sont comparables, les longueurs par contre sont plus petites sur le crâne de Coulon.

A. — Étude métrique du crâne de Coulon.

Il y a assez peu de crânes qui ont été étudiés de manière approfondie et lorsque cela a été fait, ce ne sont pas les mêmes mesures qui ont été prises, ce qui explique la liste

bien longue du Tableau II ; nous avons été obligé de nous servir comme termes de comparaison des crânes de Chine, de Russie et de Mandchourie, car sinon il n'y aurait eu que l'exemplaire de Starunia étudié de manière comparable.

Voici ce qu'il ressort à nos yeux du Tableau II.

— En comparaison avec l'Ordos : le crâne de Coulon a une taille nettement inférieure (la plus grande différence s'observe pour la longueur des fosses temporales).

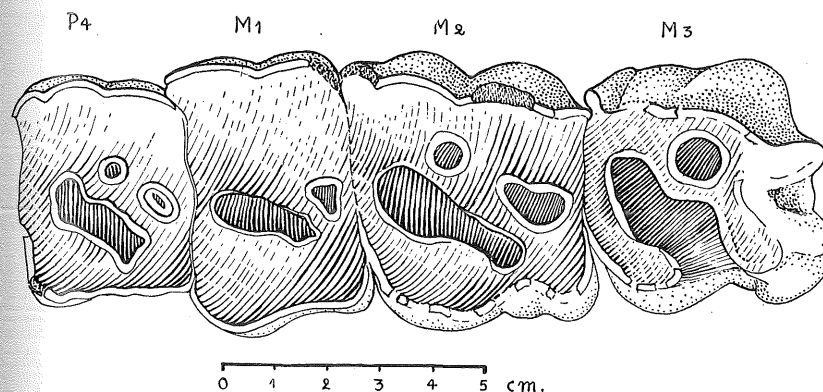


FIGURE 5.

Aven de Coulon (Gard).

Coelodonta antiquitatis : dents supérieures gauches.

— Il en est à peu près de même pour le crâne de Mandchourie ; cependant nous remarquons la très grande étroitesse du palais du crâne de Fulaerhtzi (T. II, n° 9) (caractère très visible aussi sur les crânes de l'Ordos, mais qui n'ont pas été étudiés métriquement par M. Boule) ; ces Rhinocéros devaient avoir un museau effilé, assez différent de celui du Rhinocéros que nous étudions ; étant donné la position géographique de ces deux gisements, il est probable que ce soit un caractère racial, comme la taille d'ailleurs ; ce qui demanderait à être étudié plus attentivement.

— Plus proches, les crânes de Sibérie auraient pu nous apporter des éléments mais les quatre mesures données par M. Pavlow sont insuffisantes. Il apparaît seulement que le crâne de Coulon, malgré sa petite taille, ne se situe pas à la limite inférieure de la taille des crânes de Sibérie.

— Avec le crâne de Pologne, enfin, nous avons une comparaison possible avec un individu jeune en pleine croissance : la plupart des mesures prises sur le crâne du Gard sont supérieures ce qui est normal, étant donné la différence d'âge des deux animaux, ou équivalentes, ce qui s'explique aussi ; nous relevons cependant sur le

crâne de Coulon : un palais plus étroit (nos 8-10), un trou occipital moins haut (n° 13) un diastème antérieur plus réduit (n° 21), un palais plus court (n° 23), et une face inférieure moins longue (nos 23 et 24). Ces différences sont trop importantes pour être d'ordre individuel, il est plus probable qu'elles soient d'ordre sexuel, peut-être même racial; seule l'étude d'autres crânes provenant de régions proches résoudrait cette question.

En conclusion, le crâne de Coulon présente quelques caractéristiques métriques bien accusées: il est de petite taille et se rapproche du crâne de Starunia dont il diffère cependant par une face inférieure plus courte et un palais plus étroit.

B. — Étude du crâne de Coulon d'après la méthode des angles.

Bien différente est la conception de la craniométrie chez certains auteurs modernes (allemands principalement). La méthode des angles trouve son apogée dans l'étude de F. Zeuner (1934); ce n'est plus alors dans le cadre de l'espèce, du genre ou de la famille que travaille cet auteur mais celui de l'ordre: c'est afin d'établir « une relation entre la forme du crâne des Rhinocerotidés vivants et fossiles, le port de la tête et le mode de nutrition » (Heuertz, 1947) qu'est fait ce travail; ce n'est au fond qu'accessoirement que son étude comporte les moyennes des mesures de 37 crânes de *Coelodonta antiquitatis*. Car ce qui est intéressant, dans cette méthode, ce sont les parentés que l'on peut établir entre ces valeurs moyennes pour différentes espèces, ce qui permet des conclusions d'ordre phylogénique que nous avons brièvement résumées au début de ce travail. Cet ensemble a été complété par l'étude de M. Heuertz, faite sur les crânes du Luxembourg.

Étant donné l'excellent état de conservation du crâne de Coulon nous avons pu prendre toutes les mesures données par F. Zeuner et M. Heuertz (fig. 6). Nous avons emprunté à M. Heuertz la traduction du tableau suivant (le chiffre qui suit entre parenthèse est la moyenne donnée par F. Zeuner):

1 : longueur cranienne (rhinion-basion) : 69 cm (70).

o : angle formé par les deux côtés suivants :

1 opisthion-opisthoecranion

2 ligne pariétale = intersection du plan pariétal avec le plan médian

55° (54);

cet angle mesure le développement de la crête occipitale d'autant plus prononcé que l'angle est plus petit;

TABLEAU II

Le crâne de *Coelodonta antiquitatis*

MESURES	FULAERTZI Gordeev	ORDOS Boule	SIBÉRIE Pavlov	STARUNIA Niezabitowsky	COULON
1 — Longueur maxima ..		870-950-895	de 710 à 930	800	850
2 — Distance de la crête occipitale jusqu'à l'extrémité des nasaux	840			720	760
3 — Longueur des ouvertures nasales		230-240-220	de 180 à 210	140	190
4 — Largeur entre les orbites		270-264	de 240 à 340		270
5 — Longueur de la fosse temporale		450-460-420	de 320 à 420		340
6 — Hauteur de l'occiput (bas du <i>foramen magnum</i> jusqu'au sommet de la crête occipitale)	260				239
7 — Largeur de la partie supérieure du crâne entre les creux au milieu des temporaux	130			150	158
8 — Largeur de la mâchoire supérieure au niveau de PM ²				150	137
9 — id. au niveau de la M ¹	130				178
10 — id. au niveau de la M ²				200	189
11 — id. au niveau de la M ³	195				201
12 — Largeur du trou occipital	60			55	58
13 — Hauteur du trou occipital	52			90	70
14 — Long. des prémolaires		103- 94			85
15 — Long. des molaires .		155			123
16 — Longueur de l'extrémité des prémaxillaires jusqu'au bout du trou occipital ...	705				635
17 — Hauteur de l'orifice nasal en son milieu	105				96
18 — Plus petite distance entre les pariétaux .				80	82
19 — Longueur supérieure de l'occipital				200	200
20 — Distance du bord antérieur des orbites au bord du trou nasal .				140	160
21 — Distance de la première prémolaire au bord de la symphyse.				160	123
22 — Plus petite largeur des intermaxillaires				30	28
23 — Distance de l'extrémité de la symphyse au bord antérieur du palais				300	276
24 — Distance du bord antérieur du palais au bord antérieur de l'occipital				390	360

- n : angle formé par les deux côtés suivants :
 1 ligne pariétale (comme pour o)
 2 tangente aux assises des cornes :
 157° (154) ;
 cet angle mesure l'ensellure du crâne d'autant plus grande que l'angle est plus petit.
- p : angle formé par les deux côtés suivants :
 1 staphylion-opisthion
 2 ligne palatale = intersection du plan palatal avec le plan médian :
 25° (24,5) ;
 cet angle est calculé à l'aide des longueurs a et b. Il mesure la hauteur de l'opisthion par rapport au staphylion.
- po : angle formé par les deux côtés suivants :
 1 opisthocranion-opisthion
 2 ligne palatale comme pour p
 92° (98)
 cet angle définit la situation de la partie postérieure du crâne par rapport à la partie faciale.
- y : angle formé par les deux côtés suivants :
 1 basion-opisthion,
 2 ligne palatale (comme pour p et po)
 93° (95)
 cet angle indique l'inclinaison en avant et en bas de la voûte palatine, par rapport à la ligne basion-opisthion, définie comme axe vertical du crâne.
- m : angle formé par les deux côtés suivants :
 1 basion-opisthion
 2 ligne pariétale (comme pour o et n)
 58° (53)
 cet angle mesure l'inclinaison en avant et en bas du plan pariétal par rapport à l'axe vertical du crâne.
- x : angle calculé m-o
 + 3° (-1,5)
 cet angle est négatif pour $m < o$ et positif pour $m > o$.
 Cet angle donne une mesure du développement de la crête occipitale comme l'angle o ; il tend d'autant plus vers les valeurs positives que la crête est plus protubérante vers l'arrière.
- np : $n - (m + y)$
 + 6°
 cet angle indique l'inclinaison de la ligne des assises des cornes par rapport au palais ; il peut être positif ou négatif suivant qu'elle s'incline en avant ou en arrière
- c : $\frac{o + x}{2} = 29$ (28)
 ce chiffre traduit le développement vers l'arrière de la crête occipitale. Le développement est d'autant plus accentué que c'est plus petit.
 C'est ce qui fait dire à Zeuner que le Rhinocéros à narines cloisonnées est un animal de steppe herbeuse puisque sa crête occipitale est allongée vers l'arrière, ce qui signifie, selon cet auteur, que sa nourriture est placée très bas ; (au contraire du *Dicerorhinus sumatrensis*, par exemple, chez lequel c atteint une valeur de 58, et qui est classé comme animal de forêt-vierge).

Cette étude du crâne de Coulon par la méthode des angles a l'intérêt de permettre un rapprochement entre celui-ci et les crânes trouvés en Allemagne ; toutes les valeurs calculées sont proches de la valeur moyenne donnée par

F. Zeuner. Il faut cependant considérer que les crânes étudiés par cet auteur sont de tout âge et que les valeurs minima se rapportent sans doute en grande partie aux animaux jeunes ; étant donné l'âge avancé de l'animal d'Issirac et le fait qu'il se situe dans les valeurs moyennes seulement, on peut le considérer comme un crâne de petite taille, ce qui pourrait s'expliquer si notre hypothèse sur le sexe du fossile est justifiée.

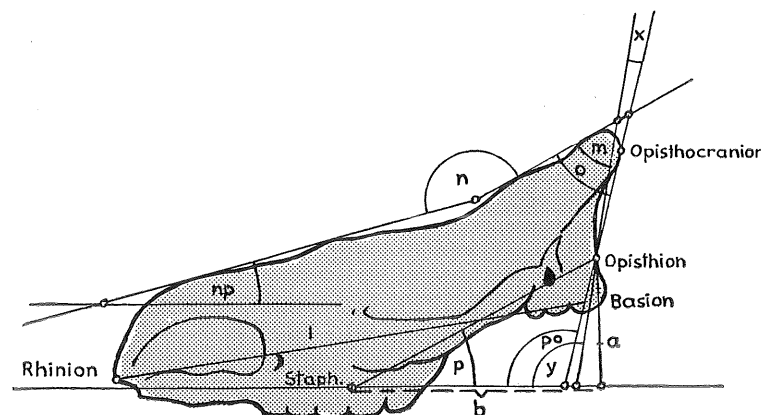


FIGURE 6.

Différentes mesures d'angles mesurées sur le crâne de *Coelodonta antiquitatis*, (schéma de M. Heuertz).

II. — La mandibule.

Elle est séparée en deux demi-mandibules (fig. 7). Bien que trouvée en surface (elle est concrétionnée par endroits) elle semble bien appartenir au crâne, car les surfaces d'usures dentaires sont complémentaires et elle s'articule avec lui.

Elle porte des dents usées qui paraissent être M^3 , M^2 , M^1 et P^4 , toutes couvertes d'une forte couche de ciment. Seule la M^3 montre la forme en repli anguleux du côté externe caractéristique des molaires inférieures du Rhinocéros à narines cloisonnées, les vallées du côté lingual sont profondes et accentuées. Toutes les dents sont à parois verticales. Par comparaison avec la mandibule de *Coelodonta antiquitatis* provenant de l'Ordos, la mandibule de Coulon

a des dents brachyodontes et comme pour les dents supérieures, nous pensons que l'animal avait dépassé le stade de l'hyposodontie; sur la mandibule, la M^3 dépasse de 3 cm, la M^2 de 2 cm, la M^1 de 1,8 cm et la P^4 , de 1 cm.

Nous avons essayé de grouper sur un même tableau les mesures dentaires de quelques mandibules étudiées : Starunia (Pologne), Kesslerloch (Suisse), Ordos (Chine) (ce dernier exemplaire provient de la collection de l'Institut de Paléontologie humaine et a été mesuré par nos soins). Pour l'exemplaire de Starunia, nous avons choisi la plus grande longueur qui est la longueur extérieure donnée par Niezabitowsky; les largeurs sont très inférieures par rapport à celles mesurées sur les trois autres demi-mandibules, car elles ont été mesurées sur des bourgeons encore comprimés latéralement. Il ressort de ce tableau que les dents inférieures sont de petite taille sur la mandibule de Coulon, et il faut remarquer d'autre part la très petite longueur de la M^1 (Tab. IV).

TABLEAU III

Mensurations comparatives des mandibules

MESURES	COULON	STARUNIA	KESSLERLOCH	FULAERITZI
Long. totale de la mandibule	550	550		
Long. de la rangée dentaire	203		208	235
Hauteur de la mâchoire au milieu de la rangée dentaire	104			110
Hauteur de la mâchoire à l'extrémité postérieure de la rangée dentaire	110			110
Hauteur de la branche montante jusqu'au condyle mandibulaire	250	230		

Dents isolées.

Provenant toutes quatre de la surface du gisement, elles sont en mauvais état, recouvertes en partie d'une concrétion dure et épaisse qu'il est impossible d'enlever car la dent se désagrège. Elles sont intéressantes car elles prouvent d'une façon certaine la présence d'un deuxième *Rhinocéros laineux* à l'aven de Coulon: il s'agit en effet de

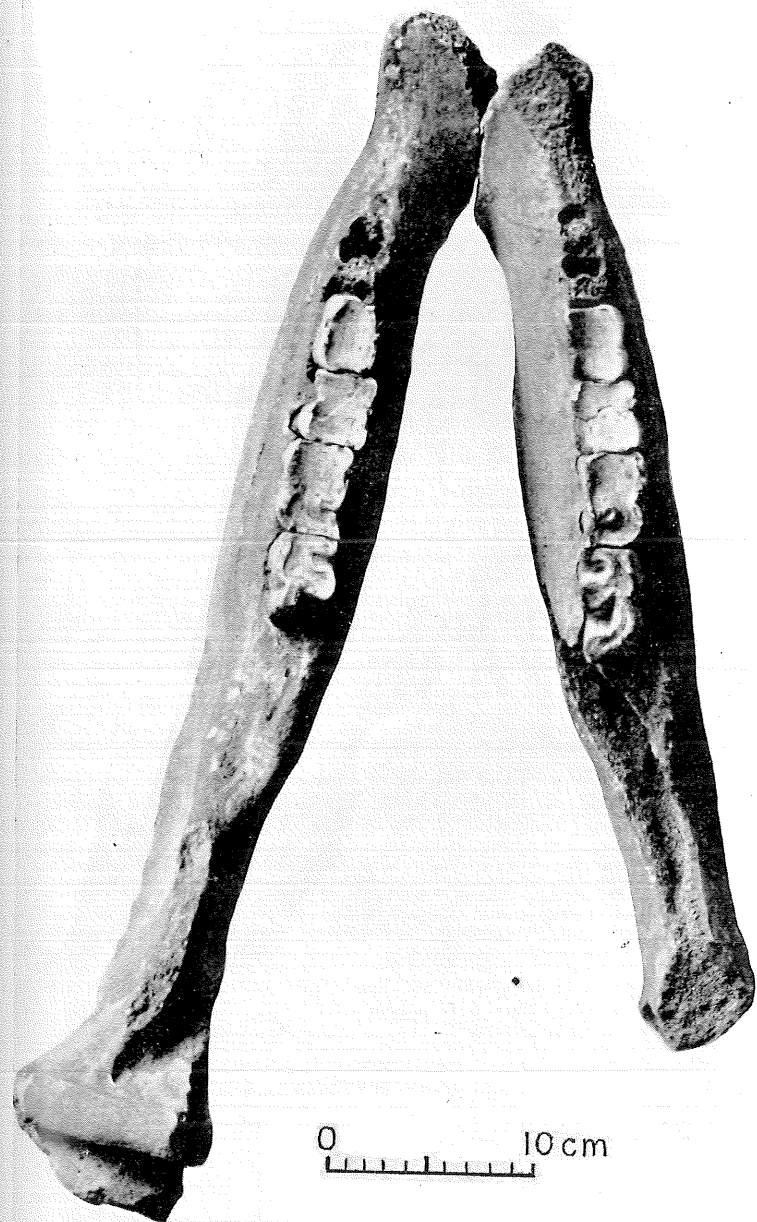


FIGURE 7.
Aven de Coulon (Gard).
Coelodonta antiquitatis : la mandibule.

trois dents supérieures et une inférieure, dont trois sont déjà présentes sur le crâne et la mandibule déjà décrits ci-dessus.

Il y a deux troisièmes molaires supérieures, la droite et la gauche, et un fragment de dent supérieure qui pourrait être rapporté à la partie linguale d'une prémolaire. Autant qu'il m'est possible d'en juger, étant donné leur mauvais état, et la stalagmite qui les déforme sur deux de leurs côtés, leurs faces occlusales sont celles de dents usées où les îlots d'émail sont formés, les dents sont basses et paraissent appartenir à un vieil animal ; elles sont assez comparables aux dents déjà étudiées plus haut, au point que si celles-ci n'étaient pas présentes sur le crâne, on aurait pu penser qu'elles en provenaient.

La seule dent inférieure est une M³ gauche, pour laquelle les remarques précédentes sont entièrement valables.

TABLEAU IV

Mensurations comparatives des dents inférieures

DENTS	STARUNIA		KESSLERLOCH		COULON		ORDOS	
	Long.	larg.	Long.	larg.	Long.	larg.	Long.	larg.
P ⁴	35	15	46,2	29,0	34	28	44	27
M ¹	48	21	50,7	33,6	34	31	53	30
M ²	40	18	58,7	32,3	45	29	58	34
M ³	27	15	—	—	51	31	—	—

III. — Le squelette.

Pour l'étude métrique du squelette nous avons été gêné par la rareté des travaux antérieurs comportant des tableaux de mesures ; souvent, nous n'avons que le travail de M. Boule sur les spécimens de l'Ordos qui nous donne un terme de comparaison bien éloigné du département du Gard ; il nous a paru nécessaire cependant d'utiliser ces mesures, afin de donner une idée des variations intraspécifiques.

I. — Ceinture scapulaire et membre antérieur.

a) *Omoplate*. — L'omoplate droite provenant de la surface du gisement était brisée en deux parties, toutes deux incomplètes ; nous n'avons donc qu'une seule omoplate et qui n'est pas en très bon état.



FIGURE 8.
Aven de Coulon (Gard).
Coelodonta antiquitatis : os longs du membre antérieur droit.

L'étude faite par Niezabitowsky (1911) sur l'exem-
plaire de Starunia est très complète, aussi nous sommes-nous
basés sur son tableau de mesures.

TABLEAU V
Omoplate

MESURES	STARUNIA	COULON
Longueur totale	501	535 env.
Longueur de la cavité glénoïde	100	98
Largeur de la cavité glénoïde	85	78
Distance du tubercule <i>supra glenoidalis an- terior</i> au bord inférieur de la cavité glénoïde	170	154
Largeur de la <i>fossa infraspinata</i> à la base ..	80	65

b) *Humérus*. — Nous sommes en présence de deux
humérus, un droit et un gauche appartenant tous deux
au même animal car leurs mesures sont identiques, et qui
proviennent de la profondeur du gisement (fig. 8 et 9).

TABLEAU VI
Humérus

MESURES	ROGGWILL	ORDOS M. Boule	ORDOS L. P. H.	COULON
1 — Longueur totale		462-437	455	435
2 — Longueur entre le point proximal de la tête articulaire et le milieu de la trochlée distale	370		390	380
3 — Largeur inférieure distale la plus grande	162	163-152	158	172
4 — Largeur de la poulie	110		110	111
5 — Plus petite largeur de la diaphyse	78		80	84
6 — Plus petit diamètre de la poulie :	53		59	62
7 — Largeur proximale maxima		192	206	205
A — Indice de massivité de l'os $\frac{5 \times 100}{2}$	21		20	22
B — Indice relatif à l'extrémité inférieure $\frac{3 \times 100}{1}$		35- 34	34	39
C — Indice relatif à l'extrémité supérieure : $\frac{7 \times 100}{1}$		43	45	47



FIGURE 9.
Aven de Coulon (Gard).
Coelodonta antiquitatis : os longs du membre antérieur gauche.

Nous avons groupé les mensurations données par Ed. Gerber (1952) pour l'animal de Roggwil (Suisse), celles d'un humérus provenant de l'Ordos conservé à l'Institut de Paléontologie humaine et celles concernant les os conservés au Museum d'Histoire naturelle qui ont été données par M. Boule (1928).

Nous avons calculé les trois indices A B et C pour donner une idée de la graviportalité de ces os ; l'indice est d'autant plus élevé que l'os est plus massif. Dans les gisements de Chine qui sont bien éloignés du département du Gard, ces os paraissent plus fins et moins massifs : conclusion qui se retrouvera sur le reste du squelette ; la parenté est bien plus évidente avec le Rhinocéros de Roggwil dont les mesures sont assez proches.

c) *Cubitus* — Il y a deux cubitus un droit et un gauche, appartenant au même animal et trouvé tous deux en profondeur et un cubitus droit incomplet et en mauvais état provenant de la surface du gisement. C'est la deuxième trace dans cette étude du Rhinocéros (fig. 8 et 9).

TABLEAU VII
Cubitus

1 — Longueur totale :	495
2 — Longueur prise à partir de la surface articulaire huméro-cubitale :	415
3 — Largeur de l'os prise transversalement au creux de l'articulation huméro-cubitale	88
4 — Largeur de la diaphyse prise entre les deux crêtes d'attache musculaire (seule mesure possible prise sur le cubitus provenant de la surface, elle semble indiquer un os plus frêle).	55
Cubitus trouvé en surface	42
5 — Hauteur de la face articulaire distale	43
D — Indice de robustesse du cubitus $\frac{4 \times 100}{1}$	11

d) *Radius*. — Nous avons là encore trois os : deux droits et un gauche. Malgré une longueur identique il nous a été relativement facile de distinguer celui des deux radius droits faisant la paire avec le gauche, celui trouvé en surface ayant des mensurations légèrement plus faibles. Il faut cependant constater que ces trois os proviennent d'animaux d'âge comparable, comme le montre le tableau VIII,

TABLEAU VIII
Radius

MESURES	ORDOS	COULON	
		en profondeur	en surface
1 — Longueur totale	450-387	385	385
2 — Largeur de l'extrémité proximale	114-107	112	111
3 — Largeur de l'extrémité distale	112-110	106	105
4 — Plus petite largeur de la diaphyse		66	63
E : Indice de robustesse de l'os $\frac{4 \times 100}{1}$		17	16
F : Indice relatif à l'extrémité proximale : $\frac{2 \times 100}{1}$			
	28- 27	29	28

e) *Le carpe*. — Les os du carpe ne sont représentés que par l'unciforme gauche et le lunaire droit (fig. 10 et 11).

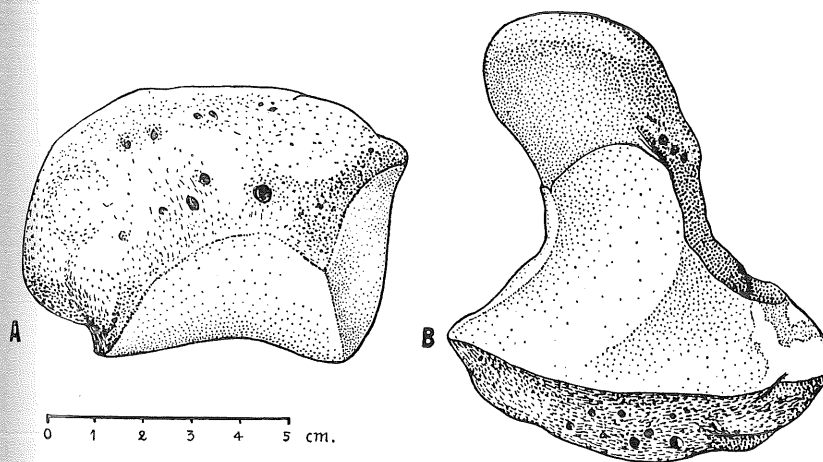


FIGURE 10.

Aven de Coulon (Gard).

Coelodonta antiquitatis : le carpe.

Unciforme gauche : face antérieure : A.
face inférieure : B.

f) *Les métacarpiens*. — Nous avons un quatrième métacarpien gauche et deux troisièmes métacarpiens (gauche et droit) que nous avons comparés aux mesures données par

M. Boule pour les Rhinocéros de l'Ordos. A longueur sensiblement égale, là encore, nous constatons une plus grande massivité chez le Rhinocéros de Coulon (fig. 12).

TABLEAU IX
Métacarpiens

MESURES	ORDOS		COULON	
			gauche	droit
IV ^e métacarpien :				
1 — Longueur totale	154	183	146	
2 — Largeur proximale	46	63	54	
3 — Largeur distale	42	48	53	
G : Indice de robustesse de l'os $\frac{2 \times 100}{1}$	29	34	36	
III ^e métacarpien :				
1 — Longueur totale	191	205	181	181
2 — Largeur de l'extrémité proximale ...	59	66	64	?
3 — Largeur de l'extrémité distale	48	54	61	57
H : Indice de robustesse de l'os $\frac{2 \times 100}{1}$	30	32	35	

II. — Ceinture pelvienne et membre postérieur.

a) *Fémur*. — Nous n'avons étudié que les deux fragments de fémur droits trouvés en surface, nous pouvons sans trop de risque d'erreur les rapporter au même os.

Extrémité proximale :

Plus grand diamètre de la tête fémorale : 94 (Fulaerthzi : 110)
Largeur totale de l'extrémité proximale : env. 210 (Fulaerthzi : 175).

Extrémité distale :

Diamètre de la poulie : 77 (Ordos : 66)
Longueur approximative de l'os : 540 (Fulaerthzi : 540; Ordos : 500 et 550).

A ceci s'ajoute deux fragments de têtes de fémur, provenant toutes deux des couches supérieures, l'une appartient à un fémur gauche.

b) *Tibias*. — deux tibias, un droit et un gauche, de même longueur mais qui ne paraissent cependant pas faire la paire (voir tableaux) (fig. 13).

Lorsque les os sont nettement plus longs comme c'est le cas des ossements de l'Ordos, nous constatons qu'ils gagnent en sveltesse, d'après les indices ; ceci se rapportant aux animaux de Chine princi-

palement, il se peut que ce soit un caractère lié à la race géographique, mais il se peut que ce soit aussi tout simplement lié au sexe du fossile : les femelles étant plus petites et plus trapues, les mâles plus grands et plus sveltes.

c) *Péroné*. — il n'est représenté que par une extrémité distale qui ne nous apporte aucun renseignement ostéométrique.

d) *Tarse*. — les deux astragales et les deux calcaneums (gauche et droit) trouvés en connexion proviennent de la profondeur du gisement ; ils sont entiers et en bon état, au contraire du calcaneum gauche trouvé en surface qui est concrétionné et moins bien conservé (fig. 14).

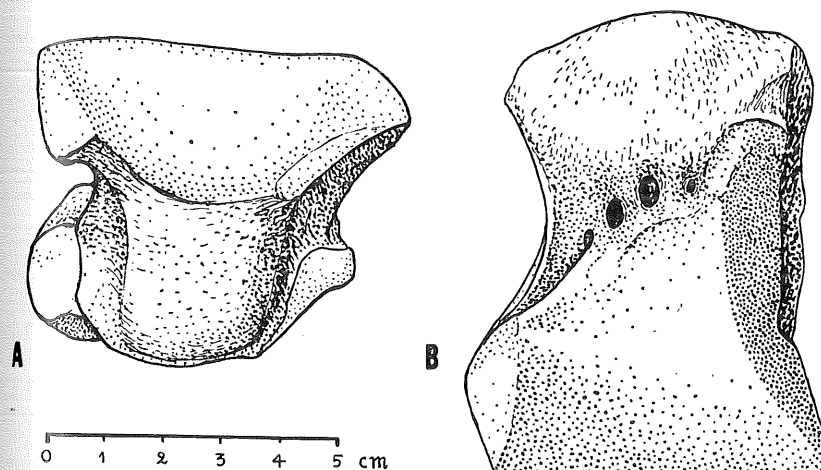


FIGURE 11.

Avec de Coulon (Gard).
Coelodonta antiquitatis : le carpe.
Lunaire droit : face antérieure : A.
face supérieure : B.

Nous observons les mêmes différences sur les mesures du tarse que sur celles des autres os du squelette, mais ici beaucoup plus atténuées : les mesures et les indices sont proches, une fois de plus il se confirme que la variabilité des os du tarse est faible.

e) *Les métatarsiens*. — les II^e, III^e et IV^e métatarsiens de la patte postérieure gauche, sont en parfait état et étudiables (fig. 15).

TABLEAU X
Tibia

MESURES	COULON gauche	COULON droit	FULAERTZI Gordeev	ORDOS M. Boule	ORDOS	RIKEN E. Gerber
1 — Plus grande longueur	385	385	374	444-389	392	306 +
2 — Plus petite largeur ...	67	73	67		59	70
3 — Plus grande largeur distale	108	114	115	106-100	99	95
4 — Épaisseur infér. maxima	75	84			79	75
5 — Largeur proximale	132	137	135	140-124		
J : Indice de robustesse de l'extrémité distale	28	29	30	23- 25	25	31
$\frac{3 \times 100}{1}$						
K : Indice de robustesse de l'extrémité proximale	34	35	36	31- 32	31	
$\frac{5 \times 100}{1}$						

TABLEAU XI
Tarse

MESURES	COULON Surface	COULON Profondeur	ORDOS (I. P. H.)
<i>Calcaneums :</i>			
1 — Longueur	124	136	137
2 — Largeur de la face articu- laire	93	91	85
3 — Épaisseur maxima de l'ex- trémité supérieure me- surée transversale- ment à l'axe de l'os ..	62	70	67
L : Indice de massivité : $\frac{3 \times 100}{1}$	50	51	48
<i>Astragules :</i>			ORDOS M. Boule
1 — Longueur		78	86-83-91
2 — Largeur proximale		85	87-84-92
B + Largeur distale		87	79-80-83
M : Indice de massivité : $\frac{2 \times 100}{1}$		11	10-10-10

Du tableau XII il ressort que les différences ostéométriques entre les Rhinocéros de l'Ordos et celui de Coulon, qui étaient très accentuées sur les os longs, sont beaucoup moins fortes sur les métatarsiens, remarque que nous avons déjà faites sur le tarse. Les indices nous permettent cependant de remarquer que les métatarsiens latéraux, II^e et IV^e, sont plus massifs sur le Rhinocéros du Gard, caractère qui paraît être en relation avec la massivité correspondante des tibias.



FIGURE 12.

Aven de Coulon (Gard).

Coelodonta antiquitatis : troisième et quatrième métacarpiens gauches, première et deuxième phalanges médianes.

III. — Les phalanges.

Les huit phalanges provenant de l'aven de Coulon me paraissent presque toutes provenir des pattes antérieures. En effet, la face inférieure des premières phalanges postérieures montre un bourrelet longitudinal qui est absent à la patte antérieure comme sur trois phalanges que nous étudions ; la seule 3^e phalange que nous ayons provient aussi de la patte antérieure car son bord distal est rectiligne et non incurvé comme sur la patte postérieure, et les bords latéraux sont moins fortement échancrés ; enfin, le volume des trois 2^e phalanges qui restent se rapporte plus sûrement aux doigts antérieurs qu'aux postérieurs.

TABLEAU XII
Métatarsiens

MESURES	COULON	ORDOS		
II ^e métatarsien :				
1 — Largeur proximale	54	46	63	
2 — Largeur distale	53	42	48	
3 — Longueur	146	154	183	
N : Indice $\frac{1 \times 100}{3}$	36	29	34	
III ^e métatarsien :				
1 — Largeur proximale	55	59	55	52
2 — Largeur distale	48	48	42	46
3 — Longueur	164	197	171	184
O : Indice : $\frac{1 \times 100}{3}$	33	29	32	28
IV ^e métatarsien :				
1 — Largeur proximale	48	47	43	41
2 — Largeur distale	45	34	33	32
3 — Longueur	145	177	152	166
P : Indice : $\frac{1 \times 100}{3}$	33	26	28	24

1. — Le doigt médian antérieur.

Quatre phalanges nous paraissent appartenir à ce doigt : trois premières phalanges et une deuxième phalange ; deux ont été trouvées en connexion en profondeur : une première et une deuxième phalange ; les deux autres proviennent de la surface du gisement.

La face articulaire proximale des premières phalanges est composée de deux lobes subégaux légèrement décentrés vers l'axe de l'animal ; le plus grand étant du côté interne ; ce qui permet de déterminer les phalanges droites et gauches : les deux premières phalanges trouvées en surface forment la paire, une droite et une gauche, alors que les éléments venant de plus bas, proviennent d'une patte antérieure droite.



FIGURE 13.

Aven de Coulon (Gard).
Coelodonta antiquitatis : deux tibias, gauche et droit.

2. — *Les doigts latéraux antérieurs.*

Ils sont représentés par trois phalanges : deux deuxième phalanges trouvées en surface et assez mal conservées ; une phalange unguéale trouvée en profondeur, que nous pensons pouvoir attribuer au IV^e doigt antérieur gauche.

3. — *Patte postérieure.*

Une seule première phalange nous paraît provenir du doigt médian de la patte postérieure gauche, elle a été trouvée en profondeur.

TABLEAU XIII
Phalanges

Mesures de la patte antérieure	COULON		STARUNIA Niezabitowski
	Surface	Profondeur	
— Doigt médian :			
première phalange			
Longueur	42	45	43
Largeur	57	61	61
Diamètre antéro-postérieur de l'extrémité proximale	30	33	30
deuxième phalange			
Longueur		31	35
Largeur		62	64
Diamètre antéro-postérieur de l'extrémité proximale		24	22
— Doigts latéraux :			
troisième phalange :			
Plus grande longueur		35	35
Plus grande largeur		79	75
Diamètre antéro-postérieur		21	20

Comme le tableau XIII le montre, les mensurations des phalanges antérieures du Rhinocéros de Coulon sont très semblables à celles prises sur l'exemplaire de Starunia.

IV. — *Vertèbres.*

Parmi la dizaine de vertèbres trouvées pour la plupart en surface ; deux présentent un intérêt particulier : ce sont l'atlas et l'axis.

1. — *Atlas* : recueilli en profondeur, il était cassé en deux moitiés, et les ailes sont incomplètes ; malgré ceci, il nous a paru tout à fait étudiable ; nous l'avons comparé à ceux



FIGURE 14.
Aven de Coulon (Gard).
Coelodonta antiquitatis : le tarse.
Calcaneum et astragale droits.

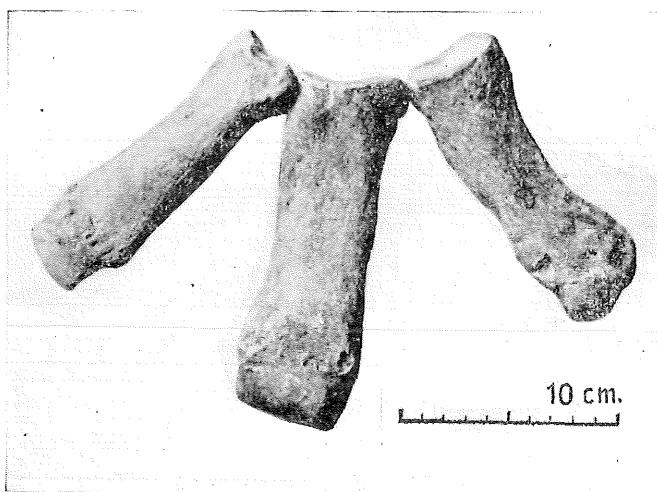


FIGURE 15.
Aven de Coulon (Gard).
Coelodonta antiquitatis : deuxième, troisième et quatrième métatarsiens
gauches.

trouvés à Roggwil (Suisse) en 1922 et en 1945 (E. Gerber, 1952), avec lesquels il présente de grandes similitudes (fig. 16).

2. — *Axis* : c'est une vertèbre massive, très haute dont les zygapophysys antérieures très développées se rejoignent en pointe pour s'articuler avec les faces articulaires postérieures de l'atlas (fig. 16).

Hauteur de la vertèbre : 198

Largeur maxima du corps vertébral : 155

Longueur maxima du corps vertébral : 134

Largeur postérieure du trou vertébral : 57

Hauteur médiane prise à l'arrière du trou vertébral : 46.

TABLEAU XIV

Atlas

MESURES	ROGGWILL		COULON
	1922	1945	
Étendue transversale de la surface articulaire antérieure	152	155	152
Étendue transversale de la surface articulaire postérieure	—	154	155
Étendue transversale du canal, mesurée en arrière	81	79	75
Hauteur de la surface articulaire antérieure prise au milieu	80	70	80
Hauteur du canal médullaire prise à l'arrière	84	74	79

Écologie :

L'écologie du *Coelodonta antiquitatis* a été étudiée principalement grâce aux Rhinocéros de Starunia trouvés au pied des Karpathes dans des argiles pétrolifères qui avaient aussi conservé la flore de l'époque : c'était une flore principalement composée de saules et de bouleaux nains (*Betula nana*) les herbes et les mousses y étaient abondantes, ainsi d'ailleurs que les conifères : les auteurs (Nowak, Panow, Tokarsky, Szafer et Stach, 1930) l'identifient à la grande toundra. Cependant, reprenant ces résultats (Zeuner, 1945) y voit un milieu de prairie alpine avec *Vaccinium* et *Dryas octopetala*, zone alpine située à la limite de la poussée des arbres.

D'après la position de la corne nasale qui forme avec le crâne un angle ouvert, les auteurs cités plus haut (1930) pensent que le Rhinocéros laineux se nourrissait des feuilles des arbres et n'était pas un animal de steppe habitué à paître l'herbe basse. Au contraire d'après la forme du groin aux lèvres droites et parallèles, Zeuner le rapproche du Rhinocéros blanc actuel qui vit dans les steppes et est, en fait, un mangeur d'herbe.

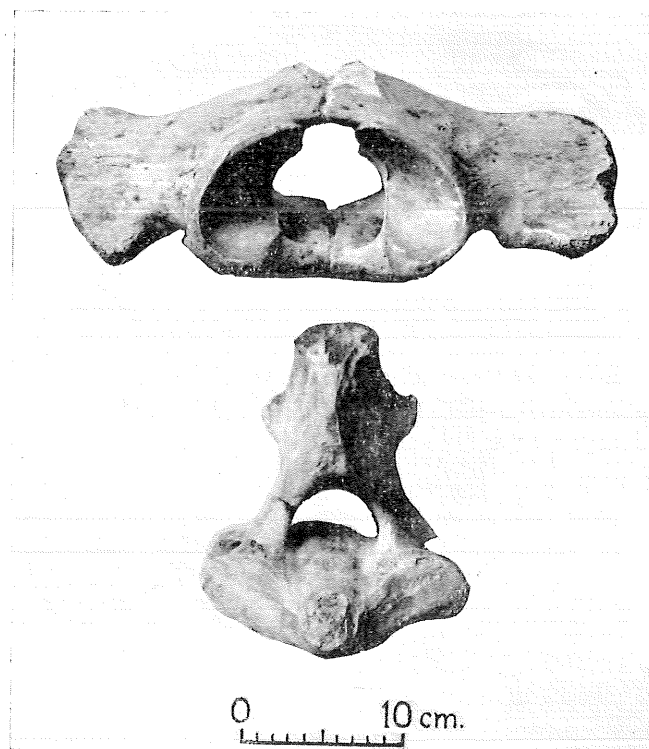


FIGURE 16.

Aven de Coulon (Gard).

Coelodonta antiquitatis : atlas et axis.

Il apparaît donc une certaine divergence dans les opinions au sujet du mode de nourriture du *Coelodonta antiquitatis*. Du point de vue du mode de vie, à l'époque quaternaire où vivaient les fossiles de Starunia, les Rhinocéros restaient en groupe (Stach, 1930) et non isolés comme ils en ont l'habitude actuellement.

La plupart des restes importants de Rhinocéros laineux ont été trouvés au bord des fleuves et des rivières (Russie, Allemagne, Pologne, Suisse, Luxembourg) et il semble que la majorité des animaux soient morts noyés: à Starunia, on pense qu'ils ont été entraînés par les torrents d'eau descendant des Karpathes après un orage et noyés dans les flots de la rivière; trouvé plus récemment en Mandchourie (Gordeev et Jernakov, 1957), l'animal gisait dans des couches d'origine lacustre démontrant la présence d'un grand lac quaternaire où il avait dû se noyer. On pourrait ainsi multiplier les exemples. Il semble que ce ne soit qu'en Sibérie (Pavlov, 1892) qu'on ait découvert des spécimens « dans des mines, dans des cavernes et même dans de la glace ».

Dans le cas du gisement d'Issirac, il paraît probable que l'animal soit mort de vieillesse; mais dans quelles conditions? C'est ce que révéleront peut-être des fouilles futures.

Répartition générale du *Rhinoceros* laineux :

Cet animal qui était le commensal du Mammouth a eu évidemment, en Europe, une répartition comparable à celle de l'*Elephas primigenius*.

Habitué comme celui-ci aux climats rigoureux il présente une abondance dans les régions nordiques (Sibérie, Russie, Allemagne du Nord) qu'il n'atteint pas dans des zones plus méridionales, où il va en se raréfiant: M. Pavlov (1892) a disposé de plusieurs dizaines de crânes (70 environ) pour son étude sur les Rhinocéros de Russie; F. Zeuner, cite un maximum de 37 crânes pour les Rhinocéros laineux trouvés en Allemagne; au Luxembourg, M. Heuertz (1947) parle de six crânes provenant des alluvions de la Moselle; en Suisse, ce ne sont plus que des individus isolés (E. Gerber, 1952); en France aussi, où les citations se font de plus en plus rares lorsque l'on va du Nord vers les régions périméditerranéennes; en Italie, enfin, la présence de *Coelodonta antiquitatis* à Cardamone (Vaufrey, 1927) constitue une découverte qui agrandit l'ère d'extension de cette espèce.

Si donc, le Rhinocéros à narines cloisonnées a une répartition très étendue, quantitativement on note une nette diminution du Nord vers le Sud.

Répartition du *Rhinoceros* laineux dans le Sud-Est de la France.

Dans le Sud-Est de la France, la répartition du Rhinocéros laineux est facile à établir car cette espèce est assez peu courante.

Dans le Gard, M. de Serres attribue une molaire supérieure de la grotte de Pondres au *Rhinocéros minutus* en 1855, mais en 1876 Emilien Dumas reprend cette détermination et la nomme *Rhinocéros tichorhinus*; plus importants, les restes de la brèche osseuse de Saint Hippolyte-du-Fort ont fourni un maxillaire entier de Rhinocéros laineux (Jeanjean, 1869). A la grotte de la Balauzière, il y a une molaire supérieure rapportable à cette espèce (Bayol et Paulus, 1947; M. F. Bonifay, 1960); les restes de Coulon, enfin, motivant cette étude, proviennent comme nous l'avons vu, d'un aven situé aux confins des départements du Gard et de l'Ardèche (fig. 17).

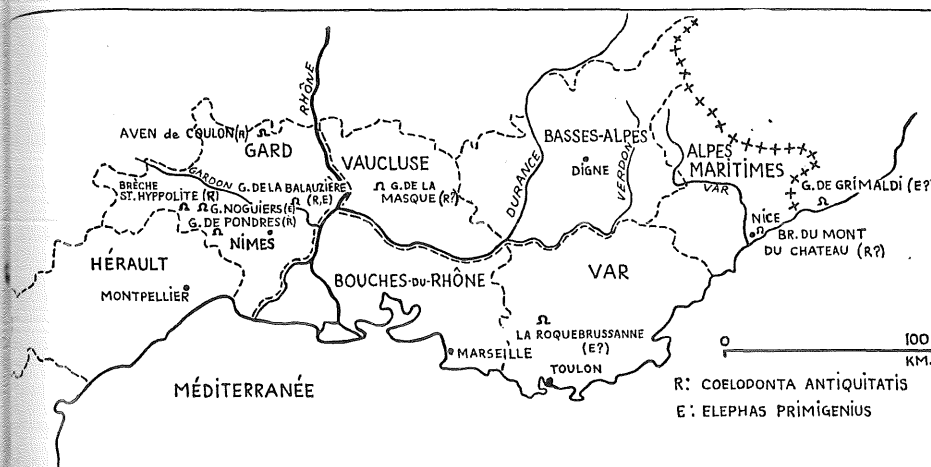


FIGURE 17.

Répartition du Rhinocéros laineux dans le Sud-Est de la France

Beaucoup moins sûrement, Rivière signale en 1875 *Rhinoceros* peut-être *tichorhinus*, à la brèche du Mont-du-Château (Alpes-Maritimes) et Nicolas en 1877, à la Masque, dans le Vaucluse, (ce dernier gisement paraît en fait contenir du Rhinocéros de Merck (1).

Nous avons constaté une certaine similitude dans la répartition du Mammouth; il est en effet sûrement présent dans le Gard: à la grotte de Noguier (Jeanjean 1869), et à la grotte de la Balauzière (Bayol et Paulus, 1947; M. F. Bonifay, 1960); en dehors de ce département sa présence est douteuse: gisement de la Roquebrussanne (Repelin, 1902) et Grimaldi (M. Boule, 1906) (voir fig. 16).

Il apparaît que nous avons confirmation d'une faune froide dans le Gard, alors que le reste du Sud-Est de la France (Provence proprement dite et contreforts alpins) paraît n'en avoir encore jamais livré de façon certaine.

(1) LUMLEY (H. de) 1960. La grotte de la Masque (Vaucluse). Station paléolithique avec Rhinocéros de Merck. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7^e série, T. I, n° 9.

CONCLUSIONS

La comparaison des fossiles de l'aven de Coulon avec les Rhinocéros laineux de l'Ordos (Chine), Fulaerthzi (Mandchourie), Sibérie, Starunia (Pologne), Allemagne, Luxembourg, Suisse et France, nous permet de distinguer les caractères principaux suivants : le squelette le plus complet de l'aven de Coulon, appartient à un animal âgé, de taille moyenne ou plutôt petite, situé à la limite inférieure de taille des Rhinocéros de l'Ordos et qui ne dépasse pas la moyenne observée sur des animaux provenant de gisements plus rapprochés (Allemagne, par exemple). L'étude de la cloison nasale, nous a permis d'émettre l'hypothèse que le crâne appartiendrait à une femelle, ce qui pourrait en partie expliquer l'aspect trapu du squelette et ses petites dimensions ; certains caractères crâniens semblent aussi en relation avec le sexe supposé du fossile : en dehors de la cloison nasale, le palais étroit et court, le diastème antérieur réduit forment une face inférieure crânienne plus ramassée ; tout ceci concourt à reconstituer l'image d'un animal à denture moins puissante et à corne nasale moins forte : deux caractères qu'il serait assez naturel de rencontrer chez une femelle.

Le *Coelodonta antiquitatis* est connu pour sa grande variabilité qui est certainement due en grande partie à un dimorphisme sexuel accentué, comme le soupçonnait M. Pavlow dans son travail sur les Rhinocerotidés de la Russie ; il semble cependant, grâce aux indices relatifs à la robustesse des os longs, que certaines différences sont trop accentuées pour n'être occasionnées que par des variations individuelles et sexuelles et il est probable que la race géographique intervient, mais il est impossible avec un seul squelette et un deuxième animal mal représenté de pouvoir dire à quel stade.

Les fouilles dans l'aven de Coulon vont être reprises cette année et fourniront peut-être du matériel complémentaire, ce qui permettrait d'étendre et de généraliser certains caractères entrevus dans cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

- ABEL (O.), 1910. — Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. *Abh. Geol. Reichsanst. Wien*, vol. 20.
- BAYOL (J.) et PAULUS (M.), 1947. — La grotte de la Balauzière. *Bull. Soc. d'Et. Sc. Nat. de Nîmes*.
- BLAINVILLE, 1839, 1864. — *Ostéographie des mammifères*. Atlas. Paris.
- BONIFAY (M.F.), 1960. — *Etude paléontologique de la grotte de la Balauzière (Gard)*, (fouilles abbé Bayol). Thèse de 3^e cycle. Paris.
- BOULE (M.), 1906. — *Les grottes de Grimaldi (Baoussé Roussé)*. Imprimerie de Monaco.
- BOULE (M.), BREUIL (H.), LICENT (E.), TEILHARD (P.), 1928. — Le Paléolithique de la Chine. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*, Mémoire 4.
- BRANDT (J.F.), 1877. — Versuch einer Monographie des Tichorhinen Nashörner. *Mémoires de l'Acad. Imper. des Sciences de St-Petersbourg*, VII^e ser., T. XXIV, n^o 4.
- BREUNING (St.), 1924. — Beiträge zur Stammesgeschichte der *Rhinocerotidae*, *Verh. zol. Bot. Ges.*, Wien, vol. 73.
- BURCHAK-APRAMOVIYA (N.I.) et DZHAFAROV (R.D.), 1951. — On the differences in metapodial bones of the genus *Rhinoceros*. Localities of Quaternary Fauna and Flora at Binagadin. *Acad. Sc. Azerbaijan S.S.R.*, 1, 4.
- DUERST, 1936. — Vergleich der Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern *Handbuch d. V. Arb. Meth.*, Berlin und Wien.
- DUMAS (E.), 1876. — *Statistique géologique, minéralogique, métallurgique et paléontologique du département du Gard*. 2^e partie. Paris. Bertrand.
- FALCONER (H.), 1868. — On the European and post-Pliocene species of the genus *Rhinoceros*. *Paleont. Mem. and Notes*, London, 2.
- FRIANT (M.), 1948. — Sur la morphologie de l'articulation temporo-maxillaire chez les rhinocéros et le *Rhinoceros antiquitatis* Blum. en particulier. *Bull. Mus. Hist. nat. Belgique*, 24, 51.
- GERBER (E.), 1941. — Über einen Humerus des Wollnashorns *Rhinoceros antiquitatis* aus der Niederstrasse von Roggwil. *Verh. Schweiz. naturf. Ges.* 121.
- GERBER (E.), 1952. — Über Reste des eiszeitlichen Wollnashorns aus dem Diluvium des bernischen Mittellandes. *Mitt. naturf. Ges. Bern.*, N.F. 9.
- GIEBEL, 1848. — Milchgebisse der *Rhinoceros tichorhinus*. *N. Jahr. für Mineralogie*.
- GORDEEV (T.P.) et JERNAKOV (U.N.), 1957. — A skeleton of the fossil rhinoceros found in the vicinity of Fulaerthzi, station of the Heilungchiang Province. *Vertebrata palasiatica*, 1, 3.
- GRASSÉ (P.P.), 1955. — *Traité de Zoologie*. Mammifères, T. XVII, 1^{er} fasc. Masson, Paris.
- HERMANN (R.), 1914. — Die Rhinoceros-Arten d. Westpreuss. Diluvium. *Schrift. Naturf. Ges. Danzig*, Bd. 13.
- HESCHELER (K.), 1917. — Über einen Unterkiefer von *Rhinoceros antiquitatis* Blum. aus dem Kanton Schaffhausen. *Vierteljahrschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, Jahrgang 62.
- HEUERTZ (M.), 1947. — Quelques observations morphologiques sur le crâne des Rhinocerotidés. *Arch. Inst. Gr. Duc. Luxembourg*, N.S., 17.

- HEUERTZ (M.), 1950. — Le gisement préhistorique n° 1 (Loschbourg) de la vallée de l'Ernz-Noire (G.D. de Luxembourg). *Arch. Inst. Gr. Duché Luxemb.*, N.S., 19.
- HILZHEIMER (M.), 1924. — Eine neue Rekonstruktion von *Rhinoceros antiquitatis* Blum. zugleich ein Beitrag zur Morphologie, Biologie und Phylogenie dieses Tieres. *Neues Jahrbuch f. Mineralogie*, Beilage, Bd. I.
- HOYER (H.), 1916. — Die Untersuchungsergebnisse am Kopfe des in Starunia in Galizien ausgegrabenen Kadavers von *Rhinoceros antiquitatis* Blum. *Z. Morph. u. Anthropol.* Stuttgart, 19.
- JEANJEAN (A.), 1869-70. — L'homme et les animaux des cavernes des Basses-Cévennes. *Mémoires de l'Académie du Gard*.
- de JOLY (R.), 1948. — Travaux dans l'Ardèche et le Gard. Aven de Coulon, Issirac. *Spelunca*, T. III, 3^e série.
- MAKOWSKY (A.), 1897. — Das Rhinoceros der Diluvialzeit Mährens als Jagdthier des palaolithischen Menschen. *Mitteilungen der anthropol. Ges. in Wien*, t. XXVII, n° 3.
- MATTHEW, 1931. — Critical observations on the phylogeny of the Rhinoceroses. *Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.*, vol. 20.
- MATTHEW, 1932. — A review of Rhinoceroses with a description of *Aphelops* material, from the Pliocene of Texas. *Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.*, vol. 20.
- MEYER (H. von), 1864. — Die diluvialen Rhinoceros-Arten. *Palaeontographia*, Bd. XI.
- NIEZABITOWSKY (E.L.), 1911. — Die Überreste des in Starunia in einer Erdwachsgrube mit Haut und Weichteilen gefundenen *Rhinoceros antiquitatis* Blum. (*Tichorhinus* Fischer). *Bull. Acad. Sci. Cracovie Cl. math. nat.* (B), Krakau.
- NOWAK (J.), PANOW (E.), TOKARSKY (J.) et SZAFER (W.), STACH (J.), 1930. — The second woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis* Blum.) from Starunia, Poland. *Bull. int. Acad. polon. Sci. Lett. Cracovie* (B), suppl.
- OSBORN (H.F.), 1898. — The extinct Rhinoceroses. *Mem. of the Amer. Mus. of Nat. Hist.*
- OSBORN (H.F.), 1900. — Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. *Bull. Am. Mus. Nat., Hist.*, vol. 13.
- OSBORN (H.F.), 1912. — Craniometry of the Equidae. *Mem. of the Amer. Mus. of Nat. Hist.*
- PAVLOW (M.), 1892. — Étude sur l'histoire paléontologique des Ongulés. VI. Les *Rhinocerotidae* de la Russie et le développement des *Rhinocerotidae* en général. *Bull. Soc. Imp. Natur. de Moscou*, n° 2.
- PAVLOW (M.), 1905. — *Rhinoceros Schleiermachersi* des environs d'Ananiew. *Ann. géol. et min. de la Russie*.
- PIVETEAU (J.), 1958. — *Traité de Paléontologie, Mammifères, évolution*, T. VI, 2^e vol. Masson, Paris.
- PUSCHING (R.), 1935. — Der «Lindwurmschädel» von Flagenfurt. *Carinthia*, II.
- RANGE (P.), 1937. — *Rhinoceros antiquitatis* Blum. im Diluvium von Lubeck. *Mitt. geogr. Ges. Lubeck*, (2), Hft. 39.
- RAVEN (T.), 1934. — Neue Funde Quartärer Säugetiere in den Niederlanden. *Proc. Acad. Sci. Amsterdam*, 37,5.
- REPELIN (J.), 1902. — Découverte du Mammouth et d'une station paléolithique dans la Basse-Provence. *C.R. Acad. des Sciences*.

- RIVIERE (E.), 1875. — Note sur le dépôt quaternaire supérieur à la brèche osseuse de Nice proprement dite ou brèche supérieure de Cuvier. *C.R. Acad. Sc.*
- RODING (G.M.), 1954. — Een reconstitutie op ware grootte van de wolharige neushoorn (*Coelodonta antiquitatis* Blum.). *Levende Nat.*, 57.
- SCHRENCK (L.), 1880. — Der erste Fund einer Leiche von *Rhinoceros Merki* Jaeg. *Mem. Ac. Sc. St-Petersbourg*, VII Ser., T. XXVIII.
- SCHROEDER (G.), 1899. — Schädel eines jungen *Rhinoceros antiquitatis*. *Bibl. Jb. kgl. Preuss. geol. L. Ans.* Berlin, 20.
- DE SERRES (M.), 1855. — Des ossements humains des cavernes et de l'époque de leur dépôt. *Mem. Acad. Sc. et Lettres de Montpellier*. Montpellier.
- STAESCHE (K.), 1941. — Nashorner der Gattung *Dicerorhinus* aus dem Diluvium Württembergs. *Abhandl. Reichs Bodenforsch.*, N.F., Hft 200.
- STRNAD (V.). — The remainder of a *Coelodonta* found in the karst of Javoricho. *Sborn. Sluko*, 1A.
- STUDER (Th.), 1904. — Die Verbreitung des Rhinoceros im Diluvium der Schweiz. *Mitt. d. Naturf. Ges. in Bern*.
- STUDER (Th.), 1911. — Über Reste des *Rhinoceros tichorhinus* im Diluvium der Schweiz. *Mitt. Naturf. Ges. Bern*.
- THENIUS (E.), 1955. — Die Verknöcherung der Nasenscheidewand bei Rhinocerotiden und ihr systematischer Wert, zum Geschlechtsdimorphismus fossiler Rhinocerotiden. *Mem. Suisses Paleontol.*, 71, 4.
- ULYSSE-DUMAS (J.), 1944. — *La préhistoire du Gard, le Quaternaire*. Ateliers Brignier. Nîmes.
- VAUFREY (R.), 1927. — Le Mammouth et le Rhinocéros à narines cloisonnées en Italie méridionale. *Bull. Soc. géol. Fr.*, S.4, T. XXVII.
- VIRET (J.), 1949. — Introduction à l'étude des Mammifères fossiles. *Cours de l'Université de Lyon*. C.D.U., Tournier et Constans. Paris.
- VIRET (J.), 1958. — Les Périssodactyles in *Traité de Paléontologie*. T. VI, 2^e vol. Masson, Paris.
- WOOD (H.E.), 1941. — Trends in Rhinoceros evolution. *Trans. New York Acad. Sc.*, (2), 3.
- WUST (E.), 1922. — Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Nashörner Europas. *Centrallblatt für Mineral., Geol. und Paläontol.*, Stuttgart.
- ZAZVORKA (V.), 1953. — Une découverte d'une partie de squelette du *Rhinoceros antiquitatis* Blum, dans la VI^e terrasse pleistocène de l'Elbe, à Rounnice Nad Tabem (Bohème du Nord). *Casopis narohnino Musea*, 122.
- ZEUNER (E.F.), 1934. — Die Beziehungen zwischen Schädelform und Lebensweise beider rezenten und fossilen Nashörnern. *Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br.*, 34, Hamburg.
- ZEUNER (E.), 1945. — New reconstructions of the woolly Rhinoceros and Merck's Rhinoceros. *Proc. Linn. Soc. London*, 156, 3.