

-069.

Annales de Paléontologie (*Vert.-Invert.*)
1988, vol. 74, fasc. 1, pp. 13-41

© Masson, Paris, 1988

RÉVISION DES RHINOCEROTINAE
(MAMMALIA)
DU TUROLIEN DE PIKERMI.
COMPARAISON
AVEC LES FORMES VOISINES

PAR

Denis GERAADS*

Mots-clés : Rhinocerotidae, Mammalia, Miocène supérieur, Grèce, analyse cladistique.

Key-words : Rhinocerotidae, Mammalia, Upper Miocene, Greece, cladistic analysis.

Résumé. — Comparaison des deux espèces de Rhinocerotinae de Pikermi et d'autres sites du Miocène supérieur : *Dicerorhinus pikermiensis* et *Ceratotherium neumayri*. Une analyse cladistique des Rhinocéros à cornes fait apparaître l'ordre de branchement suivant : *D. schleiermachi*, Rhinocerotini, *Lartetotherium* (paraphylétique), *Dicerorhinus* (*D. sumatrensis* + *D. pikermiensis* ; paraphylétique), *Coelodonta* s.l., Dicerotini (*Diceros* + *Ceratotherium*).

Abstract. — A comparative description, based upon most of the know material, of the two species of Rhinocerotinae which occur at Pikermi and in other eastern Mediterranean upper Miocene sites is given. The distinction is rather easy on reasonably complete skulls or dentitions, but difficult on the postcranial material. *Ceratotherium neumayri* (Osborn) is closely related to the recent african genera (Dicerotini), but not especially to *Diceros*, as formerly believed. *Dicerorhinus pikermiensis* (Toula) can be distinguished from the former species by roughly the same set of characters which allow the distinction between *D. sumatrensis*, the living « hairy » Rhinoceros, and the african ones, but these characters are mostly plesiomorphic. A cladistic analysis of the horned Rhinoceroses shows that the most primitive of them is *Dihoplus schleiermachi* (Kaup) from Eppelsheim, with perhaps the

* U.A. 49 du CNRS et Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine de l'Université Paris VI, 4 pl. Jussieu, 75252 Paris Cédex 05.

one-horned Rhinocerotini from Asia as its sister-taxon. *Lartetotherium* Ginsburg and *Dicerorhinus* Gloger are retained as paraphyletic genera, branching in this order on the cladogram, followed by the highly derived Dicerotini and *Coelodonta* s.l. (including all the Plio-Pleistocene Rhinocerotinae of Eurasia, plus « *D.* » *ringstroemi* from China).

INTRODUCTION

Le premier rhinocéros nommé à Pikermi fut *Rhinoceros pachygnathus* Wagner, 1848, espèce établie sur une mandibule juvénile, se rapprochant des formes africaines actuelles par l'absence de denture frontale (Wagner, 1848, pl. X, fig. 3-4). La pièce-type est conservée à Munich. Un peu plus tard, le même auteur (Wagner, 1857) fit connaître un crâne qu'il rapporta à *R. schleiermachi* Kaup, 1832, espèce définie à Eppelsheim, mais dont il ne subsiste plus aujourd'hui que de médiocres figures et moulages. C'est sous ces mêmes noms que Gaudry (1862-67) décrivit, toujours de Pikermi, de nombreuses pièces supplémentaires (dont plusieurs crânes), et ce n'est qu'en 1921 que Schlosser créa la variété *Ceratorhinus schleiermachi orientalis* pour des pièces de Veles, pour celles de Pikermi et pour celles de Samos décrites entre-temps (Weber, 1904 ; Toula, 1906 ; Andree, 1921). La seule pièce figurée alors (Schlosser, 1921, pl. II, fig. 8) est une série dentaire incomplète et très usée de Veles appartenant à un crâne aujourd'hui perdu. Je désigne ce spécimen comme lectotype, ce qui est la moins mauvaise solution.

Selon Heissig (1975), le type de *R. pachygnathus* Wagner, 1848, appartient à *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942, et c'est à cette espèce qu'il faudrait rattacher les pièces habituellement appelées *D. orientalis*, c'est-à-dire celles qui, pour la plupart des auteurs, n'appartiennent pas à « *R.* » *pachygnathus*. Il en résulterait évidemment une confusion d'autant plus inutile qu'à mon avis, ni le type de *R. pachygnathus*, ni ce qu'on connaît de celui de *C. s. orientalis* ne peuvent être rattachés avec certitude à l'une plutôt qu'à l'autre des deux espèces de Rhinocerotinae présentes à Pikermi ; c'est pourtant sous ces noms spécifiques qu'elles ont presque toujours été décrites ou figurées. Il est en fait préférable de les abandonner, d'autres noms étant heureusement disponibles : *Ceratotherium neumayri* (Osborn, 1900) pour « *R. pachygnathus* » et *Dicerorhinus pikermiensis* (Toula, 1906) pour *Ceratorhinus s. orientalis*.

La distinction de ces deux espèces est souvent délicate. Si elle est facile sur des crânes complets et bien conservés, elle est plus difficile sur les dents, et à de rares exceptions près, impossible à partir des éléments du squelette postcrânien. Cette distinction constitue pourtant de toute évidence le préalable indispensable à l'élucidation de leurs relations phylétiques.

Abréviations. — MNHNP : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
BM(NH) : British Museum (Natural History), Londres.

NHMW : Naturhistorisches Museum, Vienne.

IPUW : Institut für Paläontologie der Universität, Vienne.

NHMB : Naturhistorisches Museum, Bâle.

SMNS : Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

HLMD : Hessisches Landesmuseum, Darmstadt.

GPMM : Geologisch-Paläontologisch Museum, Münster.

Seuls *Dicerorhinus* et *Ceratotherium* sont abrégés en *D.* et *C.*, *Diceros* et *Coelodonta* étant toujours écrits en entier.

COMPARAISON ENTRE *D. PIKERMIENSIS* ET *C. NEUMAYRI*

Les restes de rhinocéros de Pikermi sont assez abondants et dans l'ensemble assez bien conservés quoique toujours quelque peu déformés. La liste des principaux crânes est la suivante :

Ceratotherium neumayri

Pikermi

MNHNP : 3 crânes sans n°, appelés ici crânes A, C et D.

crâne A (pl. I, fig. 3 et Gaudry, 1862-67, pl. XXXIII, fig. 1-3).

crâne C (Gaudry, 1862-67, pl. XXVII, fig. 1-2).

crâne D (non figuré par Gaudry ; il manque la série dentaire gauche, les arcades zygomatiques...).

Maragha

NHMW n° A 4791 : type de *Atelodus neumayri* Osborn, 1900 (fig. 16 ; également figuré par Thenius, 1955, fig. 1, 5-6).

Samos

NHMB sans n° (pl. II, fig. A ; également Viret *in* Piveteau, 1958, fig. 89).

SMNS : deux crânes (sans n°) ici appelés crânes A et B. Le crâne de Samos figuré par Weber (1904, pl. XIV, fig. 1-3) semble perdu.

Vathylakkos

MNHNP : Slq 55 (crâne en mauvais état ; Arambourg et Piveteau, 1929). L'espèce est abondante en Macédoine grecque (Geraads et Koufos, en préparation).

Dicerorhinus pikermiensis*Pikermi*

MNHNP : crâne B, édenté et écrasé dorso-ventralement, non figuré par Gaudry (pl I, fig. A) ; je n'ai pas retrouvé le crâne de sa pl. XXXII, fig. 1.

BM(NH) : crânes M 10141 (pl. II, fig. B), 10142, 10143, 10144 (pl. II, fig. C), 10145. Tous ces crânes appartiennent à la collection A.S. Woodward et n'ont, à ma connaissance, jamais été figurés. A l'exception du premier, étiqueté *D. orientalis*, ils sont tous déterminés comme *Diceros pachygnathus*.

IPUW : arrière-crâne n° 375.

NHMW : A 4672 (crâne juvénile)

Des moulages du crâne-type (Wagner, 1857 ; Toula, 1906 : *Rhinoceros schleiermachi* *pikermiensis*) sont conservés au BM (NH), au IPUW...

Samos

GPMM : un fragment de crâne. Le spécimen décrit par Weber en 1904 semble avoir disparu. L'espèce est absente à Maragha.

Quelques autres pièces seront mentionnées plus loin. Je ne prétends pas avoir vu tout le matériel de Pikermi (je n'ai pas vu celui conservé à Athènes), mais quelques pièces supplémentaires n'apporteraient sans doute guère plus de renseignements.

CRÂNE

Ni les dimensions ni les proportions ne diffèrent de manière évidente dans les deux espèces (Tableau I), et seule la comparaison détaillée permet de les distinguer avec certitude. La taille est intermédiaire entre celles des deux espèces africaines actuelles (*Ceratotherium simum* et *Diceros bicornis*).

Nasal. — Le septum nasal ne marque aucune tendance à l'ossification. Chez *D. pikermiensis* les nasaux sont en moyenne moins robustes, moins arrondis en avant en vue dorsale, moins busqués en vue latérale, mais même chez *C. neumayri*, ils ne paraissent jamais tronqués comme chez *C. simum*. Dans les espèces actuelles, les variations de forme des nasaux (accentuation de leur robustesse, des rugosités...) dépendent pour une large part de l'âge des individus et la même évolution ontogénique se

TABLEAU I. — Mensurations crâniennes. Les n° sont tirés de Guérin, 1980, fig. 4 et tabl. I. Cranial measurements. Their numbers are taken from Guérin, 1980, fig. 4 and table I.

	<i>Ceratotherium neumayri</i>										<i>Diceros bicornis</i>		<i>Dicerorhinus pikermiensis</i> - Pikermi							<i>D. sumatrensis</i>									
	MNHNP A	Pikermi	MNHNP C	MNHNP D	Pikermi	NHMW type	Maragha	NHMB	Sarnos	SMNS A	SMNS B	Sarnos	SMNS B	Sarnos	550?	563	708	(moyennes Guérin, 1980)	<i>C. sium</i>	MNHNP B	BM (NH)	M 10141	M 10143	M 10144	M10145	Moulage type	IPW	523	
1 L condylo-prémaxillaire	—	—	—	—	—	—	—	690	+610	550?	563	708	660	—	—	—	—	—	—	565+	M 10141	M 10143	M 10144	M10145	580	—	—	523	
2 L condylo-nasale	—	—	—	—	—	—	700	—	—	—	584	742	660	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	615	—	—	540	
3 L occipito-nasale	—	650	670	+660	610	+560	567	797	700—	650	620+	660	620	—	—	—	—	—	—	700—	650	620+	660	620	—	—	—	524	
4 L échanerure nasale	—	150	160	155	115	135	122	148	175	175	165	160	+150	—	—	—	—	—	—	175	175	165	160	+150	—	—	—	155	
Crête occ.-bord ant. orbite	470	420	420	—	+480	370	+350	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	400—	370	—	355	375	370	370	—	—	—
9 L échaner. nasale-orbite	—	150	140	145	190	180	130	125	182	165	140	155	150	155	130	—	—	—	—	165	140	155	150	155	130	—	—	114	
13 L condyle — M ³	340	+345	290	—	360	290	280?	286	374	310	—	—	—	—	—	—	—	—	—	310	—	—	—	—	295	295	224		
15 largeur crête occipitale	230	—	—	—	225	2×90+	+190	186	224	210	170	—	—	—	—	—	—	—	—	210	170	—	—	—	150+	130+	+150	131	
16 largeur bi-post-tymp.	240	—	—	—	240	2×125	180	230	257	275	240	210	235	220	195+	190+	—	—	—	275	240	210	235	220	195+	190+	194		
23 H face occipitale	—	—	+160	—	143	—	—	152	169	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+150	155	150	123		

retrouve sur la série de *D. pikermiensis* au BM (NH). Le dimorphisme sexuel n'a clairement été mis en évidence que chez *C. simum* (Heller, 1913, tabl. p. 28), mais il demeure faible (de l'ordre de 15 %), et la différence est insuffisante pour préciser à coup sûr le sexe d'un rhinocéros fossile. Les nasaux les plus robustes sont ceux du crâne M 10145, qu'on peut, sous réserves, rapporter à un mâle.

Le fond de l'échancrure nasale est plus postérieur chez *C. neumayri* (il est situé en moyenne, au-dessus de l'avant de P3/) que chez *D. pikermiensis* (en moyenne, au-dessus de l'arrière de P2/). On retrouve la même différence pour le foramen sous-orbitaire (au-dessus de P3/ ou de l'intervalle P3/-P4/ chez *D. pikermiensis*, au-dessus de P4/ ou de l'intervalle P4/-M1/ chez *C. neumayri*).

Frontal. — Il semble exister toujours une deuxième corne, frontale. Son emplacement est généralement marqué par une bosse petite mais bien nette chez *D. pikermiensis*, une zone surélevée moins bien délimitée chez *C. neumayri*, mais la déformation de toutes les pièces empêche de voir là une différence constante.

Pariétal. — Les crêtes pariétales n'entrent jamais en contact l'une avec l'autre ; leur éloignement semble même croître avec l'âge (comme chez *D. sumatrensis* au moins parmi les formes actuelles : Guérin, 1980, tabl. 36).

Prémaxillaires. — Aucun crâne de *C. neumayri* de Pikermi n'est bien conservé dans cette région, mais les prémaxillaires sont entiers sur le crâne de Samos à Bâle, ainsi que sur le crâne M 10141 de *D. pikermiensis* à Londres (pl. II, fig. A et B). Ils ne présentent aucune trace d'alvéole de dent frontale, et les incisives étaient probablement toujours absentes ou vestigiales dans les deux espèces. Les prémaxillaires ne sont cependant jamais aussi réduits que chez *Diceros bicornis*. La partie horizontale des maxillaires semble plus courte en avant des jugales chez *C. neumayri* que chez *D. pikermiensis*.

Orbite. — Son bord antérieur est parfois un peu plus reculé chez *C. neumayri* (niveau de l'arrière de M2/ ou même de M2/-M3/, au lieu de M2/ chez *D. pikermiensis*) mais la différence est bien faible. *C. neumayri* possède toujours un tubercule supraorbitaire, réduit ou absent chez *D. pikermiensis*, chez qui on observe en revanche un vestige de tubercule au départ de la crête pariétale, marquant la limite postérieure de l'orbite.

Une des différences les plus nettes se situe au niveau du bord inférieur de l'orbite : comme l'a noté Heissig (1981), les Rhinocéros africains (Dicerotini) sont caractérisés par l'inclinaison vers le bas du plancher de l'orbite (extrémité antérieure de l'arcade zygomatique) alors que toutes les autres formes actuelles ont une orbite bien délimitée inférieurement. *C. neumayri* appartient clairement au premier type, *D. pikermiensis* au second. Cette différence est indépendante de l'âge, les jeunes étant semblables aux adultes (d'après deux spécimens de Pikermi au MNHNP et 1911-V-45 de Samos au NHMW pour *C. neumayri* et A 4672 de Pikermi au NHMW pour *D. pikermiensis*).

Ces quelques crânes juvéniles permettent de mettre en évidence un contact entre le nasal et le lacrymal chez *D. pikermiensis*, et la disjonction de ces os chez *C. neumayri*, chez qui on observe soit un contact maxillo-frontal, soit un contact en pointe entre ces quatre os (fig. 1). Groves (1983) a décrit la même différence entre les rhinocéros asiatiques (*Rhinoceros* et *D. sumatrensis*) et les africains.

L'orbite est aussi située beaucoup plus haut chez *D. pikermiensis* : son bord supérieur atteint presque le niveau du frontal (la fig. 14 de Wagner, 1857, est très incorrecte sur ce point, comme le montrent les moulages). Chez *C. neumayri*, l'orbite est toujours beaucoup plus basse. On retrouve la même différence entre *D. sumatrensis* et les Dicerotini actuels, respectivement.

Tous ces caractères concernant l'orbite sont probablement liés, et permettent de rattacher sans ambiguïté *C. neumayri* aux types africains, dont *D. pikermiensis* se distingue nettement.

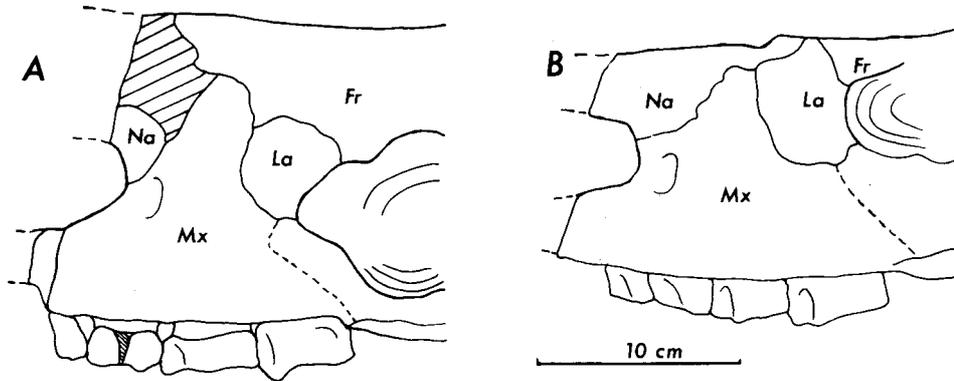


FIG. 1. — Relations topographiques entre les os de la région anteorbitaire. A : *Ceratotherium neumayri*, Pikermi, MNHNP sans n°. B : *Dicerorhinus pikermiensis*, Pikermi, NHMW n° A 4672. Fr : Frontal ; La : lacrymal ; Mx : maxillaire ; Na : nasal.

FIG. 1. — Topographic relationships between the bones of anteorbital area. A. *Ceratotherium neumayri*, Pikermi, MNHNP no No. B. *Dicerorhinus pikermiensis*, Pikermi, NHMW No A 4672. Fr : Frontal ; La : lachrymal ; Mx : maxilla ; Na : nasal.

Occipital. — La crête occipitale est toujours bien développée vers l'arrière, et tend à surplomber les condyles : l'angle pariéto-occipital est donc toujours plus aigu que chez *Rhinoceros* (rhinocéros unicornes d'Asie). Le contour de la face occipitale, en revanche, est assez différent dans les deux espèces (fig. 2). Chez *D. pikermiensis*, les apophyses post-tympaniques s'étendent latéralement, et dépassent très largement vers l'extérieur les apophyses postglenoïdes. Leur orientation étant presque transversale, comme dans les formes asiatiques actuelles, l'occipital est élargi à leur niveau, la crête occipitale demeurant nettement plus étroite : la face occipitale du crâne est donc trapézoïdale, avec une légère constriction à mi-hauteur. Les fosses pour le ligament nuchal, toujours bien marquées, restent très éloignées du *foramen magnum*. Chez *D. neumayri* comme chez les Dicerotini actuels, l'occipital est plus bas, les apophyses post-tympaniques sont moins élargies et surtout, elles se reploient vers l'avant au lieu de s'étendre transversalement. L'arrière-crâne est presque aussi large au niveau de la crête occipitale qu'à la base : la face occipitale s'inscrit à peu près dans un carré. La distance qui sépare le *foramen magnum* des fosses pour le ligament nuchal est plus faible que chez *D. pikermiensis*. Aucun spécimen n'est, hélas, assez bien conservé en surface pour qu'on puisse délimiter les zones d'insertions musculaires.

Base du crâne. — La position du bord antérieur des choanes est fort variable dans les deux espèces de Pikermi et ne fournit pas de critère distinctif. En revanche, on retrouve dans la forme du bord postérieur des apophyses ptérygoïdes une différence déjà notée par Grovès (1983) dans les formes actuelles. Chez *D. pikermiensis*, ce bord est parfois très redressé (IPUW n° 375 ; BM (NH) M 10141 : pl. II, fig. B), ce que je n'ai jamais observé chez *C. neumayri* : dans cette espèce les ailes ptérygoïdiennes atteignent, en général, le niveau des cavités glénoïdes.

Les trous ovale et déchiré semblent habituellement parfaitement fusionnés, mais il existe une ébauche de séparation dans un cas au moins de chaque espèce (crâne A au MNHNP, n° 375 au IPUW).

La base de l'arrière-crâne diffère surtout par ses proportions : plutôt large et courte chez *D.*

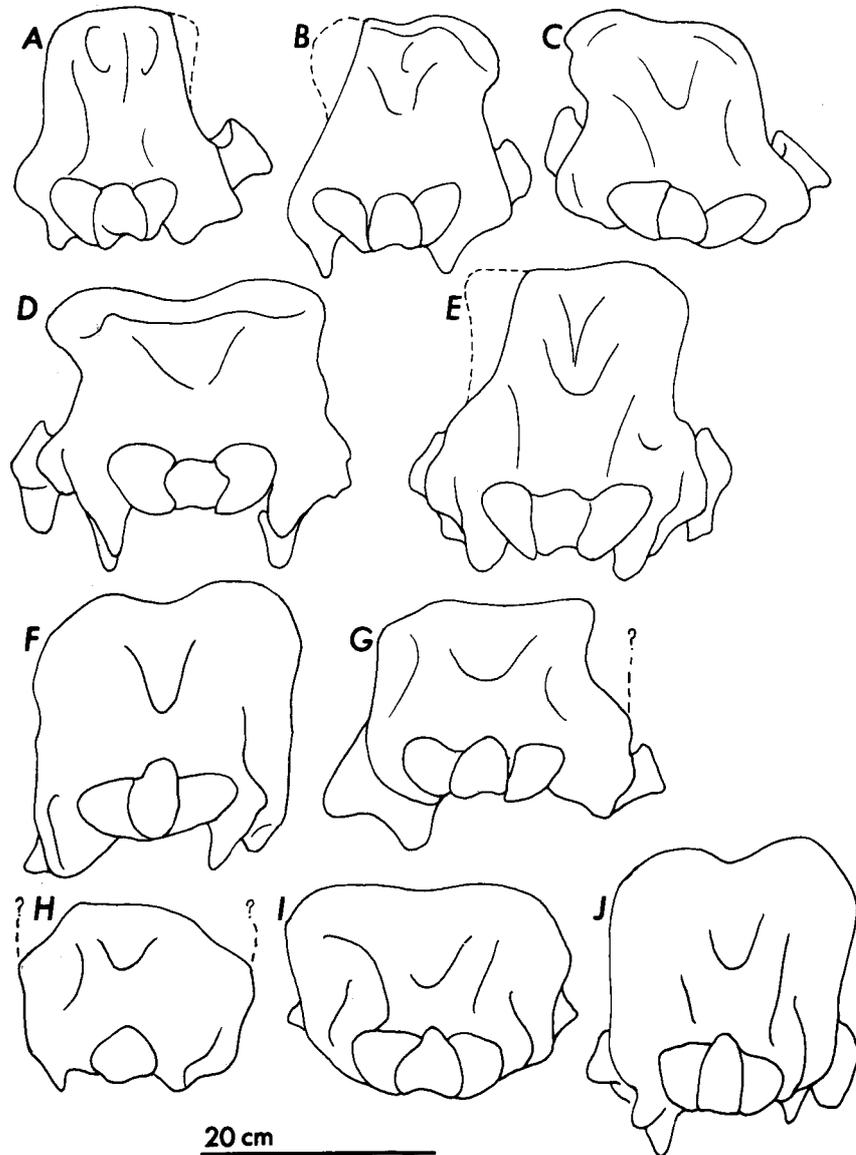


FIG. 2. — Contour de la région occipitale. A-E : *Dicerorhinus pikermiensis*, Pikermi ; F-J : *Ceratotherium neumayri*. A : type (moulage). B : IPUW n° 375. C : BM (NH) M 10145. D : MNHNP sans n° (crâne B). E : BM (NH) M 10141. F : NHMB, sans n°, Samos. G : SMNS, sans n° (crâne A), Samos. H : SMNS, sans n° (crâne B), Samos. I : MNHNP, sans n° (crâne A), Pikermi. J : MNHNP, sans n° (crâne C), Pikermi.

FIG. 2. — Outline of the occipital region. A-E : *Dicerorhinus pikermiensis*, Pikermi ; F-J : *Ceratotherium neumayri*. A : type (cast). B : IPUW No 375. C : BM (NH) M 10145. D : MNHNP, no No (skull B). E : BM (NH) M 10141. F : NHMB, no No, Samos. G : SMNS, no No (skull A), Samos. H : SMNS, no No (skull B), Samos. I : MNHNP, no No (skull A), Pikermi. J : MNHNP, no No (skull C), Pikermi.

pikermiensis (pl. I, fig. A), plutôt étroite et longue chez *C. neumayri* (pl. I, fig. B). Les déformations fréquentes empêchent de quantifier cette différence, qui se manifeste aussi par des caractères qualitatifs. Comme déjà mentionné, l'apophyse post-tympanique s'étire vers l'avant chez *C. neumayri* ; elle n'atteint qu'à peine l'apophyse postglenoïde, qu'elle recouvre cependant toujours un peu en vue latérale. Chez *D. pikermiensis*, l'apophyse paroccipitale est plus proche de la postglenoïde, de sorte que cette dernière entre plus largement en contact avec l'apophyse post-tympanique. Il n'y a cependant jamais de fusion subaurale complète comme chez *Rhinoceros*, la limite entre ces deux apophyses demeurant toujours visible.

Mandibule. — Deux seulement sont associées à un crâne : celle du type de *C. neumayri* et celle du crâne C au MNHNP, qui appartient à la même espèce. Le bord inférieur de l'os est fortement convexe, la portion prédentaire est courte et dépourvue d'incisives. Par contraste, la mandibule figurée par Gaudry (1862-67, pl. XXVIII, fig. 1), rapportée à *D. orientalis* par Ringström en 1924, possède un bord inférieur moins convexe, la portion prédentaire est plus longue et porte encore des incisives vestigiales. Une mandibule très semblable appartient à la collection Woodward au BM (NH) (n° M 10150) ; il faut sans doute aussi la rattacher à *D. pikermiensis*. Les mandibules des deux espèces semblent donc pouvoir être distinguées par le degré de réduction de la portion prédentaire, mais il n'est pas certain que la distinction soit toujours aussi aisée, et que la présence éventuelle d'incisives constitue un critère absolu.

DENTURE

Les séries dentaires supérieures sont de dimensions voisines dans les deux espèces, *C. neumayri* étant en général un peu plus grand.

Morphologiquement, les deux espèces se distinguent assez bien à condition de disposer de séries dentaires bien conservées. Chez *D. pikermiensis*, le pilier du paracône est toujours bien marqué sur toutes les dents, et les prémolaires possèdent de plus un net pilier du métacône. Le profil de la muraille externe est un peu plus variable chez *C. neumayri* ; il est souvent beaucoup plus aplati, mais même quand il est ondulé, on ne peut pas distinguer, sur les prémolaires au moins, de piliers aussi bien délimités. Les formations accessoires (crochet et crista) sont un peu mieux développées chez *C. neumayri*, et il existe parfois, dans cette espèce seulement, une médifossette fermée. Le pseudo-

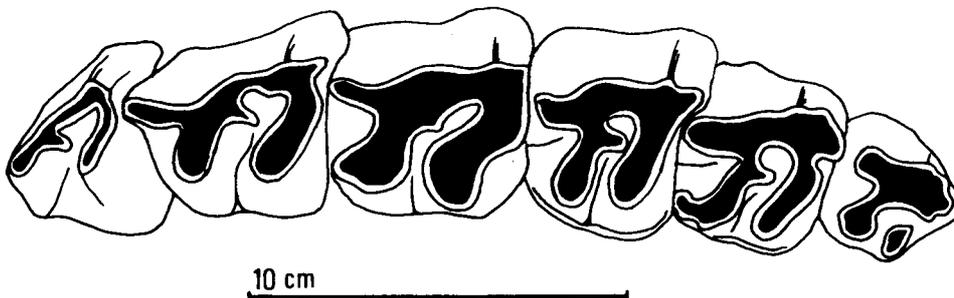


FIG. 3. — *Ceratotherium neumayri*, série dentaire supérieure, SMNS, crâne B, Samos.

FIG. 3. — *Ceratotherium neumayri*, upper tooth-row, SMNS, skull B, Samos.

TABLEAU II. — Longueurs occlusales des séries dentaires supérieures.

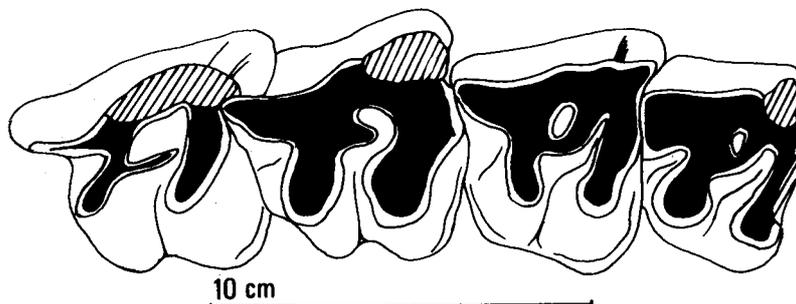
<i>C. neumayri</i>	P ² -P ⁴	M ¹ -M ³	P ² -M ³	Indice Pm ¹ /M
Maragha (type)	132	154	274	86
Pikermi crâne C (très usées)			250	
Samos NHMB	126	152	272	83
SMNS crâne B (fig. 3)	117	134	247	87
<i>D. pikermiensis</i>				
Pikermi BM (NH) M 10141 (pl. II, fig. C)	111	134	240	83
10142	111	134	241	83
10144	113	135	240	84
MNHNP sans n°			# 255	

antécrochet, donné par Osborn (1900) comme diagnostique de « *Atelodus* » *neumayri* n'est qu'une particularité individuelle, d'ailleurs limitée à quelques dents gauches et à la M3/ droite.

La principale différence entre les deux espèces tient au degré d'isolement des tubercules internes par rapport au reste de la couronne. Sur les molaires de *D. pikermiensis*, deux sillons, antérieur et postérieur, tendent à isoler le protocône du reste du protolophe, qui forme alors une ébauche d'antécrochet. Les molaires de *C. neumayri* ont un cachet nettement plus moderne : il n'existe jamais de sillon postérieur limitant lingualement l'antécrochet.

Sur P2/, le protocône reste toujours tardivement isolé de l'ectolophe. Sur P3/ et P4/ c'est l'hypocône qui tend à rester individualisé. Chez *D. pikermiensis*, le pont qui le relie à l'ectolophe demeure toujours très étroit, alors que le métalophe ne présente parfois qu'une légère constriction chez *C. neumayri*. La jonction entre les tubercules internes est toujours précoce chez *D. pikermiensis*, et la vallée médiane est donc rapidement fermée. La réunion de ces tubercules est généralement plus basse chez *C. neumayri*, mais on note des exceptions (crâne D de Pikermi au MNHNP : fig. 4 ; crâne de Samos au NHMB). L'ouverture de la vallée médiane va clairement de pair avec le développement du cingulum, qui ceinture la face linguale des prémolaires chez *C. neumayri*, avec les deux mêmes exceptions.

Quant aux jugales inférieures, vu la rareté des critères distinctifs qui leur sont applicables, et surtout compte-tenu des incertitudes sur la détermination de la plupart des mandibules, il n'a pas semblé possible d'y relever des particularités constantes.

FIG. 4. — *Ceratotherium neumayri*, série dentaire supérieure P³-M², MNHNP, crâne D, Pikermi.FIG. 4. — *Ceratotherium neumayri*, upper tooth-row P³-M², MNHNP, skull D, Pikermi.

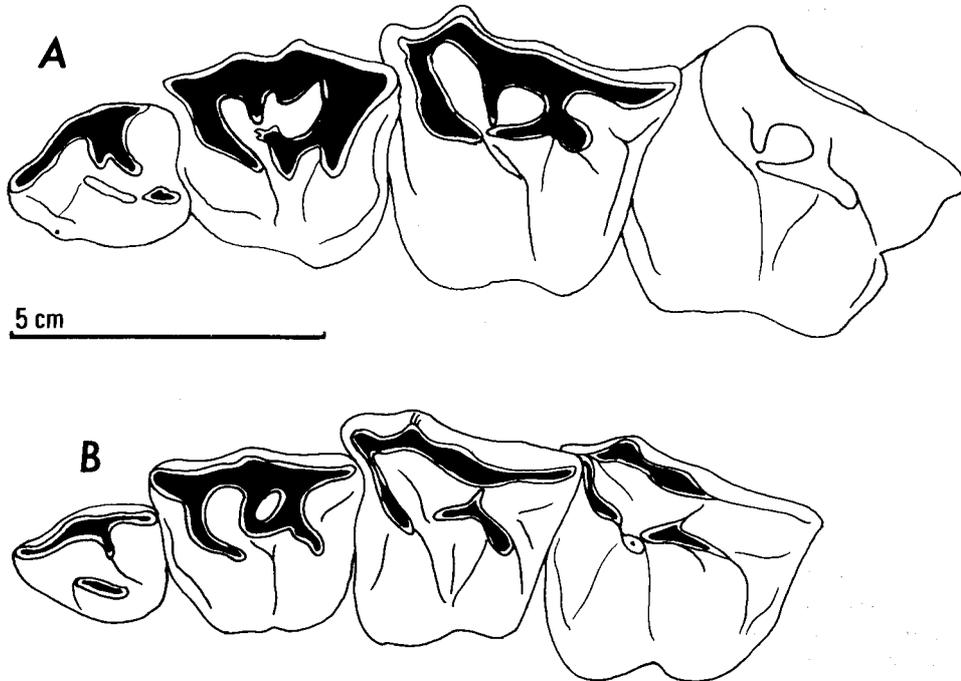


FIG. 5. — Séries dentaires supérieures DP¹-DP⁴. A : *Ceratotherium neumayri*, MNHNP, sans n°, Pikermi. B : *Dicerorhinus pikermiensis*, MNHNP, sans n°, Pikermi.

FIG. 5. — Upper tooth-rows DP¹-DP⁴. A : *Ceratotherium neumayri*, MNHNP, no No, Pikermi. B : *Dicerorhinus pikermiensis*, MNHNP, no N°, Pikermi.

Les différences portant sur les jugales supérieures de lait rappellent celles observées sur les définitives. Les déterminations, établies à partir de restes crâniens, sont confirmées par le fait qu'à Maragha, gisement où *D. pikermiensis* est inconnu, toutes les dents déciduales de Rhinocerotinae sont de type *C. neumayri*.

La taille est en moyenne un peu supérieure chez *C. neumayri* : la longueur DP¹-DP⁴ varie à Pikermi de 139 à 154 (N = 5) au lieu de 130 à 144 (N = 5) chez *D. pikermiensis*. Dans cette espèce, le protocône de DP³/ et DP⁴/ tend à s'isoler ; il n'y a jamais de colonnette au débouché de la vallée médiane, pas plus que de crista, formation qui est en revanche constante chez *C. neumayri* (fig. 5).

Quelques autres différences sont propres aux dents de lait. DP³/ et DP⁴/ sont plus allongées chez *C. neumayri* : elles sont toujours plus longues que larges (et parfois beaucoup plus), alors que ces dimensions sont voisines dans l'autre espèce : la largeur peut même y dépasser la longueur, comme sur une P³/ de Samos au NHMW qui mesure L = 42 et l = 46. La variabilité intraspécifique de DP¹/ est moindre qu'on ne pourrait l'attendre de cette dent. Chez *C. neumayri* le protolophe est long, oblique vers l'arrière et l'intérieur, et il atteint l'angle disto-lingual de la dent, alors que le métalophe est très réduit. La DP¹/ de *D. pikermiensis* ressemble davantage à une P²/, avec un métalophe bien développé et un protocône isolé. Il existe néanmoins des cas intermédiaires, comme sur les deux maxillaires M 10147 et M 10148 du BM (NH).

Enfin, DP2/ diffère surtout, et le plus souvent de manière très nette, par l'orientation du métalophe, oblique et à peu près parallèle au protocone chez *D. pikermiensis*, transversal chez *C. neumayri* chez qui il émerge de l'ectolophe très en arrière, d'où absence ou forte réduction de la postfossette.

Certaines de ces différences avaient déjà été relevées par Arambourg (1959 : 73 ; la légende de sa fig. 33 est inversée) qui avait aussi correctement noté, à la suite de Ringström, que le maxillaire figuré par Gaudry (1862-67, pl. XXVI, fig. 1) appartenait à *D. « orientalis »*.

On connaît malheureusement aucune mandibule juvénile associée à des dents supérieures. La variation porte surtout sur le lobe postérieur de DP/2 (ouvert ou fermé) et sur le troisième lobe, antérieur, de DP/3 (présent ou absent) mais tous les intermédiaires et toutes les combinaisons existent. Il semble que la morphologie primitive (DP/3 avec troisième lobe) qu'on trouve de nos jours chez les rhinocéros asiatiques, se rencontre au moins parfois chez *C. neumayri* mais la variation individuelle recouvre peut-être largement la variation interspécifique.

SQUELETTE POSTCRÂNIEN

A Pikermi aussi bien que dans les gisements d'âges voisins, les pièces en connexion sont rares. Comme les deux espèces considérées sont à peine différentes par leurs dimensions et proportions, ce n'est que par recoupements que les os des deux types parfois distingués peuvent être attribués à l'une ou à l'autre. Je pense néanmoins que dans la majorité des cas la détermination d'un os isolé est impossible. Je limiterai les comparaisons à Pikermi (seul gisement où le matériel soit suffisamment abondant pour que la part de la variation individuelle puisse être appréciée) et aux os sur lesquels j'ai pu mettre en évidence soit des critères distinctifs, soit des particularités notables.

Humérus. — Gaudry (1862-67) avait noté la coexistence à Pikermi de deux types d'humérus, mais le trochiter n'est jamais aussi saillant que chez *D. sumatrensis*.

Radio-ulna. — On observe d'importantes différences de proportions, sans influence sur la morphologie. Il existe toujours sur l'ulna une surface articulaire pour le semi-lunaire. Radius et ulna sont parfois étroitement soudés.

Carpe. — Hormis la présence constante d'une surface pour l'ulna sur le semi-lunaire, le carpe ne présente aucun caractère remarquable. Harrisson & Manning (1983) ont montré que cette région était extrêmement variable chez *Teleoceras*.

Métacarpiens. — Il est relativement facile de trier en deux lots les Mc II, bien que les dimensions et proportions soient presque identiques dans les deux espèces. Dans les Mc II d'un premier type, la surface articulaire pour le magnum est courte et à peu près rectangulaire. Dans le deuxième type, elle est plus longue et arquée. La facette pour le trapèze est constante dans le type I, inconstante dans le type II. La tubérosité proximale de la face palmaire (insertion du m. *Flexor carpi radialis*) est nettement plus forte et allongée dans le type I ; il en est de même de celle du bord latéral. La diaphyse est un peu moins aplatie dans le type I et porte une longue crête sur sa face palmaire. Les ressemblances des Mc II des types I et II avec *D. sumatrensis* et *Diceros bicornis*, respectivement, m'incitent à rattacher le premier à *D. pikermiensis*, le second à *C. neumayri*.

Au MNHNP il existe deux mains de rhinocéros de Pikermi avec les métapodes en connexion : l'un des Mc II est de type I (*D. pikermiensis* ?), l'autre de type II (*C. neumayri* ?) mais les autres

métacarpiens ne diffèrent que par la robustesse à peine supérieure dans le second type, et un Mc IV légèrement plus court dans le premier. L'examen de plusieurs dizaines de spécimens de Mc III et IV dans les diverses collections m'a confirmé l'impossibilité de distinguer deux types parmi ces os.

Fémur. — Sur cet os peu caractéristique, le seul point notable est la relative faiblesse du troisième trochanter (sur une dizaine de spécimens).

Tibia. — Il tend à fusionner avec la fibula sur les spécimens les plus robustes, ou les plus âgés. Dans les deux seuls cas où ce caractère soit observable, l'extrémité proximale de la fibula n'atteint pas le niveau du plateau tibial, mais ce caractère n'est pas propre, chez les actuels, aux rhinocéros asiatiques (*contra* Groves, 1983).

Astragale. — Plus que sur la disposition des facettes articulaires de la face plantaire, qui sont parfois confluentes, la variation porte sur l'orientation de l'axe de la trochlée par rapport à la face distale, sur l'angulation plus ou moins nette de sa lèvre latérale, sur le degré de saillie du tubercule disto-médial. La corrélation entre ces divers caractères est malheureusement trop faible pour qu'on puisse distinguer deux types bien tranchés. La lèvre latérale n'est jamais aussi anguleuse que chez *D. sumatrensis*, et la surface distale est toujours nettement plus large que dans cette espèce. C'est de celui de *C. simum* que tous les astragales de Pikermi (plusieurs dizaines de spécimens) se rapprochent le plus, mais le poids de l'animal n'est sans doute pas étranger à la morphologie de cet os.

Calcaneum. — Sur cet os non plus, je n'ai pas réussi à distinguer deux types. Le bord plantaire est légèrement concave, le sustentaculum un peu dirigé vers le bas en vue plantaire. La facette pour le tibia est fréquente, celle pour la fibula rare. La facette proximale ne présente jamais la très forte convexité qui caractérise *D. sumatrensis* parmi les Rhinocéros actuels.

Naviculaire. — Je n'en ai retrouvé que 3 spécimens. La surface articulaire postéro-latérale est continue, comme chez *Rhinoceros* (Guérin, 1980) et certains *D. sumatrensis*.

Cuboïde et cunéiforme externe. — Ce sont, avec le Mc II, les os sur lesquels la distinction des deux types est la plus nette. Le premier type, très semblable à *D. sumatrensis*, est le seul représenté dans la collection A.S. Woodward au BM (NH). Je le rapporte à *D. pikermiensis*. Le second type, un peu plus gros, ressemble bien davantage aux formes africaines. Je le rapporte à *C. neumayri*.

Chez *D. pikermiensis*, le cuboïde est au moins aussi large que haut sur sa face antérieure, qui est quadrangulaire. Sur la face distale de cet os, la facette pour le Mt IV se prolonge en arrière et tend à combler la coulisse transversale pour le tendon du muscle long péronier. La tubérosité plantaire est modérément développée.

Chez *C. neumayri*, la face antérieure du cuboïde est trapézoïdale : le côté externe est nettement plus haut que l'interne et que la largeur. La surface pour le Mt IV ne s'étend pas vers l'arrière, la coulisse pour le tendon du m. long péronier est large, de même que la tubérosité plantaire.

Aussi surprenante qu'incontestable, car établie à partir de pieds en connexion, est la différence de proportions inverse qu'on trouve sur le cunéiforme externe, plus haut en absolu, et relativement au cuboïde, chez *D. pikermiensis* que chez *C. neumayri*. Les mêmes différences de hauteur se retrouvent entre *D. sumatrensis* (cuboïde bas, cunéiforme haut) et les formes africaines actuelles (cuboïde haut, cunéiforme bas) : tableau III (aussi Guérin, 1980, tabl. 26 et 28).

Notons que des deux paires de carpiens associés au BM (NH), seule celle qui correspond à *D. pikermiensis* (M 11317) appartient à la collection Woodward.

TABLEAU III. — Dimensions des tarsiens

<i>Cuboïde</i>	<i>D. pikermiensis</i>				<i>D. sumatr.</i>		<i>C. neumayri</i>				<i>Diceros bicornis</i>			
H. ant.	42	42	40	39	42	35	38	49	50	48	45	54	40	36
DT ant.	50	41	45	46	48	39	43	41	45	43	41	46	38	34
H post. (vertic.)	59	63	53	53	57	47	55	66	72	72	73	75	59	53
<i>Cuneif. externe</i>	BM	MNHNP						MNHNP				BM		
H. ant.	30	27	30	28		25	26	21	21	21		26	22	19
DT max.	—	51	55	54		39	48	59	58	59		59	46	43

Enfin, les proportions des segments des membres ne semblent pas différer de manière significative de celles calculées par Guérin (1980, tabl. 34) chez les actuels, mais l'impossibilité de distinguer les deux espèces enlèverait évidemment tout intérêt à un calcul précis. Les longueurs entre articulations des os longs de Pikermi sont les suivantes (d'après 5 à 12 spécimens de chaque os, sauf pour le tibia) : Humérus : 375-420 ; Radio-ulna : 335-395 ; Mc III : 172-190 ; Fémur : 475-520 ; Tibia : 390 et 395 ; Mt III : 164-185.

D. pikermiensis et *C. neumayri* sont donc des espèces de taille et de proportions voisines. La formule dentaire, l'hypsodontie, le port de tête, étaient aussi très semblables. Les différences dans l'écologie (spécialement le régime alimentaire) des deux espèces actuelles de *Rhinoceros*, dont la morphologie crânienne est pourtant presque identique, interdisent néanmoins d'en déduire que les deux espèces de Pikermi étaient réellement concurrentes. Il est probable en tout cas qu'il ne s'agissait pas de stricts brouteurs d'herbe, la spécialisation dentaire la plus nette (tendance à l'orientation antéro-postérieure de tous les lophes) de ceux-ci (*R. unicornis*, *C. simum*, *Sinotherium*...) étant absente ici.

De plus si les deux espèces coexistent dans les gisements de Pikermi et de Samos, il n'est même pas certain qu'elles aient réellement partagé les mêmes biotopes. Le fait que dans la collection A.S. Woodward au BM (NH) seul *D. pikermiensis* semble être représenté suggère des distributions spatiales un tant soit peu disjointes, la collection Woodward provenant sans doute de points fossilifères distincts de ceux exploités par Gaudry, ce que son bref compte-rendu (Woodward, 1901) ne précise pas. Parmi les formes actuelles, on sait (Guggisberg, 1966) que deux espèces phylétiquement proches (*C. simum* et *Diceros bicornis*) peuvent cohabiter, mais leurs exigences alimentaires sont différentes.

Quant à l'évolution intraspécifique et à la différenciation géographique, elles ne semblent pas pouvoir être mises en évidence dans aucune des deux espèces, sur la base des matériaux actuellement disponibles. La raison essentielle en est sans doute que *D. pikermiensis* n'est bien connu que dans le gisement-type, Pikermi, *C. neumayri* étant en revanche surtout connu à Samos.

Selon Thenius (1955), le « *D. pachygnathus* » de Samos et Maragha appartient à une sous-espèce différente de celle de Pikermi, mais les traits distinctifs invoqués ne sont pas convaincants. Ni les dimensions du crâne (tableau I) et des dents (tableau II), ni l'hypsodontie, ni la forme de l'arrière-crâne, ni la position des choanes ne diffèrent de manière constante. Les os des membres de Samos sont en moyenne un peu plus grands que ceux de Pikermi, mais leur détermination spécifique est incertaine.

RELATIONS PHYLÉTIQUES DE *D. PIKERMIENSIS*

De nombreuses espèces de rhinocéros fossiles ont été rattachées à *Dicerorhinus*, genre dont l'actuel *D. sumatrensis* est l'espèce-type. Toutes celles qui sont antérieures au Miocène moyen sont dépourvues de corne nasale (et probablement aussi frontale) et ni leur crâne, ni leur dentition ne diffèrent de ceux des Acérathères (Ginsburg *et al.*, 1981) ; la réduction à 3 du nombre de doigts de la main (Roman, 1924) n'a peut-être pas l'importance qu'on lui a parfois attribuée, et ne permet de toute façon pas de rapprocher plus spécialement ces espèces de *Dicerorhinus*.

Ce n'est qu'à partir du Miocène moyen qu'on voit apparaître de manière indubitable les premiers rhinocéros pourvus de deux cornes, nasale et frontale ; on peut tous les inclure dans les Rhinocerotinae. A Sansan, *D. sansaniensis*, pour lequel Ginsburg (1974) a créé le genre *Lartetotherium*, est connu par un crâne malheureusement déformé. Un crâne de Sandelzhausen, dépourvu de corne frontale et à l'échancrure nasale plus antérieure, a été décrit sous le même nom par Heissig (1972). *D. leakeyi* Hooijer, 1966, de Fort Ternan, que Groves (1983) a rapproché de *Lartetotherium*, est un peu plus récent.

Au Miocène supérieur, *D. primaevus* du Vallésien d'Algérie, est probablement le plus ancien Dicerotini (Geraads, 1986) mais son crâne n'est que partiellement connu.

D. schleiermachi, défini par Kaup (1832) à Eppelsheim, fait figure d'espèce classique. Citée dans de très nombreux gisements, en général sur la base de matériaux très fragmentaires, elle a de plus souvent été confondue avec *D. pikermiensis*, confusion que la similitude des dents jugales rend compréhensible, mais le matériel réellement déterminable est limité. La pièce principale, mal figurée par Kaup (1834, pl. X, fig. 1, 1a) est un crâne déformé et mal remonté, mais sur lequel presque tous les caractères intéressants sont observables (HLMD, n° Din 1932). Eppelsheim a livré aussi de nombreuses dents isolées et fragments de séries dentaires, mais peu d'os des membres. Un très beau maxillaire avec les deux rangées dentaires provient d'Esselborn (HLMD, n° Ess 1914).

D. ringstroemi Arambourg, 1959, du Miocène supérieur de Chine, brièvement décrit par Ringström (1924) sous le nom de *D. orientalis*, est surtout connu par des séries dentaires lactéales et un crâne incomplet dont Ringström (1924, fig. 1-2) n'a donné que des schémas.

Enfin, les espèces du Pliocène et du Pléistocène eurasiatiques, pour lesquelles Kretzoi (1942) a créé le genre *Stephanorhinus* (= *Brandtorhinus* Guérin ; les deux genres sont fondés sur *D. etruscus*) constituent un ensemble paraphylétique, puisque *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach) en est exclu par tous les auteurs. En réalité, *Coelodonta* Bronn, 1831, est le nom utilisable pour tout ce groupe monophylétique défini par la perte de la denture antérieure, le recul de l'échancrure nasale, la fusion subaurale, etc. Une discussion détaillée de ce genre sort évidemment du cadre de cet article.

Quant aux espèces qui ne sont connues que par des restes dentaires (tel *D. steinheimensis*) elles ne peuvent être utilement discutées, les quelques caractères observables étant probablement encore plus sujets à évolution parallèle que les caractères crâniens.

Comme il semble bien que tout groupe monophylétique incluant les formes citées ci-dessus doive aussi comprendre les Dicerotini, la comparaison extra-groupe doit s'appliquer aux Acérathères *s.l.*, et surtout aux Rhinocerotidae primitifs de l'Oligocène américain (*Trigonias*, *Subhyracodon*... : Scott et Jepsen, 1941). Elle suggère pour les Rhinocerotinae les conditions primitives suivantes :

- 1) bord postérieur de l'échancrure nasale situé au-dessus de P1/
- 2) bord antérieur de l'orbite situé au-dessus de M1/
- 3) contact entre le lacrymal et le nasal
- 4) crête sagittale présente
- 5) crête occipitale étroite
- 6) base du crâne longue
- 7) absence de fusion subaurale
- 8) orbite bien circonscrite
- 9) I2/ et I1/ persistantes. I1/ et I2/ bien développées
- 10) P1/ présente
- 11) vallée médiane des prémolaires fermée lingualement
- 12) protolophe des molaires un peu pincé
- 13) face externe des jugales supérieures modérément sinueuse
- 14) crochet absent ou très faible
- 15) cingulum faible.

Les états apomorphes sont les suivants :

- 1) échancrure nasale reculée ou très reculée
- 2) bord antérieur de l'orbite plus postérieur que M1/
- 3) contact entre maxillaire et frontal. Ce caractère, qui n'est observable que chez le jeune, est sans doute propre aux Dicerotini (Groves, 1983)
- 4) perte de la crête sagittale. Notons que les lignes temporales tendent à s'éloigner l'une de l'autre au cours de l'ontogénie des Rhinocéros actuels, ce qui tend à confirmer la polarité de ce caractère, lié au suivant
- 5) l'arrière-crâne est toujours plus large chez les Rhinocéros à cornes que dans les formes inermes. Chez les seuls Dicerotini, la crête occipitale est très large, et la face occipitale à peu près carrée
- 6) base du crâne courte et large. Ce caractère n'est très marqué que chez *Rhinoceros* (et les Brachyothères) ; dans tous les autres genres, y compris les Acérathères et *Chilotherium*, les proportions diffèrent peu. Tous les Dicerotini ont cependant une base du crâne un peu plus longue et étroite que les autres Rhinocerotinae, mais il est plus parcimonieux de supposer qu'il s'agit là d'une réversion

- 7) la fusion subaurale entre les apophyses post-glénoïde et post-tympanique est fréquente chez les Rhinocerotidae. Hooijer (1966) l'a signalée chez *D. leakeyi*, mais elle y est douteuse selon Groves (1983). Elle existerait aussi selon Ringström (1924) chez *D. ringstroemi*
- 8) quelques particularités de l'orbite sont propres aux Dicerotini : régression de l'apophyse postorbitaire, développement de l'apophyse supraorbitaire (Groves, 1983), bord inférieur incliné (Heissig, 1981). L'orbite est aussi dans cette tribu plus basse que dans les autres groupes, en partie en raison du développement d'une forte corne frontale. *D. schleiermachi* est la seule espèce à posséder un rebord inférieur de l'orbite arrondi, dépourvu de crête (HLMD Din 1932, 96-1-95).
- 9) disparition de I2/ puis de I1/, des autres incisives ensuite. Des I2/ robustes sont constantes dans toutes les espèces du Miocène moyen, et on peut probablement en déduire la persistance de grandes I1/ (qui ne sont documentées que chez *D. leakeyi* et *D. schleiermachi*), car les défenses inférieures sont toujours proches l'une de l'autre, et non écartées comme chez *Chilotherium*, seul rhinocéros chez qui de fortes I2/ persistent malgré la disparition certaine des I1/
- 10) le remplacement normal de DP1/ par une P1/ n'est attesté que chez *Rhinoceros* (Guérin, 1980, pl. 1). Dans la plupart des autres cas, la DP1/ persiste jusqu'à l'âge adulte. Ce n'est que dans quelques espèces que la DP1/ tombe bien avant l'usure complète des autres dents. Chez *D. sumatrensis*, cette chute est bien antérieure à l'éruption de M3/, et même peut-être à celle de P4/ (BM (NH) 1921.2.8.1 ; 1952.4.1.2)
- 11) Heissig (1969) a clairement exposé les modalités de l'évolution des prémolaires des rhinocéros. Les tubercules internes perdent leur connexion, la vallée médiane s'ouvre et la largeur du métalophe devient à peu près uniforme. Il se produit malheureusement dans les formes herbivores récentes (*C. simum*, *Coelodonta antiquitatis*, *R. unicornis*) une évolution réverse avec retour à un état proche de la condition ancestrale : jonction des tubercules linguaux, constriction ou même interruption du métalophe
- 12) le protocône des molaires tend à se fondre dans le protolophe dans plusieurs espèces, pour la plupart d'âge géologique récent
- 13) la tendance à l'aplatissement de la face externe des molaires (régression du pilier du paracône) est nette chez les Dicerotini, et dans une moindre mesure *R. unicornis* et *D. schleiermachi*. Il s'agit manifestement là d'un caractère hautement adaptatif et donc de peu d'intérêt. Plusieurs espèces présentent un renforcement, probablement secondaire, du pilier du métacône de P3/ et P4/
- 14) crochet bien développé sur les molaires
- 15) le sens d'évolution du cingulum est incertain. Cette formation semble primitive et tendrait donc à se réduire, mais sa rareté chez les Rhinocerotinae, ainsi que la nette corrélation entre son développement et l'isolement des tubercules internes des prémolaires

res suggèrent la polarité inverse dans cette sous-famille. Il faut alors supposer que sa présence chez les Dicerotini est due à une réversion.

La distribution des caractères est la suivante (fig. 6) :

	<i>D. schleiermacheri</i>	Rhinocerotini	<i>D. sansaniensis</i>	<i>D. leakeyi</i>	<i>D. sumatrensis</i>	<i>D. pikermiensis</i>	Dicerotini	<i>D. ringstroemi</i>	<i>Coelodonta s.l.</i>
Echancrure nasale reculée	□	□	▣	□	▣	▣	▣	▣	▣
Orbite reculée	□	□	▣	▣	▣	▣	▣	▣	▣
Perte de la crête sagittale	□	■	■	■	■	■	■	■	■
Base du crâne courte	▣	■	□	○	□	▣	▣	○	▣
Fusion subaurale	□	■	□	■?	□	□	□	■	■
Perte de I ² et I ₁	□	□	□	▣	▣	■	■	■	■
Réduction de I ¹ et I ₂	□	□	□	□	▣	▣	■	■	■
Perte de P ¹	■	□	○	■	■	■	■	■	■
Perte de DP ¹	□	□	□	□	■	■	▣	□	■
Molarisation des prémolaires	□	■	□	□	■	□	▣	○	▣
Perte antecrochet sur mol.	□	▣	▣	■	■	▣	▣	▣	▣
Ectolophe des mol., aplati	▣	▣	□	▣	□	▣	■	▣	▣
Pilier du métacône sur P ³⁻⁴	▣	▣	□	□	■	■	□	○	□
Crochet sur les molaires	■	■	□	□	■	■	■	■	■
Cingulum fort	□	▣	□	□	□	□	■	○	□

FIG. 6. — Distribution des caractères apomorphes, à l'exclusion des autapomorphies, chez les Rhinocerotinae. Les colonnes intermédiaires indiquent les synapomorphies de tous les taxons situés à leur droite. ○ : caractère non observable ; □ : état primitif ; ▣ : état intermédiaire ; ■ : état dérivé. La base du crâne est secondairement allongée chez les Dicerotini.

FIG. 6. — Distribution of the apomorphic characters, excluding autapomorphies, among the Rhinocerotinae. Intermediate columns show the synapomorphies shared by all the taxa to their right. ○ : character not observable ; □ : primitive condition ; ▣ : intermediate condition ; ■ : derived condition. The cranial base is secondarily lengthened in the Dicerotini.

Le parallélisme, fréquent quelle que soit la phylogénie retenue, ne peut être exclu pour aucun de ces caractères, de sorte qu'à moins de respecter le principe de parcimonie, tout cladogramme est largement subjectif. Si on accorde la priorité au crâne et à la denture antérieure, le cladogramme de la fig. 7 est le plus vraisemblable.

Il existe au moins une trifurcation non résolue, et les premières dichotomies ne sont pas établies avec certitude. Ce sont surtout des caractères dentaires qui unissent *D. schleiermachi* aux Rhinocerotini, mais seul le réexamen de la position de formes telles que *Gaindattherium* Colbert, des Siwaliks, inclus dans les Rhinocerotini sur la seule base de l'absence présumée de corne frontale, permettrait de préciser les relations phylétiques de cette tribu. L'ensemble dont la monophylie est la mieux argumentée (à l'exception des taxons monospécifiques et des deux tribus) est celui qui contient *D. sumatrensis* et ce que le cladogramme présente comme son groupe-frère. On peut conserver le nom de *Dicerorhinus* pour cet ensemble allégé des deux groupes bien définis *Coelodonta* (y compris *D. ringstroemi*) et les Dicerotini. Le genre *Dicerorhinus*, paraphylétique, comprend alors l'espèce-type *D. sumatrensis*, et *D. pikermiensis*.

On peut par ailleurs inclure, comme l'a suggéré Groves (1983), *D. leakeyi* dans *Lartetotherium*. Quant à *D. schleiermachi*, il ne peut être rattaché à aucun des genres précédents. Groves (1983) a signalé que Brandt (1878) avait créé pour lui le nom générique de *Dihoplus*.

Dicerorhinus et *D. pikermiensis* peuvent alors être définis comme suit :

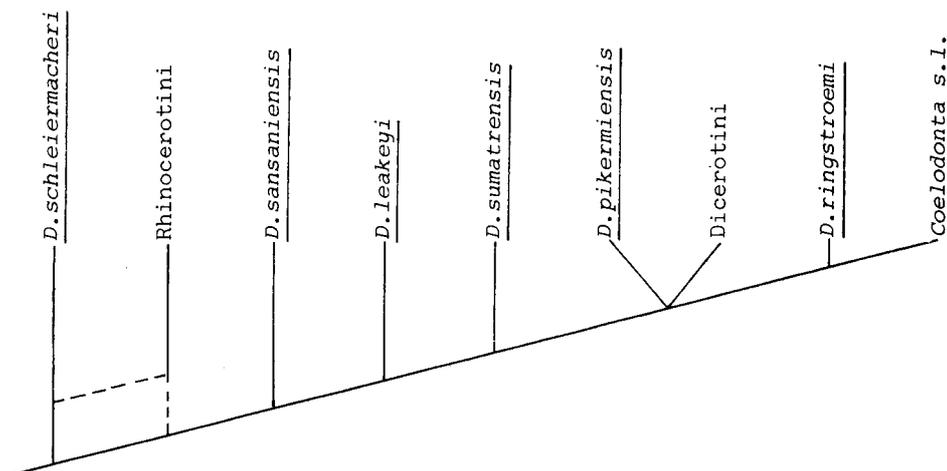


FIG. 7. — Cladogramme des Rhinocerotinae.

FIG. 7. — Cladogram of the Rhinocerotinae.

Genre DICERORHINUS Gloger, 1841

Espèce-type : **D. sumatrensis** (Fischer, 1814). Actuel

Diagnose : Crête sagittale absente. Arrière-crâne trapézoïdal. Orbites et échancrure nasale un peu reculées. I2/ et I1/1 absentes, I1/ et I2 réduites. P1/ absente, molaires avec crochet.

Tous ces caractères sont plésiomorphes pour les Dicerotini et *Coelodonta*. La présence d'un pilier du métacône bien marqué sur les prémolaires semble en revanche propre à *Dicerorhinus* dans cet ensemble.

Dicerorhinus pikermiensis (Toula, 1906)

- .1857 *Rhinoceros schleiermachi* Kaup in Wagner, pl. VI, fig. 14.
- .1862-67 *Rhinoceros schleiermachi* Kaup in Gaudry, pl. XXXII, fig. 1, 3.
- *.1906 *Rhinoceros schleiermachi pikermiensis* Toula, 34, pl. II, fig. 2.
- *.1906 *Rhinoceros schleiermachi samius* Toula, pl. II, fig. 3.
- .1914 *Rhinoceros (Dicerorhinus) pachygnatus* (sic) Wagner in Khomenko, pl. II, fig. 1.
- *?1921 *Ceratorhinus schleiermachi orientalis* Schlosser, pl. I, fig. 8.
- .1924 *Dicerorhinus orientalis* (Schlosser) in Ringström, (*pars* : p. 16-23).
- .1967 *Dicerorhinus orientalis* (Schlosser) in Melentis, fig. 14.

Type : Crâne figuré par Wagner (1857, pl. VI, fig. 14) ; la rangée dentaire a été figurée par Toula (1906, pl. II, fig. 2). Ce crâne est aujourd'hui perdu, mais il en subsiste de médiocres moulages. La désignation d'un néotype serait injustifiée.

Diagnose : *Dicerorhinus* de grande taille. Orbites et échancrure nasale plus reculées que dans l'espèce-type. Base de l'arrière-crâne raccourcie, apophyse post-glénoidale proche de la paroccipitale. Incisives absentes ou vestigiales. Crochet et crista souvent présents sur les prémolaires, mais toujours faibles. Crista absente sur DP3 et DP4. Molaires avec vestige d'antécrochet, lobes linguaux des prémolaires rapidement réunis.

Groves (1983) a construit un cladogramme des Rhinocerotinae dans lequel les Dicerotini apparaissent comme le groupe-frère de tous les autres membres de la sous-famille, *Lartetotherium* et *D. sumatrensis* se détachant ensuite dans cet ordre, avant le groupe *Coelodonta* s.l. + Rhinocerotini, défini par la fusion subaurale.

Le cladogramme de Groves est si différent de celui proposé ci-dessus qu'il me semble nécessaire de discuter au moins les caractères utilisés par cet auteur pour définir le groupe dont les Dicerotini sont exclus. Ce sont les traits communs à *D. sumatrensis* et à *Rhinoceros*,

qui, pour moi, ne peuvent être que plésiomorphes ou acquis par parallélisme. Ces caractères sont les suivants (n° de Groves, 1983) :

1. — Angle pariéto-occipital supérieur à 100°. En réalité, chez *D. sumatrensis*, cet angle ne dépasse pas 96°, avec une valeur médiane de 79° (Loose, 1975, tabl. 4). Cet état est clairement plésiomorphe : c'est celui des Acérathères comme des Rhinocerotidae anciens.
4. — Ossification du septum nasal. Ce phénomène (toujours peu marqué dans les formes actuelles) est lié, de toute évidence, à la profondeur de l'échancrure nasale et c'est beaucoup plus vraisemblablement la disparition de cette ossification chez les Dicerotini en raison du raccourcissement des nasaux, qui constitue le trait dérivé.
11. — Présence d'un processus postorbitaire. Ce caractère est évidemment primitif chez les Rhinocerotidae, sinon chez les Mammifères.
12. — Tendance à la fermeture subaurale. Elle n'est en fait pas plus marquée chez *D. sumatrensis* que chez les Dicerotini, comme le montre d'ailleurs la figure 2 de Groves (1983).
15. — Bord antérieur des choanes décalé vers l'avant. Ici encore, je pense que ce sont les Dicerotini qui sont dérivés par le recul (fort variable d'ailleurs selon les individus) des choanes. C'est sans doute le choix des Acérathères, eux aussi dérivés, pour la comparaison extragroupe qui a conduit Groves à inverser la polarité de ce caractère.
16. — Fusion fréquente des foramens ovale et déchiré. La polarité de ce caractère n'est guère douteuse, mais chez les Dicerotini ne subsiste entre ces deux orifices qu'une épine osseuse souvent incomplète qui peut sans doute aisément disparaître dans des lignées différentes, comme le reconnaît d'ailleurs Groves.
17. — Gonflement des « mastoïdes » (en réalité : apophyses post-tympaniques). Si ce phénomène est très net chez *Rhinoceros*, *D. sumatrensis* est en fait encore très proche de la condition primitive, qu'on retrouve par exemple chez *Aceratherium*.
18. — Foramen magnum piriforme ou triangulaire. Selon Guérin (1980 : 41), son contour est « d'allure très variable selon les individus, surtout pour sa partie supérieure ». Les figures de Loose (1975, pl. 10, fig. 3-5) montrent d'ailleurs qu'il est en fait ovale chez *Coelodonta* s.l.
32. — Pilier du métacône présent sur les dents jugales. En réalité, le profil de l'ectolophe ne peut pas être décrit aussi simplement. Sur les molaires, seul *R. unicornis* présente parfois une ondulation au niveau du métacône (Guérin, 1980, fig. 7D). Sur les prémolaires, elle existe aussi chez *R. sondaicus*, mais la différence avec les Dicerotini est alors bien subtile (Guérin, 1980, fig. 8). *D. sumatrensis* et *D. pikermiensis*, en revanche, possèdent deux piliers bien individualisés sur P3/ et P4/, apomorphie assez rare chez les Rhinocerotidae (on la retrouve, par exemple, chez *Gaindatherium browni* : Colbert, 1934, fig. 4).
33. — Perte de l'antecrochet sur les dents jugales. En réalité, cette formation est aussi très rare chez les Dicerotini. Elle est vestigiale chez *D. pikermiensis*, mais réapparaît sporadiquement dans des formes récentes (par ex. Loose, 1975, pl.9, fig. 1, sur la M2/ de « *D.* » *hemitoechus* ; Guérin, 1980, pl. 20B-C chez « *D.* » *etruscus* et « *D.* » *mercki*).

38. — Trochiter de l'humérus long. Seul en fait celui de *D. sumatrensis* est vraiment saillant : chez *Rhinoceros* il n'est guère plus développé que chez les Dicerotini.
39. — Fibula n'atteignant pas le plateau tibial. Ce trait (dont la polarité est douteuse) n'est pas propre aux Rhinocéros asiatiques : je l'ai également observé chez *C. simum*.
- 40 et 41. — Radius court. Cette formulation peut évidemment se transformer en : radius long chez les Dicerotini.

Il apparaît donc que les caractères invoqués par Groves pour unir *Rhinoceros*, *D. sumatrensis* et *Coelodonta* s.l. à l'exclusion des Dicerotini sont, soit inexacts (1, 12, 17, 18, 39), soit inconstants ou de polarité douteuse (4, 15, 32, 33, 38, 40-41), soit plésiomorphe (11). Les rares synapomorphies subsistantes (16 et peut-être certains traits de polarité douteuse) me paraissent bien insuffisantes pour définir un groupe naturel.

RELATIONS PHYLÉTIQUES DE *C. NEUMAYRI*

En Afrique, où survivent aujourd'hui les derniers Dicerotini, on a décrit quelques espèces rappelant à des degrés divers celles du Miocène supérieur d'Europe orientale, mais la qualité du matériel publié y est bien inférieure.

Paradiceros mukirii Hooijer, 1968, a été établi sur du matériel de Fort Ternan (Hooijer, 1968), et le genre existe peut-être aussi à Beni Mellal (Guérin, 1976), gisement à peu près contemporain. Le type est un crâne juvénile aux dents plus primitives que celles de *C. neumayri* (étranglement du protolophe, DP3/ et DP4/ sans crista). La crête occipitale est large, les apophyses post-tympaniques ne sont pas élargies, mais l'orbite est haute et son bord inférieur plus arrondi qu'incliné. *Paradiceros* est peut-être un Dicerotini, mais des matériaux plus complets seraient les bienvenus.

« *Dicerorhinus* » *primaevus* Arambourg, 1959, du Vallésien d'Algérie, a été récemment rattaché aux Dicerotini (Geraads, 1986 ; l'espèce a aussi été citée sous le nom de *Diceros primaevus* par Thenius, 1969 : 548). Son squelette postcrânien montre qu'il s'agit d'une espèce valide, et sans doute même d'un genre particulier, mais sa dentition définitive et son crâne ne sont que très incomplètement connus.

Diceros douariensis Guérin, 1966, du Miocène supérieur (?) de Tunisie est connu par un crâne incomplet (Guérin, 1966) qui ne se distingue guère de *C. neumayri* que par la position un peu plus avancée de la rangée dentaire. La persistance de DP1/, la faiblesse des formations accessoires et du cingulum sont des traits rencontrés occasionnellement chez *C. neumayri*.

Ceratotherium praecox Hooijer & Patterson, 1972, provient du Pliocène inférieur d'Afrique orientale et méridionale (Hooijer & Patterson, 1972 ; Hooijer, 1972 ; 1973 ;

1978), à l'exception d'un métapode (!) du Miocène supérieur de Mpesida (Hooijer, 1973). La plus grande partie du matériel, fragmentaire bien qu'abondant, a été récoltée dans le Pliocène inférieur de Langebaanweg (Hooijer, 1972). La persistance d'incisives sur le seul prémaxillaire connu est un caractère primitif par rapport à *C. neumayri*, mais tous les autres traits distinctifs sont plus évolués : apparition d'une postfossette sur DP2/, jugales plus hypsodontes, formations accessoires plus fortes, et une tendance générale des dents vers le type *C. simum*. La taille est en moyenne un peu supérieure, mais les os des membres ont des proportions très semblables, le cuboïde étant cependant un peu plus large.

Sauf peut-être *Paradiceros*, toutes ces formes peuvent être incluses dans la tribu des Dicerotini, définie comme suit (en partie d'après Groves, 1983 : 307) : Nasaux courts, cloison nasale non ossifiée, orbite reculée, basse, à bord inférieur incliné, apophyse postorbitaire réduite. Contact entre le frontal et le maxillaire. Crête occipitale large, apophyses post-tympaniques repliées vers l'avant, base du crâne (secondairement ?) un peu allongée. Incisives vestigiales ou absentes. Cingulum des prémolaires supérieures généralement bien développé. Face externe des molaires aplatie. DP3/ et DP4/ longues.

A l'intérieur de cet ensemble, les espèces actuelles *Ceratotherium simum* et *Diceros bicornis* représentent deux types extrêmes, bien qu'elles demeurent assez peu différentes. Le crâne de *C. simum* est très long, relativement bas, la crête occipitale est très étirée en arrière, les nasaux sont courts, plutôt carrés en vue dorsale, leur bord supérieur forme une angulation en vue latérale, les prémaxillaires sont relativement bien développés, les apophyses paroccipitales et postglenoïdes sont longues et grêles, les prémolaires sont réduites relativement aux molaires, M3/ ressemble à M2/, tous les lophes tendent à s'orienter antéro-postérieurement. Les dents jugales de *Diceros bicornis* sont beaucoup plus banales. Le crâne, en revanche, est fortement raccourci, caractère assurément dérivé : la crête occipitale se projette moins en arrière, la face occipitale redevient aussi verticale que chez *D. sumatrensis* (Loose, 1975, tabl. 3 et 4, angle po), les ailes ptérygoïdiennes sont redressées, de même que l'axe basicrânien (parallélisme avec *Rhinoceros*), la portion prédentaire du crâne est extrêmement réduite, les nasaux sont arrondis, l'apophyse postglenoïde est robuste, l'apophyse paroccipitale courte.

C. neumayri ne présente ni l'allongement ou le raccourcissement du crâne des deux espèces actuelles, ni les spécialisations dentaires de *C. simum*. Aucun caractère assurément apomorphe ne permet de le rapprocher de l'une ou de l'autre, mais s'il est certain que la similitude dentaire avec *Diceros bicornis* est plésiomorphe, le doute concernant la polarité des caractères qu'il partage avec *C. simum* : longueur de l'apophyse post-tympanique, forme des nasaux, échancrure nasale reculée, font (légèrement) pencher la balance du côté de *Ceratotherium*.

Il est clair en tout cas que l'ancêtre commun aux deux espèces africaines actuelles, dont *C. neumayri* n'est sans doute pas très éloigné, ressemblait beaucoup plus à *Ceratotherium* qu'à *Diceros*, genre qui pourrait être bien plus récent. Les deux autres taxons peuvent provisoirement être définis comme suit :

Genre CERATOTHERIUM Gray, 1867

= *Serengeticeros* Dietrich, 1942.

Je n'inclus pas *Pliodiceros* Kretzoi, 1942, dans la synonymie, car il est fondé sur *R. pachygnathus*, espèce que je restreins à la pièce-type.

Espèce-type : *Ceratotherium simum* (Burchell, 1817). Actuel.

Diagnose : Dicerotini à crâne long. Nasaux fortement busqués, courts, à face antérieure généralement aplatie. Orbite et échancrure nasale reculées. Apophyse paroccipitale longue. DP1/triangulaire, à protolophe long. DP3/et DP4/avec crista. Protolophe des molaires sans constriction.

Ceratotherium neumayri (Osborn, 1900)

v* . 1848 *Rhinoceros pachygnathus* Wagner.

v. 1862-67 *Rhinoceros pachygnathus* Wagner in Gaudry, *pars* : pl. XXVI, fig. 3 ; pl. XXVII

v. 1862-67 Rhinocéros d'espèce indéterminée in Gaudry, pl. XXXIII, fig. 1-3

v* 1900 *Atelodus neumayri* Osborn, 263, fig. 16

v. 1929 *Diceros pachygnathus* (Wagner) in Arambourg.

Type : crâne de Maragha, avec mandibule mais sans occipital, NHMW n° A 4791 (Osborn, 1900, fig. 16 ; Thenius, 1955, fig. 1, 5-6).

Diagnose : Taille un peu inférieure à celle de l'espèce-type. Bord antérieur des nasaux plus arrondi. Arrière-crâne moins étiré. M3/triangulaire, jugales simples, DP2/à postfossette réduite.

Tous ces caractères sont sans doute plésiomorphes par rapport à ceux de *C. simum*.

Remerciements. — Je remercie le Professeur Y. Coppens, titulaire de la chaire de Paléanthropologie et Préhistoire de Collège de France, qui a financé toutes les missions en relation avec ce travail, ainsi que les personnes qui m'ont permis d'accéder aux collections dont elles ont la responsabilité : D. Molin, F. Renoult, M. Tranier (MNHN Paris), B. Engesser (NHM Basel), H. Kollmann, O. Schultz (NHM Wien), G. Rabeder (IPU Wien), K. Heissig, G. Wehner (Bayerische Staatsammlung für Paläontologie und historische Geologie, München), E. Heizmann (SMN Stuttgart), W. von Koenigswald (HLM Darmstadt), H. Hölder, K. Oekentorp (GPM Münster), A. Gentry, A. Carrant (BM(NH) London).

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREE J. (1921). — Rhinocerotiden aus dem Unterpliozän von Samos. *Paläont. Z.*, 3 : 189-212.
- ARAMBOURG C. & PIVETEAU J. (1929). — Les Vertébrés du Pontien de Salonique. *Ann. Paléontol.*, 18 : 59-138.
- ARAMBOURG C. (1959). — Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Publ. Serv. carte géol. Algérie Paléont.*, 4 : 1-159.
- BRANDT J.F. (1878). — Tentamen synopsos Rhinocerotidum viventium et fossilium. *Mém. Acad. Imp. Sci. St Pétersbourg*, 7^e sér., 26(5) : 1-66.
- COLBERT E.H. (1934). — A new rhinoceros from the Siwalik beds of India. *Am. Mus. Novit.*, 749 : 1-13.
- GAUDRY A. (1862-67). — *Animaux fossiles et géologie de l'Attique*. Savy éd., Paris, I (texte) : 475 p. ; II (atlas) : 75 pl.
- GERAADS D. (1986). — Sur les relations phylétiques de *Dicerorhinus primaevus* Arambourg, 1959, rhinocéros du Vallésien d'Algérie. *C.R. Acad. Sci., Paris*, sér. II, 302 (13) : 835-837.
- GERAADS D. & KOUFOS G. (en préparation). — Rhinocerotidae (Mammalia) du Miocène supérieur de Pentelophos (Thessalonique, Grèce).
- GINSBURG L. (1974). — Les Rhinocerotidés du Miocène de Sansan (Gers). *C.R. Acad. Sci., Paris*, sér. D., 278 : 597-600.
- GINSBURG L., HUIN J. & LOCHER J.P. (1981). — Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleux à Savigné-sur-Lathan (Indre et Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 4^e sér., 3, C (4) : 345-361.
- GROVES C.P. (1983). — Phylogeny of the living species of Rhinoceros. *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 21(4) : 293-313.
- GUÉRIN C. (1966). — *Diceros douariensis*, nov. sp., un rhinocéros du Mio-Pliocène de Tunisie du Nord. *Doc. Labo. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 16 : 1-50.
- GUÉRIN C. (1976). — Les restes de rhinocéros du gisement miocène de Béni Mellal, Maroc. *Géol. Médit.*, 3(2) : 105-108.
- GUÉRIN C. (1980). — Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Doc. Labo. Geol. Fac. Sci., Lyon*, 79 (2) : 1-1184.
- GUGGISBERG C.A.W. (1966). — *SOS Rhino*. East African Publ. House, Nairobi, & A. Deutsch, London, 174 p.
- HARRISSON J.A. & MANNING E.M. (1983). — Extreme carpal variability in *Teleoceras* (Rhinocerotidae, Mammalia). *J. Vert. Pal.* 3 (1) : 38-64.
- HEISSIG K. (1969). — Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozän Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. *Bayer. Akad. Wiss. Math. Nat. Kl., Abh.*, NF, 138 : 1-133.
- HEISSIG K. (1972). — Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittlerem Siwalik-Schichten. *Ibid.*, 152 : 1-112.
- HEISSIG K. (1975). — Rhinocerotidae aus dem Jungtertiär Anatoliens. *Geol. Jb.*, B, 15 : 146-151.
- HEISSIG K. (1981). — Probleme bei der cladistischen Analyse einer Gruppe mit wenigen eindeutigen Apomorphien : Rhinocerotidae. *Paläont. Z.*, 55 (1) : 117-123.
- HELLER E. (1913). — The white Rhinoceros. *Smiths. Misc. Coll.*, 61 (1) : 1-56.
- HOOLIER D.A. (1966). — Miocene rhinoceroses of East Africa. *Bull. Br. Mus. (N.H.)*, Geol., 13 (2) : 117-190.

- HOOPER D.A. (1968). — A rhinoceros from the late Miocene of Fort Ternan, Kenya. *Zool. Meded. Leiden*, 43 (6) : 77-92.
- HOOPER D.A. (1972). — A late pliocene rhinoceros from Langebaanweg. *Ann. S. Afr. Mus.*, 59 (9) : 151-191.
- HOOPER D.A. (1973). — Additional miocene to pleistocene rhinoceroses of Africa. *Zool. Meded. Leiden*, 46 (11) : 149-178.
- HOOPER D.A. (1978). — Rhinocerotidae. In: Maglio V.J. & Cooke H.B.S., eds., *Evolution of African Mammals*, 19, p. 371-378, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- HOOPER D.A. & PATTERSON B. (1972). — Rhinoceroses from the Pliocene of North-western Kenya. *Bull. Mus. Compar. Zool.*, 144 (1) : 1-26.
- KAUP J.J. (1832). — Über *Rhinoceros incisivus* CUV. und eine neue Art, *Rhinoceros schleiermacheri*. *Isis*, 8 : 898-904.
- KAUP J.J. (1834). — *Description d'ossements fossiles de Mammifères...* Heyer, Darmstadt, 3^e cahier : 33-64, atlas : pl. I-XXV + II.
- KHOMENKO I. (1914). — La faune méotique du village Taraklia du district de Bendery. *Trav. Soc. Nat. Bessarabie, Kichinev*, 5 : 1-55.
- KRETZOI M. (1942). — Bemerkungen zum System der nachmiozänen Nashorn-Gattungen. *Foldt. Közl.*, 72 (4-12) : 309-318.
- LOOSE H.K. (1975). — Pleistocene Rhinocerotidae of western Europe, with reference to the recent two-horned species of Africa and S.E. Asia. *Scripta Geol.*, 33 : 1-59.
- MELENTIS J.K. (1967). — Die Pikermifauna von Halmiropotamos (Euböa, Griechenland). *Ann. Geol. Pays Hellén.*, 19 : 283-411.
- OSBORN H.F. (1900). — Phylogeny of the rhinoceroses of Europe. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 13 : 229-267.
- RINGSTRÖM T. (1924). — Nashörner der Hipparion-Fauna Nord-Chinas. *Pal. Sin.*, C, 1(4) : 1-156.
- ROMAN F. (1924). — Contribution à l'étude de la faune de Mammifères des Littorinenkalk du bassin de Mayence. Les Rhinocéros. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, 7 (6) : 1-54.
- SCHLOSSER M. (1921). — Die Hipparionfauna von Veles in Mazedonien. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, 29(4) : 1-55.
- SCOTT W.B. & JEPSEN G.L. (1941). — The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part 5 : Perissodactyla. *Trans. Am. Phil. Soc.*, 28 (5) : 747-980.
- THENIUS E. (1955). — Zur Kenntniss der Unterpliozänen *Diceros* — Arten. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 60 : 202-209.
- THENIUS E. (1969). — *Phylogenie der Mammalia*. De Gruyter, Berlin, 722 p.
- TOULA F. (1906). — Das Gebiss und Reste der Nasenbeine von *Rhinoceros* (*Ceratorhinus* Osborn) *hundsheimensis*. *Abh. k.k. Geol. Reich.*, 20 (2) : 1-38.
- VIRET J. (1958). — Perissodactyla. In: Piveteau J., ed., *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris, vol. VI (2), p. 368-475.
- WAGNER A. (1848). — Urvweltliche Säugthiere — Ueberreste aus Griechenland. *Abh. Math. Phys. Kl. bayer. Akad. Wiss.*, 5 (2) : 335-378.
- WAGNER A. (1857). — Neue Beiträge zur Kenntniss der fossilen Säugthiere — Ueberreste von Pikermi. *Ibid.*, 8 (1) : 1-50.
- WEBER M. (1904). — Ueber tertiäre Rhinocerotiden von der Insel Samos. *Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou*, 1904, n° 4 : 477-501.
- WOODWARD S.A. (1901). — On the bone beds of Pikermi, Attica, and on similar deposits in northern Eubea. *Geol. Mag.*, 8 (4) : 481-486.

PLANCHE I

Base du crâne. A : *Dicerorhinus pikermiensis*, Pikermi, MNHNP sans n° (crâne B). B : *Ceratotherium neumayri*, Pikermi, MNHNP sans n° (crâne A). Abréviations : pa.o. : apophyse paroccipitale ; po.g. : apophyse postglenoïde ; po.t. : apophyse post-tympanique.

PLATE I

Skull base. A : *Dicerorhinus pikermiensis*, Pikermi, MNHNP, no No (skull B). B : *Ceratotherium neumayri*, Pikermi, MNHNP, no No (skull A). Abbreviations : pa.o. : paroccipital process ; po.g. : postglenoid process ; po.t. : post-tympanic process.

PLANCHE II

A : *Ceratotherium neumayri*, crâne, vue latérale, Samos, NHMB sans n°. B : *Dicerorhinus pikermiensis*, crâne, vue latérale, Pikermi, BM (NH) M 10141. C : *Dicerorhinus pikermiensis*, série dentaire P²-M³, BM (NH) M 10144.

PLATE II

A : *Ceratotherium neumayri*, skull, lateral view, Samos, NHMB, no No. B : *Dicerorhinus pikermiensis*, skull, lateral view, Pikermi, BM (NH) M 10141. C : *Dicerorhinus pikermiensis*, upper tooth-row P²-M³, BM (NH) M 10144.



10 cm

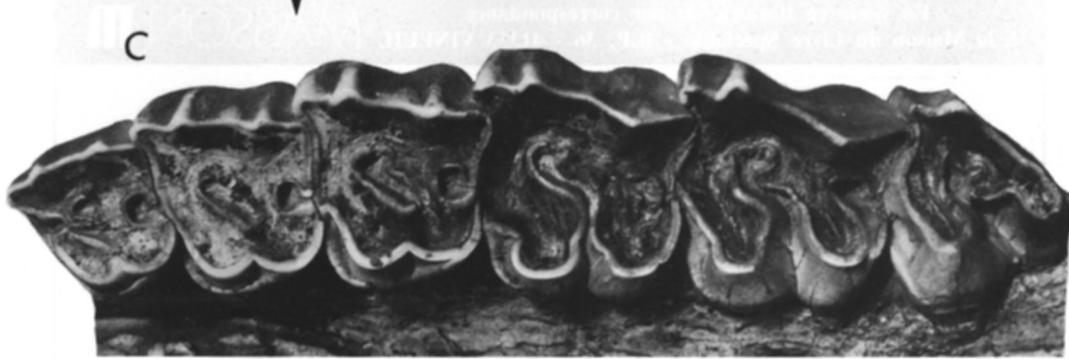
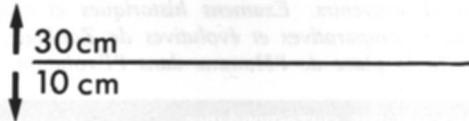
PLANCHE I



A



B



C

PLANCHE II