

Institut royal des Sciences  
naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXI, n° 92  
Bruxelles, décembre 1955.

Koninklijk Belgisch Instituut  
voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXI, n° 92  
Brussel, December 1955.

---

ANALYSE DU POTENTIEL MORPHOLOGIQUE  
ET CONSIDÉRATIONS SUR LA SYSTÉMATIQUE  
DES CORACIIFORMES (WETMORE 1934),

par René VERHEYEN (Bruxelles).

---

La systématique moderne des *Coraciiformes* est basée sur les résultats des investigations entreprises par une pléiade d'anatomistes du siècle précédent. Leurs conclusions avaient en effet pu établir la parenté de groupes d'oiseaux qui, dans un système de classification fondé sur les travaux d'anatomie comparée, devraient avoisiner. Il s'agit des *Todidæ*, des *Momotidæ*, des *Alcedinidæ*, des *Leptosomidæ*, des *Coraciidæ*, des *Meropidæ*, des *Upupidæ*, des *Phœniculidæ* et des *Bucerotidæ* qui, de l'avis de la plupart des auteurs contemporains, ont tous été groupés dans l'unique ordre des *Coraciiformes* (cf. WETMORE 1934, PETERS 1945, BERLIOZ 1950, MAYR & AMADON 1951, p. ex.). Toutefois la comparaison des divers systèmes de classification nous apprend, d'une part, que la place qu'occupent les *Todidæ*, les *Upupæ* et les *Bucerotes* dans l'ordre des *Coraciiformes* varie selon les auteurs (cf. aussi STRESEMANN 1927-1934 ainsi que LOWE 1946 et 1948) et, d'autre part, que les ordres morphologiquement équivalents, qui avoisinent les *Coraciiformes*, ne sont pas partout les mêmes (cf. en outre FÜRBRINGER 1888 et BEDDARD 1898). Ces différences ne s'expliquent nullement par la seule interprétation personnelle des phénomènes de l'évolution et de la phylogénèse, mais plutôt par le manque de renseignements précis concernant la morphologie de bon nombre d'espèces, restée jusqu'à ce jour, insuffisamment fouillée.

Disposant d'un vaste matériel d'étude, je n'ai pas hésité à analyser sur nouveaux frais le potentiel morphologique, principalement ostéologique, d'un nombre assez important d'espèces appartenant à l'ordre des *Coraciiformes*, dans le seul but de contrôler, de corroborer et au besoin de rectifier les résultats des investigations obtenus précédemment par les anatomistes du siècle précédent et dont on trouvera la liste des travaux dans l'index bibliographique à la fin de la présente contribution à la systématique de base de la Classe des Oiseaux.

Je tiens ici à exprimer ma gratitude à MM. H. FRIEDMANN de l'United States National Museum et J. D. MACDONALD du British Museum (Natural History) qui ont bien voulu m'envoyer pour examen quelques spécimens faisant défaut dans les collections de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique.

#### LISTE DES ESPECES EXAMINEES.

##### Upupa:

*Upupa epops* LINNÉ, *U. africana*, BECHSTEIN, *Scoptelus castaneiceps* (SHARPE), *Phoeniculus bollei* (HARTLAUB), *Ph. purpureus* (MILLER), *Rhinopomastus cyanomelas* (VIEILLOT).

##### Bucerotes:

*Ceratogymna atrata* (TEMMINCK), *Aceros corrugatus* (TEMMINCK), *A. undulatus* (SHAW), *Bycanistes subcylindricus* (P. SCLATER), *B. cylindricus albotibialis* (CABANIS & REICHENOW), *Bucorvus abyssinicus* (BODDAERT), *B. leadbeateri* (VIGORS), *Rhinoplax vigil* (J. R. FORSTER), *Anthracoceros coronatus* (BODDAERT), *Buceros bicornis* LINNÉ, *B. rhinoceros* LINNÉ, *Tockus alboterminatus gelcensis* (NEUMANN), *T. a. stegmanni* (NEMMANN), *T. nasutus* (LINNÉ), *T. erythrorhynchus* (TEMMINCK), *T. deckeni* (CABANIS), *T. hartlaubi granti* (HARTERT), *T. camurus* CASSIN et *T. fasciatus* (SHAW).

##### Alcedinidæ:

*Alcedo atthis ispida* LINNÉ, *Corythornis cristata* PALLAS, *Ispidina picta* BODDAERT, *Myioceyx lecontei* (CASSIN), *Halcyon macleayii* JARDINE & SELBY, *Halcyon cyanoventris* VIEILLOT, *H. senegalensis* (LINNÉ), *H. leucocephala pallidiventris* CABANIS, *H. badia* VERREAUX & VERREAUX, *H. chelicuti* (STANLEY), *Dacelo novæguineæ* (HERMANN) et *Ceryle rudis* (LINNÉ).

##### Coraciidæ:

*Eurystomus afer rufobuccalis* REICHENOW, *Coracias garrula* LINNÉ et *Leptosomus discolor* (HERMANN).

##### Meropidæ:

*Merops superciliosus persicus* PALLAS, *M. nubicus* GMELIN, *Melittophagus mülleri* (CASSIN), *M. gularis* (SHAW), *M. variegatus* (VIEILLOT), *M. bullocki* (VIEILLOT), *M. pusillus meridionalis* SHARPE, *Ærops albicollis* (VIEILLOT), *Nyctornis athertoni* (JARDINE & SELBY).

## T o d i d æ :

*Todus multicolor* GOULD, *T. angustirostris* LAFRESNAYE, *T. todus* (LINNÉ),  
*T. mexicanus* LESSON et *T. subulatus* G. R. GRAY.

## M o m o t i d æ :

*Momotus momota cærulescens* (GOULD), *M. m. connexus* THAYER &  
BANGS, *M. m. lessoni* LESSON et *M. m. subrufescens* SCLATER.

PARTICULARITÉS SPLANCHNOLOGIQUES, PTÉRYLOGRAPHIQUES,  
OSTÉOLOGIQUES ET AUTRES,  
POUVANT JOUER UN RÔLE EN TAXONOMIE.

## I. UPUPÆ.

Rectrices et rémiges primaires au nombre de 10.

Aile eutaxique.

Hypoptile absent (rudimentaire chez *Phœniculus*).

Absence de duvet de couverture aussi bien sur les ptérylies que sur les aptéries.

Rémiges secondaires dépourvues de sous-alaires majeures.

La ptérylie spinale est continue depuis la nuque jusqu'au croupion; elle est en outre caractérisée par un aptéron médian de forme très allongée. Chez le genre *Upupa*, il est limité latéralement par 3 à 5, chez les Moqueurs par 1 à 3 lignes de plumes.

La ptérylie ventrale se présente sous forme de deux branches bifides, dont les ramifications externes sont courtes et larges (de 4 à 6 lignes de plumes chez *Upupa*, de 2 à 3 chez les *Phœniculidæ*). Les branches internes, qui descendent jusqu'au cloaque, se composent de 2 à 3 lignes de plumes chez les Huppes, de 1 à 2 chez les Moqueurs.

Absence d'aptéries céphaliques.

Mue des rémiges primaires, selon le mode descendant (cf. VERHEYEN, p. 122; 1953).

La glande uropygienne volumineuse est pourvue d'un mamelon indistinct et d'un plumet. A l'époque de l'incubation, elle produit chez les femelles une substance noirâtre nauséabonde. Cette particularité était déjà connue de NITZSCH (*in* : GIEBEL 1857). Il est remarquable que les Moqueurs produisent également cette odeur pénétrante de musc (cf. aussi JACKSON 1938, MACKWORTH-PRAED & GRANT 1952).

Podothèque scutellée devant, du type réticulé derrière; les deux zones d'écailles sont séparées par de larges « gouttières ».

Pied anisodactyle; le flexor hallucis longus est indépendant du flexor perforans digitorum (du type passeriforme); les doigts extérieur et médian (III et IV) sont soudés à la base sur la

longueur d'une phalange du doigt médian au maximum. Chez les Moqueurs, les doigts intérieur et médian peuvent en outre se trouver liés sur une longueur d'une demi-phalange.

Le tendon du tensor propatagialis brevis est bifide. La branche externe s'applique sur l'extensor metacarpi radialis longior; l'interne, qui est plus longue, aboutit sur le tendon du même extenseur, après avoir envoyé une ramification vers le coude.

Formule myologique de la cuisse = A, XY.

Absence du musculus ambiens.

La pointe du moyen pectoral s'arrête à 0,6-0,8 cm du bord postérieur du sternum.

Les jeunes au nid ont le palais vivement coloré et les commissures buccales bien développées. Nidification cavernicole (trous existants).

Langue très courte, large, de forme triangulaire.

Œsophage spacieux, dépourvu de jabot.

Absence de cæcums.

Lobe hépatique droit plus volumineux que celui de gauche.

Présence d'une vésicule biliaire.

Syrinx du type trachéo-bronchial. Les muscles sterno-trachéens sont bien développés; les broncho-trachéens, par contre, sont faibles.

La carotide dorsale gauche seule subsiste.

Le canal carotidien ouvert est formé par les catapophyses assez bien développées des vertèbres cervicales C<sup>6</sup> à C<sup>9</sup>.

Absence de l'os uncinatum.

Vomer rudimentaire, en forme de stylet.

L'os lacrymal court est soudé aux os frontaux.

Articulation maxillo-cranienne ankylosée.

Ectethmoïdes très développés, épais et pneumatiques. La « pars plana » sépare les orbites des cavités nasales.

Septum interorbital dépourvu de « fenêtre », épais et pneumatique.

Le foramen postfrontal est très grand; il n'est pas séparable de celui du nerf olfactif.

Les fosses temporales sont indistinctes.

Le processus epiptérygoïde est absent.

Les maxillo-palatins sont très développés; la barre maxillo-palatine remplit une grande partie de l'espace interpalatinal. Ainsi la condition desmognathe du palais se trouve réalisée.

Le septum nasi est libre dans sa partie antérieure.

Les bords postérieurs des postpalatins et la partie antérieure des ptérygoïdes présentent des structures cténiformes irrégulières

chez *Upupa*; cette particularité occasionnelle s'observe aussi chez les sujets adultes des Moqueurs.

Le processus orbitaire de l'os carré présente un même aspect chez toutes les espèces examinées, bien que la longueur relative puisse différer.

Ouvertures buccales des canaux d'Eustache très rapprochées.

Le canal du nerf olfactif (dans l'orbite) est présent.

Le processus supraméatal est rudimentaire; il a pour mission de caler la tête du processus otique de l'os carré. L'orifice osseux de l'oreille externe est situé à la base du neurocrâne; le processus otique du quadratum contribue à sa formation. Les branches mandibulaires sont longues, leurs extrémités antérieures sont ankylosées sur une grande partie.

Le sternum est pourvu d'une seule paire d'incisions qui, chez les sujets adultes, ont tendance à se transformer en « fenêtres ».

Sternum pneumatique.

Furcula en forme de U majuscule et dépourvue d'hypocleidium.

Présence simultanée de la spina sternalis externa (en forme de lame) et de l'interna (épaisse et légèrement bifide).

Scapulaire faiblement courbé, du type bancal.

Absence des pertuis du coracoïde et du scapulaire.

Processus ilio-lateralis du sacrum assez bien développé mais ne réalisant pas la séparation complète des foramina oblongum et obturatum.

Indices ostéométriques	<i>Phoeniculus bollei</i> 2 ex.	<i>Phoeniculus purpureus</i> 2 ex.	<i>Scopelus castaneiceps</i> 3 ex.	<i>Rhinopomastus cyanomelas</i> 1 ex.	<i>Phoeniculidæ</i> 8 ex.	<i>Upupa epops</i> 3 ex.
Humérus/ulna ...	0,81-0,82	0,83	0,80	0,81	0,80-0,83	0,71-0,74
Humérus/2 <sup>me</sup> métacarpien .....	1,75-1,84	1,90	1,85-2,00	—	1,75-2,00	1,68-1,76
Fémur/tibio-tarse	0,71-0,72	0,69	0,68-0,72	0,70	0,68-0,72	0,66-0,67
Fémur/tarso-métatarse .....	1,13-1,20	1,16	1,00-1,03	0,97	0,97-1,20	1,02-1,08
Index de locomotion .....	1,03-1,06	1,01	1,01	—	1,01-1,06	1,20
Index sternal.....	1,55	—	1,44-1,50	—	1,44-1,55	1,60-1,95
Index pelvien ...	0,52-0,55	0,50	0,60	0,57	0,52-0,60	0,66-0,70
Index largeur bassin/fémur...	0,57-0,58	0,53	0,59-0,64	0,61	0,53-0,64	0,69-0,79

Tableau des indices ostéométriques des *Upupidæ*.

Postpubis long.

Absence du processus pectinealis.

Canal ilio-lumbalis faiblement marqué et ouvert.

Crête synsacrée arrondie.

Humérus plus court que l'ulna (0,71-0,83).

DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES ET AUTRES  
ENTRE LES *Upupidæ* ET LES *Phœniculidæ*.

Bien quelles soient du même type, les ptérylies ventrale et spinale montrent chez les *Upupidæ* un plus grand nombre de plumes que chez les *Phœniculidæ*.

Les griffes des Huppées sont moins comprimées latéralement, moins arquées et moins acérées que celles des Moqueurs.

Les *Upupa*, les *Rhinopomastus* et les *Scoptelus* sont insectivores, les *Phœniculus* frugi-insectivores.

Chez les Huppées, les narines sont ovalaires, non-operculées. Elles présentent un opercule, du côté du culmen, chez les *Phœniculidæ*, de sorte qu'elles ne sont pas visibles par dessus.

Le neurocrâne est distinctement bilobé chez les Huppées; il est plutôt sphérique chez les Moqueurs.

Les *Phœniculidæ* montrent dans les alinasaux un foramen de faibles dimensions; chez les Huppées, il s'est élargi considérablement, de sorte qu'il se trouve délimité par l'os frontal, l'os nasal, le lacrymale et le prémaxillaire.

Chez les *Phœniculidæ*, les ectethmoïdes sont un peu moins développés que chez les Huppées.

L'articulation des ptérygoïdes avec les hémiptérygoïdes est fonctionnelle, sauf chez les *Scoptelus* où elle se trouve ankylosée.

Le processus basiptérygoïdien est absent chez *Rhinopomastus cyanomelas* et *Phœniculus purpureus*; par contre il est assez bien développé chez *Ph. bollei* et les Huppées. Chez *Scoptelus castaneiceps*, il se développe avec l'âge et à l'état d'adulte, l'articulation est fonctionnelle, c'est-à-dire que la tête du processus dont il est question, s'est élargie et présente une surface plane qu'épouse une autre surface plane formée par la tête du processus ptérygoïdien. Il est remarquable que, chez cette espèce, le processus basiptérygoïdien n'est qu'imparfaitement développé chez les jeunes sujets, alors que l'articulation des ptérygoïdes avec les hémiptérygoïdes s'y trouve déjà ossifiée. Nous en déduisons que le processus basiptérygoïdien peut se reformer secondairement concurremment avec la rigidité croissante de l'articulation palatino-ptérygoïdienne.

L'extrémité libre du processus otique du quadratum est du type bicéphale (complet chez les *Phœniculus*, incomplet chez le restant des *Upupæ*).

Le culmen est courbé chez la plupart des *Upupæ*, sauf chez *Scoptelus* où il est rectiligne.

Chez les Huppés, les ailes postéro-inférieures des palatins couvrent entièrement le dessous du rostre sphénoïdal; le rostre apparaît chez les Moqueurs grâce à une petite fente laissée par les sus-dites ailes.

Par rapport aux autres espèces examinées, la barre maxillo-palatine est le plus large chez les *Scoptelus*.

Les éperons interpalatinaux sont assez longs chez les *Upupa* et les *Phœniculus*, où ils s'articulent avec les maxillo-palatins. Chez *Scoptelus*, par contre, ils sont plus larges, mais très courts et ils y semblent comme écrasés par la masse des maxillo-palatins.

Il en résulte que, chez les *Scoptelus*, le crâne s'est singulièrement renforcé en vue de faire face à la percussion (ankylose des articulations maxillo-cranienne et palatino-ptérygoïdienne; présence du processus basiptérygoïdien; renforcement de la barre maxillo-palatine). Il s'agit donc de structures présentes chez les autres *Upupæ* mais distinctement modifiées.

Les ailes postérieures des palatins sont pneumatisées chez *Upupa*; elles sont réduites, quant à leur surface, chez les autres espèces. Mais, en contre-partie, il s'est développé chez ces dernières, notamment à l'angle postéro-latéral de chaque postpalatin, un éperon filamenteux, très long chez *Rhinopomastus* et *Scoptelus*. Il s'ensuit que la vacuolisation croissante des postpalatins a déterminé chez ces dernières espèces leur réduction.

Le processus postorbitalis est bicéphale; il consiste en deux lobes indistincts séparés par une légère incurvation du bord de l'orbite, sauf chez les *Scoptelus* où la partie inférieure est saillante.

Le processus temporal est vestigial, sauf chez les *Scopelus* où plus long il affecte la forme d'un stylet.

Formules rachidiennes :

*Upupa epops* :  $12 (+ 3) - 3 - 11 - 6 = 35$  ou  $13 (+ 1) - 4 - 11 - 6 = 35$  (3 dorso-sacrées);

*Upupa africana* :  $12 (+ 3) - 3 - 12 - 6 = 36$  (4 dorso-sacrées);

*Phœniculus bollei* et *Ph. purpureus* :  $12 (+ 2) - 4 - 12 - 6 = 36$  (4 dorso-sacrées);

*Scoptelus castaneiceps* :  $12 (+ 2) - 4 - 11 - 6 = 35$   
(4 dorso-sacrées).

*Rhinopomastus cyanomelas* :  $13 (+ 2) - 3 - 11 - 6 = 35$   
(4 dorso-sacrées).

Il en résulte que tous les *Upupæ* examinés comptent 18 vertèbres présacrées, 4 côtes complètes s'articulant avec les bords latéraux du sternum ainsi que 2 ou 3 côtes dorso-sacrées incomplètes, et que la variation dans la composition numérique du thorax et du synsacrum ne comporte qu'un seul élément.

Il y a une différence dans la pigmentation des œufs. Ils sont blancs chez les *Upupidæ*, d'un bleu-vert pâle immaculé ou légèrement taché de « chocolat » chez les *Phœniculidæ* (PRIEST 1948, MACKWORTH-PRAED & GRANT 1952).

La forme du pygostyle, principalement du disque, rappelle celui des *Picidæ*. C'est surtout le cas des *Phœniculidæ*, plus spécialement celui des *Scoptelus*.

Le nombre de foramina interdiapophysaux se chiffre, chez *Upupa*, de 5 à 8 paires et même davantage, chez les *Phœniculidæ* on en compte moins (3 à 6 paires).

A la naissance, les jeunes Huppées sont couvertes d'un néoptile grisâtre; les jeunes Moqueurs, par contre, sont pourvus de trichoptiles.

Les sutures entre le processus nasal des prémaxillaires et les os nasaux sont oblitérées; elles ne sont distinctes que chez *Scoptelus*.

Chez les Huppées, le bras est relativement plus long que la jambe (index de locomotion).

Les *Upupidæ* et les *Phœniculidæ* diffèrent par les dessins et la pigmentation du plumage.

Les *Phœniculidæ* sont des oiseaux arboricoles, les *Upupidæ*, par contre, sont adaptés à une vie terrestre. Ces différences éthologiques se reflètent dans diverses structures, notamment dans la forme des griffes et du pygostyle, dans la largeur relative du bassin et dans l'indice sternal.

## II. BUCEROTES.

Aile eutaxique.

Rectrices et rémiges primaires au nombre de 10.

Mue de l'aile primaire : selon le mode descendant (cf. VERHEYEN, p. 122, 1953).

Mue des rectrices : selon le mode convergent (cf. VERHEYEN, p. 114, 1953).

Ptérylie spinale : depuis la nuque jusqu'au croupion s'étend une ptérylie uniformément couverte de tectrices, à l'exception d'un aptérior médian, très étroit, et de forme oblongue.

Ptérylie ventrale : elle affecte la forme d'une « pince » à deux branches simples qui s'amincissent en direction du cloaque (la bifurcation fait donc défaut).

L'aptérie oculaire s'étend parfois sur la région temporale.

Présence de cils bien développés.

Absence de duvet de couverture et les jeunes, à la naissance, en sont dépourvus également.

Hypoptile absent.

Glande uropygienne : présente, mais dépourvue de mamelon; les canaux excréteurs sont disposés en cercle dont le centre et le pourtour sont garnis de plumets. Chez *Tockus hartlaubi*, la glande du croupion est vestigiale et il en est de même du plumet.

La podothèque est scutellée devant, réticulée derrière, sauf chez *Anthracoceros* où la patte est scutellée sur tout son pourtour.

Hypoderme : dépourvu de tissu adipeux; la peau est mince et la pneumatocité sous-cutanée très développée.

Absence du tensor propatagialis longus.

Tendon du tensor propatagialis brevis bifide; les deux branches se séparent vers la mi-longueur, l'une s'insérant sur le tendon de l'extensor metacarpi radialis longior, l'autre exécutant un mouvement enveloppant de l'avant-bras après avoir envoyé une branche en direction du coude (cf. aussi FÜRBRINGER, pl. XXIII, n° 14, 1888). Comme variantes nous avons trouvé : chez *Tockus hartlaubi granti*, les deux branches s'insèrent sur le tendon de l'extensor metacarpi radialis longior; chez *Bycanistes* et *Anthracoceros*, la branche interne enveloppe l'avant-bras sans envoyer une ramification en direction du coude.

Langue courte, plate, large, charnue, de forme triangulaire et terminée d'une lame cornée tronquée.

Pied du type anisodactyle et sans réduction du nombre de phalanges. Ces dernières sont libres, mais les doigts médian et extérieur (III et IV) sont reliés à la base sur une longueur de deux phalanges du doigt extérieur (ce qui correspond à une phalange du doigt médian). La soudure des doigts intérieur et médian (II et III) est plus courte que la longueur d'une phalange du doigt intérieur.

La sole plantaire est très large, et des doigts antérieurs, l'intérieur est le plus court, bien que ce dernier soit encore plus

long que le doigt postérieur (*Tockus, Bycanistes*) ou puisse être de même longueur (*Anthracoceros, Tockus erythrorhynchus*).

Linea interpectoralis. La pointe du moyen pectoral peut s'avancer jusqu'à la mi-longueur environ du sternum; rarement elle s'approche du bord postérieur de ce dernier (*Tockus hartlaubi granti*).

La carotide dorsale gauche seule a été trouvée chez *Tockus camurus, T. alboterminatus, T. nasutus, T. deckeni, T. fasciatus* et *T. erythrorhynchus*.

Deux carotides dorsales minces sont observées chez *Bycanistes albotibialis* et *Tockus hartlaubi granti*. Selon GARROD (1876), les *Bucerolus* se trouvent dans le même cas.

Mais tous les Bucerotidés que j'ai pu examiner disposent, en outre de ces carotides dorsales, d'une paire de carotides ventrales bien développées qu'accompagnent les nerfs pneumogastriques.

Syrinx du type trachéo-bronchial. Il est pourvu de deux paires de muscles, dont le muscle trachéo-bronchial est souvent vestigial.

Œsophage pourvu d'un jabot cylindrique indistinct.

Nourriture. Les Bucerotidés se nourrissent de fruits et d'insectes; ceux de grande taille ont une préférence pour les fruits. Occasionnellement, ils s'attaquent aux œufs ainsi qu'aux oisillons et autres petits vertébrés.

Foie : le lobe hépatique droit est plus volumineux, parfois aussi volumineux que le gauche (cf. aussi BEDDARD 1898). Selon cet auteur, l'inverse serait vrai chez *Anthracoceros coronatus*. L'exemplaire que j'ai examiné était vidé de ses intestins.

Cæcums absents.

Formule myologique de la cuisse : A, XY.

Musculus ambiens absent.

Articulation maxillo-cranienne : ankylosée chez les adultes; les sutures ne s'effacent que partiellement.

Processus nasal des prémaxillaires. Chez les sujets juvéniles et subadultes il est distinctement séparé des os nasaux qui, chez les adultes, montrent des foramina alinasaux.

Les lacrymaux sont bien développés. Chez les sujets juvéniles, ils se trouvent séparés des ectethmoïdes. Avec l'âge, ces deux structures se soudent pour former une partie de la cloison orbito-nasale qui est complétée (sauf chez *Bucorvus*) par des excroissances orbito-sphénoïdales. Chez *Bucorvus*, la soudure des os lacrymaux aux ectethmoïdes est incomplète vers leur milieu. La cloison orbito-nasale (pars plana) est épaisse et pneumatique.

L'os uncinatum fait défaut.

Les fosses temporales sont nettement délimitées (le plus prononcées chez *Bucorvus*) et longues, mais le « pont » arrière qui les sépare est large d'un cm au moins.

Le processus postorbital est en général solide, large (triangulaire chez *Tockus hartlaubi granti*) et de position presque verticale. L'extrémité reste assez éloignée du quadrato-jugal, sauf chez les *Rhinoplax* et les *Buceros* où la distance qui les sépare est très faible (0,5-2 mm).

Ouvertures buccales des canaux d'Eustache très rapprochées.

Processus temporalis long, en forme de stylet.

L'extrémité libre du processus otique du quadratum incomplètement bicéphale (l'une des surfaces d'articulation dépasse légèrement l'autre).

Processus supraméatal bien développé et assez long.

L'orifice osseux de la cavité tympanique est circulaire, mais le processus supraméatal n'en fait pas partie.

Branches mandibulaires longues, les extrémités distales ankylosées sur une grande partie.

Le processus orbitaire de l'os carré est large, étroit, relativement court (très court chez *Bucorvus*) et se termine en pointe arrondie. Ce type est particulier à tous les Bucerotidés.

Processus basiptérygoïdien vestigial. Chez les sujets juvéniles, ainsi que chez *Bucorvus leadbeateri*, il est mieux développé, mais des surfaces d'articulation ne se montrent nulle part.

Processus épityryoïdien et vomer absents.

Processus mesoptérygoïdien assez bien développé; l'articulation avec les hémityryoïdes est fonctionnelle.

Palatins étroits, s'élargissant apicalement en éventail; ils sont dépourvus d'ailes postéro-latérales (des rudiments s'observent chez *Tockus erythrorhynchus*).

Eperons interpalatinaux très courts et larges, comme noyés dans la masse formée par les maxillo-palatins.

Maxillo-palatins minces à leur base, mais très développés au contact du septum nasi.

Foramen postfrontal (alisphénoïdal) absent.

Septum interorbital réduit, à cause de la présence d'une très grande « fenêtre ».

Le bec incurvé est fréquemment surmonté d'un casque formé par les os nasaux entrés en prolifération. Son développement est souvent en rapport avec le sexe de l'individu.

L'entier squelette des Bucerotidés est caractérisé par une pneumatisation extrême, ce qui le rend étonnamment léger.

Canal ilio-lumbalis profond, mais court et ouvert, sauf chez les *Bucorvus*, où il se trouve voûté.

Les foramina oblongum et obturatum sont incomplètement séparés par le processus ilio-lateralis. Il est remplacé en partie par une membrane solide. Chez *Bucorvus*, les pubis ne sont pas soudés à l'extrémité postéro-latérale des ischia.

Postpubis absents.

Le pygostyle est entièrement pneumatique et volumineux, le disque étant très développé.

Foramina interdiapophysaux nombreux; ils se rétrécissent avec l'âge.

Absence du processus pectinealis.

Scapulaire du type banal.

Le sternum présente une paire d'incisions peu profondes, mais assez larges. Chez les espèces de grande taille, elles ont tendance à s'obturer et occasionnellement le sternum peut montrer deux paires d'incisions indistinctes comme j'ai trouvé chez l'un des deux *Buceros rhinoceros* examinés.

La furcula se compose distinctement de deux pièces qui se soudent à leur extrémité. Elle est dépourvue d'hypocleidium.

Spina sternalis externa : absente ou vestigiale; dans ce dernier cas, elle peut participer à la formation d'une crête mince qui surmonte l'extrémité libre du bréchet. Spina sternalis interna : absente.

Indices ostéométriques	<i>Tockus fasciatus</i> 4 ex.	<i>Tockus hartlaubi</i> 1 ex.	<i>Tockus deckeni</i> 1 ex.	<i>Tockus erythrorhynchus</i> 2 ex.	<i>Tockus nasutus</i> 2 ex.	<i>Tockus alboterminatus gelaensis</i> 3 ex.
Humérus/ulna .....	0,63-0,68	0,67	0,73	0,71-0,72	0,67-0,68	0,67
Humérus/2 <sup>me</sup> métacarpien .....	1,64-1,87	1,84	1,84	1,73-1,90	1,65-1,69	1,72-1,79
Fémur/tibio-tarse .....	0,65-0,68	0,70	0,76	0,66-0,68	0,68-0,69	0,68-0,69
Fémur/tarso-métatarse...	1,14-1,26	1,10	1,03	0,99-1,00	1,06-1,12	1,12-1,24
Index de locomotion ...	1,36-1,41	1,18	1,01	0,99-1,00	1,17-1,20	1,25-1,35
Humérus/fémur .....	1,40-1,50	1,38	1,15	1,17-1,18	1,29-1,32	1,34-1,47
Index sternal .....	1,45-1,89	—	1,50	1,63-1,67	1,67-1,69	1,70-1,71
Index pelvien .....	0,61-0,65	0,76	0,63	0,59-0,62	0,63	0,66
Largeur bassin/longueur fémur .....	0,65-0,67	0,73	0,55	0,54-0,55	0,56-0,57	0,64-0,69

Tableau comparatif des indices ostéométriques des *Buceroles*.

L'apex du bréchet montre une tendance à s'épaissir et à se creuser légèrement (surtout chez les espèces de grande taille).

Absence du planum postpectorale.

Sternum pneumatique.

Un foramen se montre dans le scapulaire au niveau de l'articulation scapulo-coracoïdienne.

Vertèbres cervicales larges, comprimées dorso-ventralement, surtout chez *Bucorvus*.

Suite à l'ossification des tendons qui tiennent les vertèbres ensemble, l'atlas et l'épistropheus forment une seule pièce. Quelques foramina se montrent encore au niveau de l'ancienne articulation, mais même chez les sujets jeunes, ces deux pièces du rachis tiennent solidement ensemble.

Les 4 à 5 paires de catapophyses, qui participent à la formation du canal carotidien non voûté, sont très faiblement développées, à l'exception de la dernière paire (C<sup>11</sup> ou C<sup>12</sup>) dont les éléments présentent en outre la particularité d'être très rapprochés, de sorte que le passage qu'ils laisseraient pour une paire de carotides, d'un calibre normal, devient tout à fait insuffisant. Il est donc probable que le canal carotidien très étroit est responsable de l'involution progressive de l'une ou des deux carotides normales (les dorsales) et de l'apparition d'une paire de carotides supplémentaires (les ventrales).

Indices ostéométriques	<i>Tockus alboterminatus stegmanni</i> 4 ex.	<i>Tockus camurus</i> 2 ex.	<i>Acanthoceros coronatus</i> 2 ex.	<i>Buceros bicornis</i> 2 ex.	<i>Bycanistes albotibialis</i> 2 ex.	<i>Ceratogymna atrata</i> 1 ex.
Humérus/ulna .....	0,65-0,68	0,69	0,67-0,71	0,66	0,65-0,67	0,64
Humérus/2 <sup>me</sup> méta- carpien .....	1,65-1,76	1,94-1,98	1,80-1,82	1,78-1,81	1,65-1,78	1,65
Fémur/tibio-tarse ...	0,68-0,71	0,69-0,71	0,74	0,72-0,74	0,74-0,75	0,73
Fémur / tarso - méta- tarse.....	1,17-1,18	1,05-1,11	1,20-1,21	1,36-1,40	1,35-1,42	1,40
Index de locomotion	1,28-1,37	1,01-1,02	1,14-1,17	1,26-1,32	1,27	1,34
Humérus/fémur.....	1,39-1,44	1,14-1,16	1,22-1,23	1,32-1,36	1,24-1,26	1,31
Index sternal .....	1,67-1,88	1,78	1,67-1,76	1,48	1,83	1,53
Index pelvien .....	0,64-0,68	0,56-0,60	0,58-0,59	0,54-0,58	0,57-0,61	0,57
Largeur bassin/lon- gueur fémur .....	0,62-0,66	0,57-0,58	0,53-0,55	0,54-0,57	0,59-0,60	0,62

Tableau comparatif des indices ostéométriques des *Bucrotés*.

Formules rachidiennes. — Le dénombrement des pièces du rachis a fourni les résultats suivants (la pièce formée par la soudure de l'atlas et de l'axis est comptée pour deux éléments) :

*Tockus fasciatus*, *T. hartlaubi granti*, *T. deckeni*, *T. erythrorhynchus*, *T. nasutus*, *T. alboterminatus* et *T. camurus* disposent d'un rachis qui répond à la formule suivante :  $12 (+ 2) - 5 - 10 - 6$  ou  $7 = 35$  ou  $36$  éléments. Il y a 3 vertèbres dorso-sacrées. Occasionnellement une thoracique peut se trouver sacralisée (dans ce cas on dénombre 4 dorso-sacrées et la soudure est très apparente) et, chez les jeunes individus, la section caudale du rachis peut se composer de 8 ou 9 éléments, dont 2 — ou 3 — seront assimilés dans la suite par le sacrum et le pygostyle. Il y a toujours 2 rudiments de côtes cervicales (la dernière pouvant être pourvue d'un processus uncinatus), une côte abdominale incomplète et 3 côtes thoraciques complètes s'articulant directement avec les bords latéraux du sternum.

*Buceros bicornis*, *Anthracoceros coronatus*, *Aceros corrugatus* et *Bycanistes albotibialis* :  $12 (+ 2) - 5 - 11 - 6$  ou  $7 = 36$  ou  $37$  éléments. Le nombre de vertèbres dorso-sacrées et de côtes, la disposition des éléments du rachis, sont les mêmes que chez les *Tockus*. On garde donc l'impression que chez *Buceros*, *Anthracoceros* et *Aceros*, par comparaison aux *Tockus*, le sacrum semble avoir assimilé une vertèbre caudale au détriment du pygostyle. Corrélativement, on note la tendance d'une

Indices ostéométriques	<i>Aceros undulatus</i> 1 ex.	<i>Aceros plicatus</i> 1 ex.	<i>Buceros rhinoceros</i> 2 ex.	<i>Bucorvus leadbeateri</i> 2 ex.	<i>Bucorvus abyssinicus</i> 2 ex.	<i>Bucerotus</i> 34 ex.
Humérus/ulna .....	0,65	0,65	0,68-0,69	0,72-0,75	0,71-0,72	0,63-0,75
Humérus/2 <sup>me</sup> métacarpien .....	1,74	1,76	1,77-1,81	1,85-1,95	1,83-1,87	1,64-1,98
Fémur/tibio-tarse .....	0,74	0,74	0,74-0,76	0,57-0,59	0,57	0,57-0,76
Fémur/tarso-métatarse...	1,37	1,46	1,42-1,48	0,72-0,76	0,70-0,74	0,70-1,48
Index de locomotion ...	1,44	1,46	1,28-1,29	1,04-1,05	0,99	0,99-1,48
Humérus/fémur .....	1,42	1,42	1,27-1,30	1,46-1,50	1,38-1,42	1,14-1,50
Index sternal .....	1,30	1,55	1,50-1,69	2,16-2,68	2,00-2,13	1,30-2,68
Index pelvien .....	0,52	0,55	0,57-0,59	0,48-0,52	0,50	0,48-0,76
Largeur bassin/longueur fémur .....	0,60	0,60	0,55-0,57	0,58	0,57-0,58	0,53-0,73

Tableau comparatif des indices ostéométriques des *Bucerotus*.

quatrième côte à s'articuler directement avec les bords latéraux du sternum.

*Ceratogymna atrata*, *Aceros undulatus*, *A. plicatus* et *Buceros rhinoceros* :  $12 (+ 2) - 5 - 12$  ou  $13 - 6$  ou  $7 = 38$  éléments. Nous notons en outre la présence de 4 (parfois de 3) vertèbres dorso-sacrées et d'autant de côtes complètes s'articulant directement avec le sternum. Comme pour les espèces de la catégorie précédente, le synsacrum peut s'accroître d'un élément au détriment de la queue.

*Bucorvus abyssinicus* et *B. leadbeateri* :  $12 (+ 3) - 4 - 13 - 6 = 38$  éléments. Il y a 4 dorso-sacrées et 3 ou 4 côtes thoraciques s'articulant directement avec le sternum. Tout comme pour les espèces citées précédemment, il n'y a que 8 côtes (complètes et incomplètes) et le synsacrum semble s'être agrandi au détriment d'éléments de la partie caudale du rachis.

Notons enfin la réduction de la cage thoracique au profit du cou (variation qui rentre dans la catégorie des anomalies numériques compensées établies héréditairement).

En résumé : le nombre d'éléments qui composent les parties cervicale et thoracique du rachis des *Bucerotes* se chiffre à 19, dont 4, mais surtout 5, reviennent au thorax. Tandis que la partie caudale compte de 6 à 7 éléments (le pygostyle inclus) le synsacrum est, quant à sa composition numérique, la partie la plus variable du rachis (10 à 13 vertèbres). Notons qu'il existe une corrélation étroite entre le nombre de vertèbres sacrales et la taille de l'oiseau (le nombre le plus élevé revient aux espèces de grande taille).

Indices ostéométriques. Eu égard au développement du casque, les mensurations relatives au crâne n'ont pas été prises en considération. Neuf indices sont présentés dans les tableaux.

D'après les indices ostéométriques, les *Bucerotes* se caractérisent par leurs humérus et fémur respectivement très courts par rapport à l'ulna et au tibiotarse (0,63-0,75 et 0,57-0,76), ainsi que par le squelette de l'aile qui est de même longueur ou plus long que celui de la patte (0,99-1,44).

Les indices sternal, pelvien, fémur/tarso-métatarse et de locomotion sont étonnamment variables, ce qui est manifestement en rapport avec le genre de vie.

Les indices ostéométriques autorisent, d'une part, le groupement d'espèces apparentées et, de l'autre, justifient la création de certains genres.

*Bucorvus leadbeateri* et *B. abyssinicus* : les indices fémur-tibiotarse, fémur/tarso-métatarse, sternal et pelvien leur sont propres.

Dans le genre *Tockus*, trois groupes d'espèces africaines sont à considérer, notamment : *T. deckeni* + *T. erythrorhynchus* + *T. camurus* : index de locomotion (0,99-1,02), humérus/ulna (0,69-0,73), humérus/fémur (1,14-1,18), index pelvien (0,56-0,63);

*T. fasciatus* + *T. alboterminatus* : index de locomotion (1,25-1,41), humérus/ulna (0,63-0,68), humérus/fémur (1,34-1,50), fémur/tarso-métatarse (1,12-1,26), largeur bassin/longueur fémur (0,62-0,69), index pelvien (0,61-0,68);

*T. hartlaubi* + *T. nasutus* : humérus/ulna (0,67-0,68), fémur/tibiotarse (0,68-0,70), index de locomotion (1,17-1,20).

Les genres *Bycanistes* et *Ceratogymna* se rapprochent le plus des *Tockus* africains, principalement du groupe formé par les *T. fasciatus* et *T. alboterminatus*.

Aussi les genres asiatiques *Buceros*, *Acanthoceros* et *Aceros* sont parfaitement définissables rien qu'en se basant sur les indices humérus/fémur et de locomotion.