

Les Rhinocerotidae (Perissodactyla) de Sansan

Kurt Heissig

Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie,
Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München, Allemagne
k.heissig@lrz.uni-muenchen.de

RÉSUMÉ

Il y a quatre espèces de Rhinocerotidae à Sansan, dont l'une, *Hoploaceratherium tetradactylum* (Lartet, 1836) est dominante. *Lartetotherium sansaniense* (Lartet in Laurillard, 1848) est également relativement fréquent. Les restes d'*Aceratherium (Alicornops) simorrense* (Lartet in Laurillard, 1848) sont rares, représentés essentiellement par des éléments post-crâniens, tandis que *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1837), encore plus rare, n'est connu seulement que par quelques spécimens. Le grand nombre de spécimens permet d'avoir une bonne idée de la variabilité de la morphologie dentaire, crânienne et post-crânienne des espèces les plus fréquentes. Les deux premières espèces ont des membres grêles. Néanmoins *Hoploaceratherium tetradactylum* se distingue de *Lartetotherium sansaniense* par des membres un peu plus massifs et des caractères particuliers de l'articulation du carpe et du tarse. Seule une partie des os des membres d'*Aceratherium (Alicornops) simorrense* peut être distinguée de ceux, globalement très semblables, de jeunes individus de *Hoploaceratherium tetradactylum* en se basant sur leur ressemblance avec ceux d'*Aceratherium incisivum* Kaup, 1832.

ABSTRACT

The Rhinocerotidae (Perissodactyla) from Sansan.

There are four species of rhinoceroses found in Sansan. One of them, *Hoploaceratherium tetradactylum* (Lartet, 1836) is dominant. *Lartetotherium sansaniense* (Lartet in Laurillard, 1848) is also quite frequent. Remains of *Aceratherium (Alicornops) simorrense* (Lartet in Laurillard, 1848) are scarce and mostly consist of postcranial elements, while the very rare *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1837) is known from a few elements only. The high number of specimens gives a good idea of the dental and cranial variability and of the osteological characters of the most frequent two species. Both have long limbs, but compared to *Lartetotherium sansaniense*, *Hoploaceratherium tetradactylum* has more massive limbs and different characters in the carpal and tarsal articulation. Only a part of the limb bones of *Aceratherium (Alicornops) simorrense* can be distinguished from young *Hoploaceratherium* individuals by their greater similarity to *Aceratherium incisivum* Kaup, 1832.

EXTENDED ABSTRACT

There are four species of rhinoceroses found in Sansan. One of them, *Hoploaceratherium tetradactylum* (Lartet, 1836) is dominant. *Lartetotherium sansaniense* (Lartet in Laurillard, 1848) is also quite frequent. *Aceratherium* (*Alicornops*) *simorreense* (Lartet in Laurillard, 1848) is represented at Sansan by some teeth and most of the limb bones, contrary to *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1837), which is represented by only a few teeth and bones, and is thus a very rare species at Sansan. The high number of specimens gives a good idea of the dental and cranial variability and of the osteological characters of both frequent species.

Hoploaceratherium tetradactylum represents a more conservative lineage of the Aceratheriini with a long, slender and lightly built cranium, bearing only a vestigial horn base at the very end of the nasals. The mighty tusks of the mandible have lost their counterparts, the upper incisors. The short premaxillae are absolutely edentulous. The nasals are long and slender, projecting over a deep nasal incision. The frontals are broad above the eyes and the temporal ridges unite in a short sagittal ridge but never form an elevated crest. The vertical occiput is narrow on top, broadening at the base. The zygomatic arches are comparatively broad for an acerathere.

The mandible is strongly affected by the sexual dimorphism. The symphysis is narrowing in the short diastema, more in the females than in males. The cranial margin is only slightly broadening. Therefore the small intermediate incisors (i1) are early lost in males to give place for the big tusks (i2). In females the tusks are equally enlarged but smaller than in males. Generally the tusks are only slightly curved upwards. In males the enamel cover is restricted to the labial side, whereas a very thin layer of enamel is present on the lingual surface in females, where in some individuals a tiny cingulum occurs. The symphysis ends between the p2 in females, between the p3 in males. The mental foramen is opening beneath the same teeth. The steeply falling lower margin of the symphysis forms an angle with the straight lower margin of the corpus. The ascending ramus has a vertical front side. Its caudal margin forms a widely arched angle and above a strong postarticular tubercle. Compared to other species the ramus is low. The mandibular foramen opens approximately at the level of the crown bases.

The cheek teeth have the complete mammalian number but instead of the first premolar a delayed first milk molar persists as in most perissodactyls. It is short and single rooted in the mandible. The upper premolars are fully molarized in most individuals, sometimes a fine lingual bridge may connect proto- and hypocone. The metacone rib of the premolars is feeble. It is absent in molars. The protocone constriction is feeble in the posterior premolars and lacks in the second one. The lingual cingulum is mostly thick and continuous. In some individuals it may be interrupted. Crista and hook are short, sometimes double and may unite. In the molars the cross lophs are more oblique. The metaloph continues labially in a hook which is long in fresh teeth but shortening with wear. The protocone is well constricted and lingually somewhat flattened. The antecrochet is projecting into the mediusinus as a broad rounded fold. The lingual cingulum is more variable than in premolars and generally interrupted below the hypocone. The triangular last molar has a rather broad backside and an extended posterior cingulum, in most specimens with a small labial cusp.

The lower cheek teeth show less diagnostic characters. Their crests are slender with nearly straight outer walls. Generally the parolophid is rather short and unites early by wear with the anterior cingulum. In the premolars sometimes the labial cingulum is dissolved in a vertical rugosity like in *Plesiaceratherium*. In the molars it forms short distinct ledges.

The limbs are long and slender but somewhat more massive than in *Lartetotherium*. The main differences of the forelimb consist in the more primitive tetradactyl hand, with the three main metapodials arranged side by side in a nearly straight line. As in all Aceratheriini the fourth metacarpal has a pentagonal proximal articular facet. The tiny fifth metacarpal with its normally developed finger is directed more to the rear, possibly to prevent the hand to sink in soft or muddy soil. This primitive condition is reflected by a lot of characters of the carpals, mainly in the loss of posterior lateral articulations in the proximal row. The radius is articulating with all three proximal carpals, the ulna only with the ulnar and the accessorium. In the femur the third trochanter is less projecting than in *Lartetotherium*. The metatarsals are arranged in a transversal line like the metacarpals, indicating only a feeble tendency to monodactyly. Otherwise the foot shows only slight differences to *Lartetotherium*.

In the vertebral column the axis is the most characteristic bone. Its flanks are vertical and embrace a broad space for the long dorsal tendon on the backside. This reflects the permanent horizontal position of the head which is held without much muscular action. On the other hand on the vertical flanks there is a smaller area for the attachment of the short neck muscles. Obviously the animal made nearly no use of its horn in battles. The tusks, however, were in the right direction for fighting in a straight horizontal position of the head. The other vertebrae are rather massive with flat terminal faces.

Lartetotherium sansaniense is known only by one rather complete skull probably of a female, which is crushed in sagittal direction. Its subterminal nasal horn base is clearly visible. A detailed examination of the fragments of the frontal revealed that there was no trace of a frontal horn. The erroneous opinion of most paleontologists, that the animal had two tandem horns could be traced back to Lartet (1851: 29) question, i.e., whether there could have been a second horn, which was read as confirmation. So the former placement of the

species in *Ceratorhinus* or *Dicerorhinus* by many authors (see synonymy list below) is obsolete. On the other hand the genus comes near *Gaindatherium*, the Indian single-horned mesocephalic rhinoceros of the Middle Miocene. This genus, however, has more robust and higher crowned cheek teeth. In the upper premolars the swollen lingual cusps tend to unite at their bases. These dental characters together with slight cranial differences probably justify the generic separation. Most skull characters are obscured by crushing. The nasal incision is rather deep and the infraorbital canal opens near its margin. The occiput is much broader than in *Hoploaceratherium*, as in all Rhinocerotini. The temporal ridges come near to one another but do not unite, a probable female character.

Lartetotherium sansaniense exhibits a lot of characters of modern rhinoceroses. Its horn base is strong and the lower tusks comparatively small. Their roots are nearly straight, the crown slightly upturned. The long mandibular symphysis is somewhat expanded anteriorly. The diverging incisors are in a nearly horizontal position but meet the upper ones, indicated by striated wear facets. The flat lying symphysis is not angled against the lower margin of the corpus. The corpus is low as is the ascending ramus. The mandibular foramen opens below the level of the crown bases.

The sexual dimorphism of the incisors is comparable to that observed in *Hoploaceratherium*, but the enamel cover of the lingual side is more expanded even in males. The cheek teeth are devoid of any cingula. In the upper ones the protocone constriction is confined to an anterior fold, there is no posterior one and no distinct antecrochet. The premolars are molariform and have, similar to the recent *Dicerorhinus*, nearly equal labial ribs of the paracone and the metacone, converging towards the top of the crown. The metacone rib of the molars is less prominent. Crista and hook are short in all upper cheek teeth. The posterior cingulum of the last molar is much shorter than in *Hoploaceratherium* but with a similar labial cusplet.

In the lower cheek teeth the first milk molar is sometimes double rooted as it is generally in modern rhinoceroses. Single-rooted specimens have a lingual furrow of the root. The other cheek teeth have more massive lophids with convex outer walls, giving the teeth a somewhat swollen aspect. The paralophids are longer than in *Hoploaceratherium*.

The tridactyl structure of the fore foot is a general character in all Rhinocerotinae. The fifth metacarpal is reduced to a small knob and bears no finger. As in all Rhinocerotinae the fourth metacarpal has a triangular proximal articular facet. The metapodials are arranged in an arch, the medial and lateral ones being in a more posterior position compared with the central one. So metacarpus and metatarsus are more compact, indicating a tendency to monodactyly. These characters affect also the configuration of the whole carpus. The posterior articulation of the scaphoid with the lunar is conserved and the distal articulation of the quadrate with the intermedium is expanded to the rear. The radius has no contact with the quadrate whereas the ulna is articulating also with the lunar. This condition is also a common character of the subfamily Rhinocerotinae.

In the hind leg the femur shows a very prominent third trochanter. The foot, however, shows only slightly distinct characters, associated with the narrower metatarsus.

The axis is the most distinctive of the vertebrae. Its flanks are inclined, converging dorsally to a strong keel, leaving only a small area for the attachment of the long dorsal band. The flanks, however, give much place for the attachment of the short neck muscles needed for a quick powerful movement of the head during horn combats. This corresponds well with the large occipital surface. The vertebrae generally are less massive than in *Hoploaceratherium* and have more opisthocoeus terminal faces.

Aceratherium (Alicornops) simorreense is generally smaller than *Hoploaceratherium* but can be distinguished from young individuals of this genus in most elements by their greater similarity to *Aceratherium incisivum*. The whole genus is a part of the more modern clade of Aceratheriini, from which the last, Upper Miocene radiation of the tribe with the genera *Acerorhinus*, *Chilotherium* and *Sinorhinus* arose. *A. (Alicornops)* is the most primitive member of this clade, present in Europe from the very beginning of the Miocene. The cranial characters are not known from Sansan, but a few skulls from other sites show the presence of a small horn base, lacking in *Aceratherium* s. str. As in other members of the clade the lower incisors are more curved upwards than in *Hoploaceratherium*. In *Aceratherium* they meet their upper counterparts which are absent in all more modern genera of the clade. The cheek teeth have less prominent cingula than in *Hoploaceratherium*, which may be interrupted on the lingual side of the upper premolars. These cingula are nearer to the enamel base and more acute. They are more expressed at the labial crown base of upper and lower cheek teeth. The posterior cingulum of the last upper molar is longer than in *Lartetotherium*. It has no labial cusplet but descends constantly to the labial crown base.

The postcranial bones are not completely known. They are generally similar to *Hoploaceratherium* but considerably smaller. The morphological differences are most expressed in the metapodials. As in *Aceratherium* s. str. their proximal base is less extended to the rear. In the same way the cross section of the shaft is more flattened.

Brachypotherium brachypus is represented only by a few elements. Some of them may have come from other sites and have been erroneously mixed into the old collections of Sansan, but others coming from more recent excavations confirm the occurrence of the species at Sansan. This short-legged rhino is the biggest of the species of Sansan. It is a rather modern representative of the tribe

Teleoceratini with a three-toed fore foot and hornless nasals. Whether the Middle Miocene species is synonymous with the Upper Miocene *Brachypotherium goldfussi* is still unclear. The scarce material from Sansan is not sufficient to discuss this question.

There are only a few teeth. An upper molar, probably an M2, is rather worn but exhibits some characters of the species. The cingulum is thick. The cranial one surrounds the protocone and closes the mediusinus. It ends at the base of the hypocone. The protocone is somewhat constricted but the posterior protocone groove is wide open. The antecrochet is less prominent than in *Hoploaceratherium* but rather strong compared with other specimens of *Brachypotherium*. There is no hypocone groove.

There is also an upper first milk molar, exceeding the corresponding teeth of the three other species in size. Both cross lophs are well developed and the protocone is nearly as massive as the hypocone. Besides the lingual cingulum there is also a strong continuous cingulum along the labial crown base.

Two upper premolars in the collections of the Museum of Toulouse are also mentioned here because of the sandy matrix, which is not present in Sansan. So they may have been added erroneously to the sample of Sansan in the old collections.

The tip of an unworn lower incisor shows the big proportions of the species. It is triangular in section and becomes very broad to the base. The fragment of a large-sized lower last molar shows the most typical character of *Brachypotherium*, the flattened labial groove. The postcranial bones are represented only by carpals and metacarpals, all affected by the strong shortening of the distal limb segment. Generally the proximal and distal articular surfaces are flattened compared with the other species from Sansan. The radial is characterized by a rather flat proximal facet for the radius, with no lateral convex portion. The saddle-shaped facet for the second carpal has an enlarged concave cranial portion. The proximal facet of the intermedium has no posterior extension. Its posterior facet for the radial is situated in a rather deep position. In the ulnar the distal facet has an inclined transverse axis, falling laterally. Generally this bone is short. The medial facets are in different planes, the narrower distal one projecting more medially. The distance between these facets is narrow. The second carpal is a rather low bone. Its main character is the torsion of the lateral facet for the third one, which is latero-distally facing, in front with about 45°, to the rear with 30°, where it is expanded, at the expense of the distal facet. The cranial part of a fragmentary fourth carpal shows the lateral position of the facet for the fifth metacarpal, which is typical for the genus.

The metacarpals are represented only by two proximal fragments which nevertheless give a vague impression of the short proportions. The proximal base of the Mc III is more robust than in the other species of Sansan. The large facet for the third carpal has a flat medial portion. The facet for the fourth carpal is narrow but caudally elongated. The rugosities of the dorsal side are prominent, divided by a vertical groove into a horizontal crest medially and a thick bump laterally. The proximal end of a Mc IV shows equally strong rugosities like a platform in front of the proximal facet. This is rather flat and has a quadrangular outline. Both medial facets are vertical and nearly in the same plane.

The low crowned dentition of all four species indicates that they have been browsers. This is confirmed by the mesowear analysis, which shows a strong relief of the wear surface. *Lartetotherium* was the only selective browser with absolutely reduced cingula even in the upper premolars. This type of dentition is most comparable to the actual *Dicerorhinus sumatrensis* with a similar diet. The other three species show more or less expanded cingula which indicate a non selective browsing. The only recent species with this type of dentition is *Rhinoceros sondaicus* which eats even lignified twigs. So all of them had a horizontal head position with a vertical occiput, which is known in *Aceratherium* (*Alicornops*) and *Brachypotherium* only from other localities.

An overlook on other occurrences of the species may give an idea of their habitat preferences. *Hoploaceratherium* is mostly found in swamp or fluvial sediments, where it is rather frequent or even dominant as in Sansan. *Lartetotherium* is comparatively rare in most sites but generally present in very different sedimentary regimes. So it may have been a rather generalist genus. *Aceratherium* (*Alicornops*) is rare in molasse sediments but more frequent in small intramontane basins or karst fillings. Its maximal frequency falls in MN7/8 at a time of regressions and comparatively dry climate. *Brachypotherium* occurs mainly in faunas which indicate an environment intermediate between too wet and too dry as described in Heissig (1972: 106).

The very local conditions of Sansan are indicated by the dominance of *Hoploaceratherium*, a faunal element of wet environments. The preservation of entire skeletons is possible only in case of very short transport distances. The ubiquitous *Lartetotherium* gives no contrast to this picture. Both rare species, which indicate less humid conditions, may have been transported from a more distant region along the river that left the sediments of Sansan.

All four species of Sansan show a rather long stratigraphical range. *A. (Alicornops)* forms a continuous lineage from the very beginning of the Miocene with *A. (Alicornops) pauliacense* to the Upper Miocene, where *A. (Alicornops) simorreense* occurs with little changes in Spain. *Lartetotherium* and *Brachypotherium* arrive in the higher part of the Lower Miocene in MN4 and persist also till the base of the Upper Miocene. *Hoploaceratherium*, however, appears first in the late MN5 of Göriach in Austria but is known in Western Europe not

earlier than MN6. As Sansan is the reference locality of this mammalian unit its occurrence is probably one of the earliest in Western Europe. The genus evolves up to the Upper Miocene to the younger species *H. belvederense*, characterized by shortened nasals.

The morphology of the rhinoceroses of Sansan exhibits a medium stage of modernity. All of them present nearly the same rather stable tooth morphology and have lost all archaic traits except some specimens exhibiting a tiny bridge between the lingual cusps of the upper premolars. On the other hand there are no tendencies to develop higher tooth crowns or other modernisations of the cheek teeth. The front dentition shows some divergent trends, but the only specialisation observed is the total loss of upper incisors in *Hoploaceratherium*, a tendency which is typical for most aceratheres in the Upper Miocene.

The skull is known in Sansan only from two species. It shows the fully developed characters of the tribes Aceratheriini and Rhinocerotini. *Hoploaceratherium* has only a vestigial horn rudiment and mighty lower incisors, developed as tusks for fighting and display. *Lartetotherium* on the other hand has only medium-sized incisors with a well-developed feeding adaptation, whereas the horn was strong and was used probably in intraspecific combats like in its living relatives, specially *Rhinoceros unicornis*. The other skull characters are adapted to these main morphological features. So the skull in *Hoploaceratherium* is more lightly built, with a rather narrow occiput providing a smaller area for muscular attachment, because the short lateral neck muscles have not been strengthened for powerful horn movements. The nasal incision is deep, probably giving a greater attachment zone for the lip muscles as counterpart for the lower incisors. The long nasals, however, are a primitive trait, compared with the later aceratheres of Upper Miocene age. The skull of *Lartetotherium* is massive to withstand the shocks of the horn combat. The nasal incision is short to leave more support to the nasals. The occiput is broad and gives a great area of muscular attachment. In contrast to its living relatives the skull is long and the occiput vertical.

The differences of both diverging skull architectures have an important influence on the spinal process of the axis. In *Lartetotherium* the flanks of the process are inclined and offer a large area for the attachment of the short neck muscles whereas the area for the attachment of the long dorsal tendon is small. So the head could be moved rapidly and powerfully, but its normal horizontal position needed additional muscular strain. In *Hoploaceratherium* the flanks of the spinal process are vertical, so that there remains more place on the caudal side for the long dorsal tendon. The less massive skull needed not so much muscular action because its normal horizontal position was also the fighting position of the incisors.

In the limb skeleton the difference between the subfamilies Aceratheriinae and Rhinocerotinae is clearly expressed. *Hoploaceratherium* and *A. (Alicornops)* have preserved the tetradactyl fore foot as inherited from the tapirs, only a little modified by the backward rotation of the Mc V. *Brachypotherium*, however, has independently reduced this fifth finger, which was present in the earlier Teleoceratini. *Lartetotherium* is one of the first members of the Rhinocerotini, which have been tridactyl from the very beginning. The fifth finger being lost probably already in their unknown Oligocene ancestors. The limb proportions are generally mediportal with long, slender metapodials. The only exception is *Brachypotherium* with short and massive metapodials and graviportal limb proportions. But this general character of the tribe Teleoceratini is less expressed than in the smaller contemporaneous *Prosantorhinus* or the later *Teleoceras*.

INTRODUCTION

HISTOIRE DES RHINOCÉROS DE SANSAN

Les restes de rhinocéros sont parmi les premiers fossiles de mammifères de Sansan à avoir été décrits. Dans sa première publication sur Sansan, Lartet (1836) décrit deux variations d'une espèce reconnue comme nouvelle, le fameux *Rhinoceros tetradactylus*, dont le nom spécifique est resté valide jusqu'à aujourd'hui. Plus tard cet auteur (1837; et in Laurillard 1848) nomme les trois autres espèces connues à Sansan, deux d'entre elles étant basées sur des spécimens plus complets de Simorre, autre gisement du Gers. Les rhinocéros de Sansan sont aujourd'hui des espèces classiques pour qui étudie cette famille de mammifères. Ils servent de référence pour des comparaisons dans un grand nombre d'études, mais ils n'ont jamais été l'objet d'une étude ostéologique détaillée et complète. Seules deux études ont contribué à la connaissance des os de membres de deux espèces de Sansan, celle de Klaitz (1973), qui a analysé la fonction de la main, et celle de Guérin (1980), dans le cadre de son importante contribution sur les rhinocéros du Miocène supérieur au Pleistocène, qui a décrit et mesuré les os de membres d'espèces de Sansan comme base de comparaison. La découverte plus récente de deux squelettes partiels de *Hoploaceratherium tetradactylum* à Sansan, permet aujourd'hui de déterminer les proportions précises des membres de cette espèce.

Comme dans la plupart des gisements miocènes, les rhinocéros sont de fréquents éléments dans la faune de grands mammifères de Sansan. Pour autant ils ne constituent pas de bons marqueurs biostratigraphiques, notamment en raison de l'uniformité morphologique de leurs dents, qui rend difficile la détermination spécifique, et de la longévité des espèces ou des lignées évolutives. Leur pouvoir de résolution biochronologique est néanmoins supérieur à celui des mastodontes et deinothères dont l'évolution est encore plus lente. Le petit nombre d'espèces de Rhinocerotidae limite la portée des inférences écologiques. Une description détaillée d'espèces classiques comme celles de Sansan peut donc fournir une base utile pour la détermination, la comparaison et l'évaluation stratigraphique de restes plus incomplets.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La présente étude est basée principalement sur le matériel conservé dans les collections paléontologiques du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN, acronyme pour le matériel de Sansan : Sa) et des Muséums d'Histoire naturelle de Bâle (NMB, acronyme pour le matériel de Sansan : Ss) et de Toulouse (MHNT, acronyme pour le matériel de Sansan : San) ; dans de rares cas le matériel d'autres institutions a été également étudié (voir Annexe 1). Cette étude est ainsi complémentaire de l'étude de Guérin (1980) qui inclut les restes de rhinocéros de Sansan conservés dans les collections de l'Université Claude-Bernard Lyon-I (FSL), du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon (ML), du Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, de l'Institut Catholique de Toulouse (LGICT) et du Muséum d'Histoire naturelle de Bordeaux (MHNB).

Toutes les mesures sont données en millimètres. Dans les tableaux de mesures, lorsque le nombre d'éléments de la denture ou du squelette post-crânien est important, les maximum, moyenne et minimum et le nombre de spécimens mesurés (n) sont indiqués pour chaque paramètre. Lorsque le nombre de spécimens est supérieur à 5, l'écart type et le coefficient de variation (v%) sont aussi calculés. Les mesures prises sur les spécimens type et sur les deux squelettes partiels de *H. tetradactylum*, indiqués par Sq A (Sa 10170) et Sq B (Sa 10172), sont données séparément. La plupart des mesures sont prises dans les trois dimensions du corps des éléments post-crâniens (DAP, diamètre antéro-postérieur ou crânio-caudal; DT, diamètre transversal ou médio-latéral; H, hauteur ou diamètre dorso-ventral ou proximo-distal); pour les os longs des membres, la longueur maximale est indiquée; « L'anatomique » est la longueur mesurée entre le centre des facettes articulaires proximale et distale. Pour les dents, les mesures sont les suivantes : DAP, distance mésio-distale pour la rangée des molaires, prémolaires et incisives supérieures, mais distance labio-linguale pour les défenses inférieures; DT, distance labio-linguale, mais distance mésio-distale pour les défenses; H, hauteur de la base (collet) au sommet de la couronne; L, même mesure que la précédente, mais pour les défenses. Les autres abréviations utilisées dans les tableaux sont indiquées dans la légende correspondante.

SYSTÉMATIQUE ET MORPHOLOGIE CRÂNIO-DENTAIRE

La grande majorité de rhinocéros fossiles ont été définis sur la base de crânes ou de dents. La taxonomie du groupe est donc essentiellement fondée sur ces éléments, qui sont mieux connus que toute autre partie du squelette. Les molaires et prémolaires ont une morphologie très uniforme et n'offrent qu'un nombre limité des caractères diagnostiques. La denture antérieure est plus caractéristique, mais souvent mal préservée. Les crânes définissent mieux les groupes systématiques, mais ils sont rares dans le registre fossile. Au cours du Miocène, deux morphotypes principaux pour la forme du crâne apparaissent. Ils se distinguent des rhinocéros oligocènes par quelques modifications, tels que la longueur et le profil général, la position de la corne, le degré de molarisation des prémolaires. Chez le morphotype le plus primitif, qui caractérise la sous-famille des Aceratheriinae, le sommet du crâne n'est pas modifié pour porter des cornes, les nasaux sont minces et restent séparés pendant toute la vie. S'il y a une corne, elle est petite et plutôt terminale, mais elle est très souvent absente. L'arrière-crâne est étroit et les zones d'insertions/attaches musculaires occipitales sont peu étendues. Le profil supérieur est concave et les frontaux sont plats. La mandibule porte des défenses très souvent hypertrophiées. Les prémolaires sont molariformes ou plutôt semi-molariformes avec un cingulum interne massif. Chez le morphotype plus moderne, adopté seulement par les Rhinocerotinae, la corne est plus développée, placée sur des nasaux épais, soudés et pourvu d'une bosse conique. L'arrière-crâne est plus large et présente des zones d'insertions/attaches musculaires étendues

pour une musculature plus forte du cou. Les prémolaires sont plutôt para-molariformes et leur cingulum lingual plutôt faiblement développé ou absent.

Une seule espèce, *Lartetotherium sansaniense*, a un crâne de type moderne. Les trois autres espèces de Sansan ont un crâne du type primitif.

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Sous-famille ACERATHERIINAE Dollo, 1885

REMARQUES — Pendant le Miocène moyen et supérieur tous les rhinocéros à crâne de type primitif sont des Aceratheriinae. Je réunis dans cette sous-famille les tribus des Aceratheriini et des Teleoceratini, dont l'histoire commence avec des formes à petites cornes, défenses hypertrophiées et patte antérieure tétradactyle. Deux sous-familles de Rhinocerotidae renferment des lignées marquées par une tendance à la réduction de la corne ou du doigt latéral.

Tribu ACERATHERIINI Dollo, 1885

DIAGNOSE (Heissig 1973: 27) — Aceratheriinae à crâne étroit et incisives supérieures grandes à réduites. Membres grêles, avec apophyse du calcanéum courte. Astragale primitif. Articulation postérieure entre le scaphoïde et le semi-lunaire absente.

REMARQUES — Les Aceratheriini (ci-après désignés par acérathères) ont gardé plus de caractères primitifs que les Teleoceratini. Le crâne reste long et étroit et les membres sont grêles et médiportaux. Cependant, quelques tendances évolutives, plutôt tardives, s'expriment avec une intensité différente selon les lignées. Le contact entre les incisives supérieures et inférieures est faible chez le genre *Plesiaceratherium* Young, 1937 et nul chez *Hoploaceratherium* Ginsburg & Heissig, 1989, les incisives supérieures y étant absentes. Chez *Mesaceratherium* Heissig, 1969, *Protaceratherium* Abel, 1910, *Aceratherium* Kaup, 1832 et son sous-genre plus ancien *A. (Alicornops)* Ginsburg & Guérin, (1979), ce contact est fonctionnel et produit une striation sur les surfaces d'usure. Les défenses sont par conséquent plus courbées chez ces genres. Les espèces des genres *Chilotherium* Ringström, 1924, *Aphelops* Owen, 1845, *Sinorhinus* Kretzoi, 1942 et *Acerorhinus* Kretzoi, 1942 ont toutes perdues des incisives supérieures, un caractère clairement homoplastique. On observe une base de corne peu développée sur des naseaux séparés seulement chez *A. (Alicornops)*, *Hoploaceratherium* et *Aphelops*. Il existe par ailleurs une tendance générale au raccourcissement des membres, mais les proportions n'évoluent pas vers le type graviportal. Seule une espèce du genre *Chilotherium* est sûrement tridactyle. La tendance générale au raccourcissement des naseaux affecte toutes les lignées.

Genre **HOPLOACERATHERIUM** Ginsburg & Heissig, 1989

Espèce type. *Hoploaceratherium tetradactylum* (Lartet, 1836), Miocène moyen (MN5 à 8), Europe.

DIAGNOSE (Ginsburg & Heissig 1989: 418) — Aceratheriini primitifs avec une base de corne peu développée sur l'extrémité de naseaux non fusionnés. Crâne haut avec une cavité cérébrale étroite et un chignon occipital étroit. Prémaxillaires édentés et longs. Deuxième incisive inférieure longue et moyennement courbée. Pas de place pour une i1 au niveau de la symphyse étroite; si présentes, i1 déplacées labialement. Os des membres grêles et de type primitif. Patte antérieure tétradactyle. Naviculaire à contour semi-lunaire.

AUTRES ESPÈCES ATTRIBUÉES AU GENRE — *Hoploaceratherium belvederense* (Wang, 1929), Miocène moyen? et supérieur (MN7/8?–9), Europe de l'Ouest et centrale; probablement aussi «*Aceratherium*» *gobiense* (Beliajeva, 1960), Miocène moyen, Asie centrale.

REMARQUE — Quelques auteurs n'acceptent pas le renflement présent sur la pointe nasale comme indicateur de la présence d'une petite corne, sans donner toutefois une autre explication de la présence de ce caractère pourtant typique de la plupart des acérathères primitifs et absents chez les genres les plus évolués. La présence ou l'absence de ce renflement est un critère qui sépare clairement les genres *Hoploaceratherium* et *Acerorhinus*. Cerdeño (1996: 17) a mis en synonymie *Hoploaceratherium* et *Acerorhinus* en considérant ce caractère comme non discriminant. Sur l'entocunéiforme des espèces d'*Acerorhinus* cet auteur décrit une apophyse distale courte, ce qui est aussi une caractéristique des espèces des genres *Aceratherium* et *Chilotherium*. Au contraire, cette apophyse est longue chez *Hoploaceratherium*, *Plesiaceratherium* et *Protaceratherium*. Cette différence est pour moi un des arguments pour distinguer *Hoploaceratherium* d'*Acerorhinus*. Le deuxième caractère mentionné par cet auteur comme argument pour la synonymie de ces genres, la hauteur de l'occipital, est un caractère assez commun chez les Aceratheriini, notamment chez les genres *Aceratherium*, *Aphelops*, *Acerorhinus*, *Plesiaceratherium* et *Hoploaceratherium*, et donc peu valable pour valider la synonymie proposée par Cerdeño (1996).

***Hoploaceratherium tetradactylum* (Lartet, 1836)**

Rhinoceros tetradactylus longimaxillaris Lartet 1836: 219.

Rhinoceros tetradactylus brevi-maxillaris Lartet 1836: 219.

Rhinoceros tetradactylus Lartet in Laurillard 1848: 101. – Lartet 1851: 28. – Duvernoy 1855: 71, pl. 7, fig. 1. – Peters 1870: 38. – Schlosser 1886: 25.

Rhinoceros laurillardi Lartet 1851: 29.

Rhinoceros incisivus Blainville 1846: 155, pls 9, 10, 11, 12 (part). – Lydekker 1886: 148 (part).

Acerotherium tetradactylum. Duvernoy 1853: 171. – Duvernoy 1855: 75. – Mermier 1895: 19.

Acerotherium typus Duvernoy 1855: 79, pl. 6, figs 5, 7, 9, 11, 13, 14, 19, 21, 23, pl. 7, fig. 1.

Aceratherium incisivum. Brandt 1878: 27 (part). – Hofmann 1893: 53, pl. 10, figs 1-8. – Teppner 1915: 4, pl. 1 (part).

Acerotherium incisivum. Filhol 1891: 201.

Aceratherium tetradactylum. Pavlow 1892: 201. – Osborn 1900: 246, figs 8D, 9, 9a. – Schlosser 1902: 117. – Bach 1909a: 261, fig. 1. – Breuning 1923:

13. – Stromer 1928: 59 (part). – Wang 1928: 185, pl. 7, figs 1–5, 7 (part). – Wang 1929: 1, pl. 1, fig. 1 (part). – Pia & Sickenberg 1934: 85-87, 89,

98, 104, 108, 120 (part). – Thenius 1951: 344. – Dehm 1957: 35, 38. – Ginsburg 1963: 11. – Mottl 1970: 84, 85, 87, 89, 92, 93, 98, 108, 110 (part).

– Kläits 1973: 317. – Ginsburg 1974: 597. – Santafé 1978: 43. – Guérin 1980: 198. – Cerdeño 1989: 173. – Hünermann 1989: 96.

Rhinoceros (Aceratherium) incisivus. Roger 1898: 21. – Roger 1900: 34 (part).

Rhinoceros tetradactylum. Airaghi 1925: 32

«*Aceratherium*» *tetradactylum*. Yan & Heissig 1986: 81.

Hoploaceratherium tetradactylum. Ginsburg & Heissig 1989: 418. – Heissig 1997: 540. – Heissig 1999: 179, 187.

Acerorhinus. Cerdeño 1996: 17.

LECTOTYPE — Lartet (1836) n'a pas désigné de type. La première figure d'un crâne de Sansan (Blainville 1846: pl. 9), décrit sous le nom *Rhinoceros incisivus*, représente le spécimen MNHN Sa 10137. Je propose ce crâne fragmentaire comme lectotype de l'espèce, par présente désignation.

DIAGNOSE — Espèce de *Hoploaceratherium* se distinguant des autres par des nasaux longs, des os des membres grêles, des incisives inférieures peu courbées.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE — L'espèce est connue de quelques localités un peu antérieures à Sansan: Göriach (MN5) en Autriche et Georgensgmünd (MN5-6) en Allemagne du Sud. Après le niveau de Sansan

l'espèce devient, par raccourcissement des nasaux, *Hoploaceratherium belvederense* (Wang, 1929), probablement vers la fin de la zone MN8 (Wartenberg, Bavière). La répartition régionale est essentiellement en Europe de l'Ouest et centrale. Les quelques restes trouvés en Anatolie et déterminés par Heissig (1976) comme « *Aceratherium tetradactylum* » ne sont pas suffisamment diagnostiques pour affirmer la présence de l'espèce dans cette région.

MATÉRIEL DE SANSAN ATTRIBUÉ À L'ESPÈCE — Voir Annexe 1.

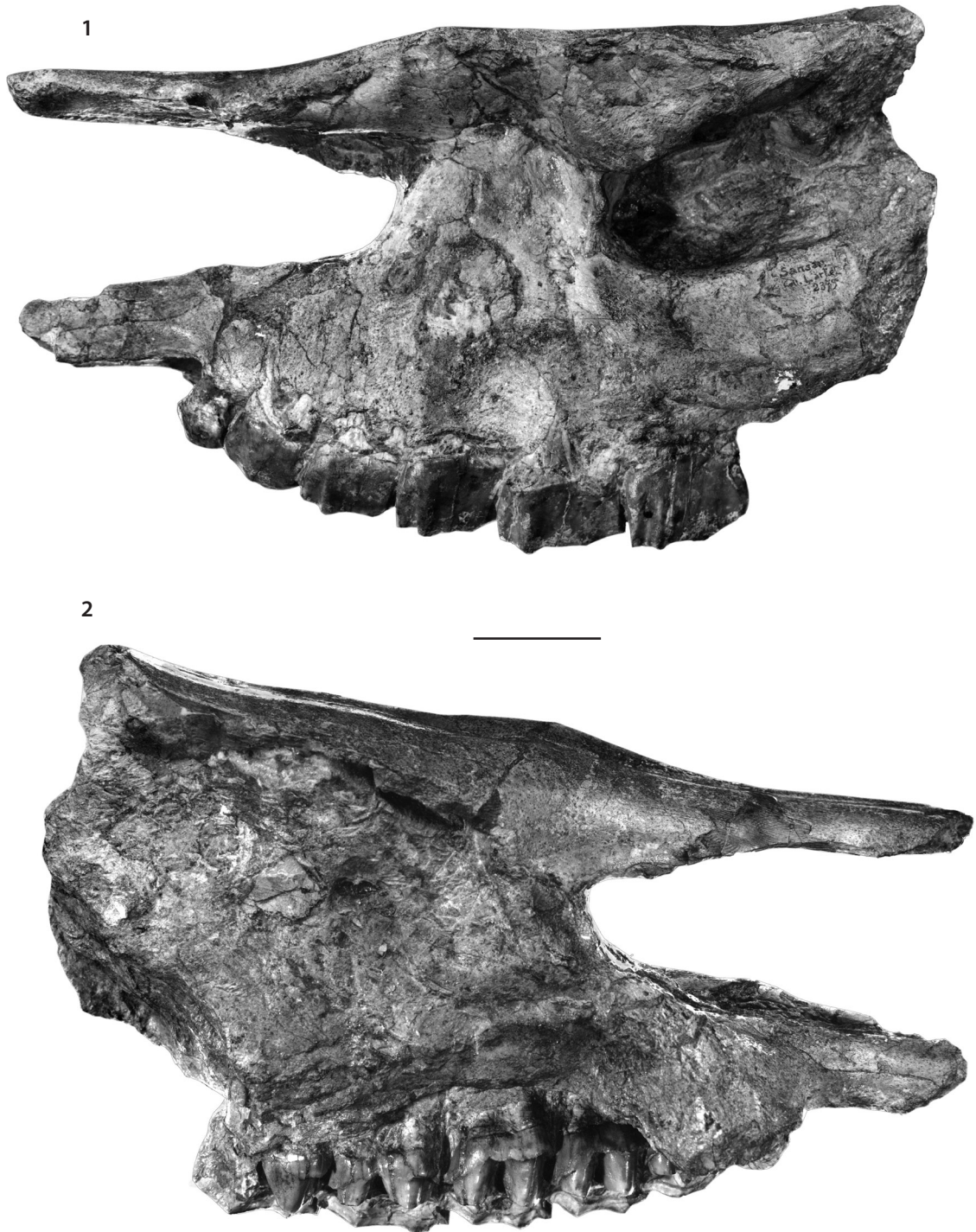
DESCRIPTION DU LECTOTYPE (Figures 1-2, Tableau 1) — Le fragment crânien est fortement comprimé latéralement. La portion postérieure à l'orbite est brisée. La rangée dentaire droite est conservée de D1 à M2, qui est fragmentaire. La taille du spécimen est sensiblement inférieure à celle des autres crânes étudiés, suggérant un âge subadulte. Les os du nez sont comparativement courts et fusionnés dans leur partie postérieure, séparés en avant où ils portent une très petite bosse. Ils sont courbés vers le haut sur toute leur longueur. Leurs bords sont aigus et s'élèvent et forment une arête émoussée autour de la pointe. La suture avec les frontaux est sinueuse; une pointe des frontaux s'intercale entre les nasaux. Un contact entre le nasal et le lacrymal peut être observé sur le côté droit, empêchant tout contact entre maxillaire et frontal. Le foramen lacrymal est dédoublé, situé sur la face postérieure de l'apophyse lacrymale brisée. L'apophyse sus-orbitaire est large et épaisse, séparée par une échancrure d'une apophyse post-orbitaire pointue. La surface des frontaux est concave. La zone d'attache du muscle masseter est faiblement développée et se termine en arrière du bord antérieur de l'orbite. Le prémaxillaire, édenté, n'est plus complet comme Blainville l'a figuré, sa pointe étant aujourd'hui brisée. Il descend un peu en avant. Son extrémité postérieure est située au-dessus de la partie mésiale de P2.

REMARQUE — Lartet (1851) a mentionné dans sa description de *Rhinoceros laurillardi* « l'empreinte d'une petite corne ». Pour cette raison je pense que le nasal décrit par cet auteur appartient plus vraisemblablement à *Hoploaceratherium tetradactylum*. *Aceratherium (Alicornops) simorreense* était aussi pourvue d'une petite corne, mais cette espèce est très rare à Sansan. Il subsiste donc un petit doute sur l'appartenance du nasal décrit par Lartet (1851).

DESCRIPTION DES RESTES CRÂNIO-DENTAIRES

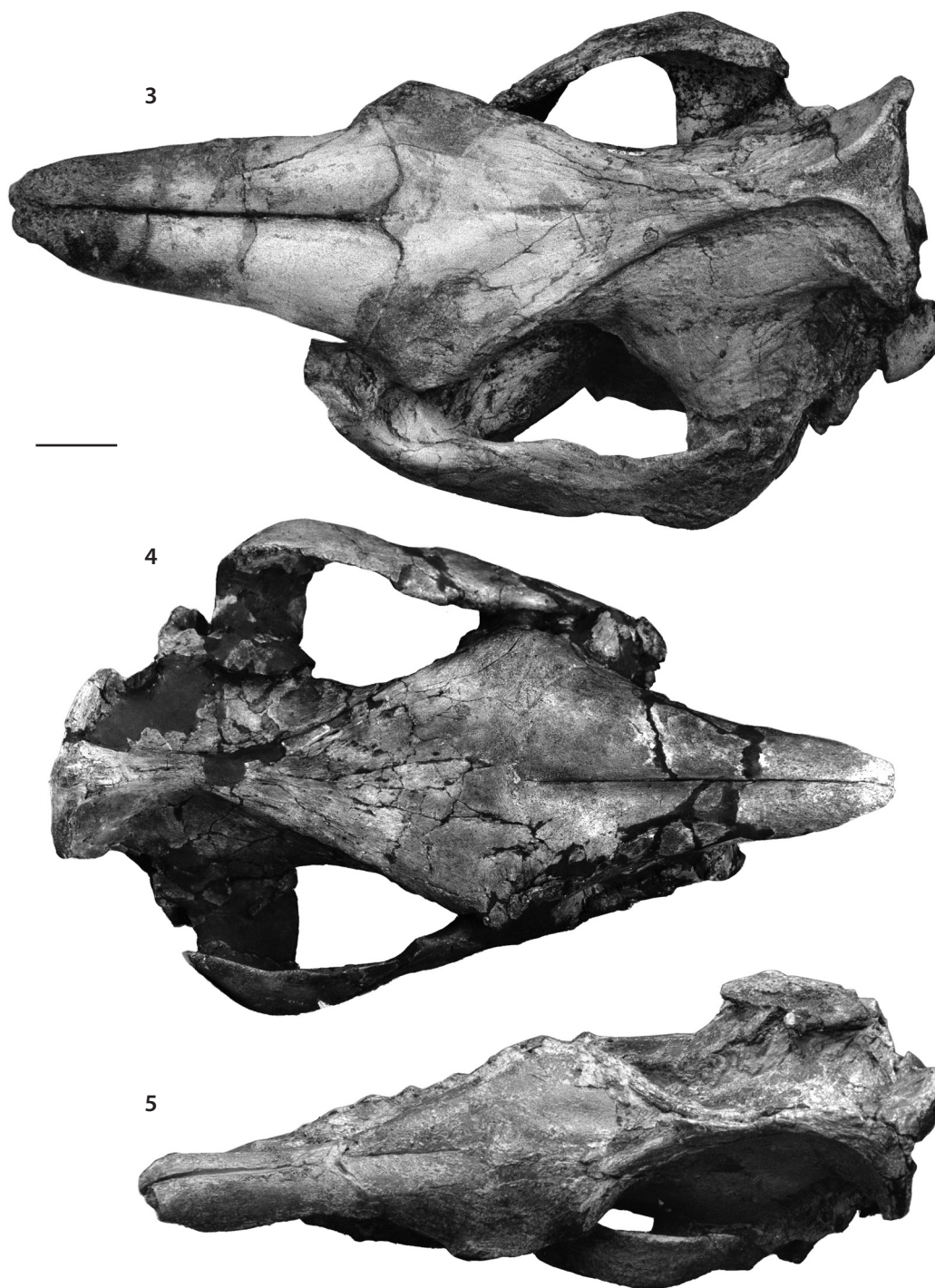
CRÂNE (Figures 1-13, Tableau 1)

Tous les crânes étudiés sont déformés. Il n'est pas possible de décrire tous les caractères sur un même exemplaire. La description du crâne résulte donc de l'étude de l'ensemble des pièces conservées au MNHN. Le crâne est généralement long et étroit. Sa largeur au niveau des frontaux est grande comparée à la largeur zygomatique. Il y a un gonflement sus-orbitaire très variable, parfois rugueux, parfois non. Le profil transversal des frontaux est plat ou faiblement concave, le profil sagittal fortement concave. Les lignes temporales fusionnent pour former une ligne sagittale plus ou moins étroite. Elles donnent à l'aspect vertical du front un contour de losange. Juste en avant du chignon occipital la ligne sagittale se dédouble pour former les ailes du chignon. Elles forment avec la crête occipitale un triangle aux flancs concaves. Juste en avant des orbites, la face dorsale se rétrécit et se poursuit par des nasaux longs et étroits avec des flancs progressivement convergents. Sur tous les crânes étudiés, les nasaux portent de petites bosses sur leurs extrémités, indiquant la présence d'une petite corne terminale, probablement chez les deux sexes. Les nasaux sont plutôt séparés sur toute leur longueur; seul un individu âgé montre une fusion partielle des pointes. En vue latérale l'échancrure nasale est profonde et s'étend jusqu'au-dessus de P3 ou P4. Par conséquent, le foramen infraorbitaire, parfois dédoublé, se trouve en dessous de l'échancrure plutôt qu'au-dessus de la P3. Le maxillaire se prolonge en avant de la rangée dentaire presque jusqu'au niveau des pointes des nasaux. Le bord postérieur du prémaxillaire est situé au-dessus de D1. Il a la forme d'un copeau mince appuyé contre la face supérieure du maxillaire et s'allonge en avant jusqu'au-delà du bord antérieur des nasaux. Il ne montre aucune trace d'incisives ou d'alvéoles. Les deux prémaxillaires ne sont pas en contact antérieurement. Les nasaux sont parallèles aux bords inférieurs des maxillaires. Ils forment une voûte transversale peu convexe avec une suture un peu renfoncée. Le long de la face ventrale la suture commune s'élève comme

**FIGURES 1-2**

Crâne lectotype de *Hoploaceratherium tetradactylum*, MNHN Sa 10137. **1**, vue latérale gauche; **2**, vue latérale droite. Échelle = 50 mm.

Lectotype skull of Hoploaceratherium tetradactylum, MNHN Sa 10137. **1**, left lateral view; **2**, right lateral view. Scale = 50 mm.



FIGURES 3-5

Hoploaceratherium tetradactylum, crâne. **3**, MNHN Sa 6479, vue dorsale (sans les parties déformées du maxillaire); **4**, MNHN Sa 3378, vue dorsale; **5**, MNHN Sa 10170-1, vue dorsale. Échelle = 50 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum, skull. **3**, MNHN Sa 6479, dorsal view (without displaced parts of the maxilla); **4**, MNHN Sa 3378, dorsal view; **5**, MNHN Sa 10170-1, dorsal view. Scale = 50 mm.

**FIGURES 6-8**

Hoploaceratherium tetradactylum, crâne. **6**, MNHN Sa 6479, vue latérale; **7**, MNHN Sa 10170-1, vue latérale; **8**, crâne déformé juvénile MNHN Sa 6351, montrant la position du lacrymal, vue dorso-latérale. Échelle = 50 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum, skull. **6**, skull MNHN Sa 6479, lateral view; **7**, MNHN Sa 10170-1, lateral view; **8**, deformed juvenile skull MNHN Sa 6351, showing the position of the lacrimal, dorsolateral view. Scale = 50 mm.

TABLEAU / TABLE 1

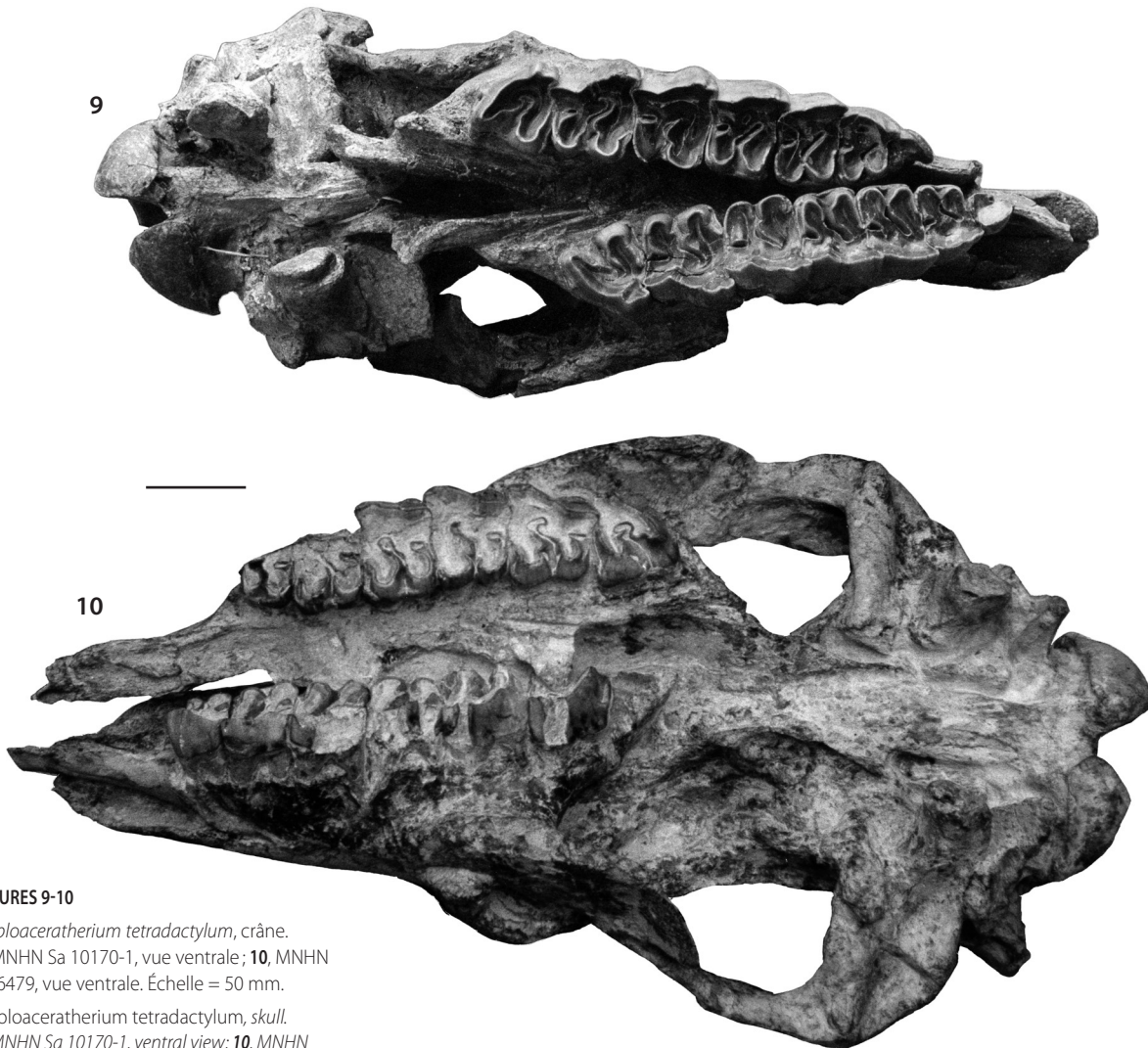
Dimensions du crâne de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Les mesures prises par Guérin (1980: 47) sont indiquées par G et leur numéro. Voir Matériel et méthodes pour les abréviations et : ant.: antérieur; apoph.: apophyse; dr: droite; éch.: échancrure; extr.: extrémité; foram.: foramen; g: gauche; lat.: latéral; max.: maximal(e); mil.: milieu; nas.: nasal; orb.: orbite; prémax.: prémaxillaire; post.: postérieur; vert.: vertical; zygom.: zygomatique. Estimations entre parenthèses.

Dimensions of the skull of Hoploaceratherium tetradactylum. The measurements of Guérin (1980: 47) are indicated by G and their number. See Material and methods for abbreviations and: ant.: anterior; apoph.: apophysis; dr: right; éch.: notch; extr.: extremity; foram.: foramen; g: left; lat.: lateral; max.: maximal; mil.: middle; nas.: nasal; orb: orbit; prémax.: premaxillary; post.: posterior; vert: vertical; zygom.: zygomatic. Estimates between brackets.

crâne	lectotype		orig. Lartet		sq A		sq B		crâne violet		fragm.		face		arrière	nas.	nas.	jeune
déformation	latérale	diagonale		lat.+antéro-post.		fragmentaire		verticale		vert.	vert.	latérale		sans	vert.	sans	diagonale	
numéro Sa	10137	6479		10170-1		10172		6477		6335	6838	10123		15620	6332	6293	6351	
côté	dr	g	dr	dr	g	dr	g	g	dr	g	dr	g	dr					g
G1: L prémax. – condyle	-	590	595	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L maxill. – condyle	-	542	560	-	508	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L prémax. – D1	>65	100	(90)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
G2: L nasal – condyle	-	580	570	553	-	-	-	550	555	-	-	-	-	-	-	-	-	-
G3: L nasal – chignon max.	-	540	544	535	-	-	-	525	535	-	-	-	-	-	-	-	-	(365)
L nasal – chignon milieu	-	536		520		-	-	540		-	-	-	-	-	-	-	-	(360)
G4: Profondeur éch. nasale	140	179	181	182	-	-	-	175	180	-	-	(156)	(145)	-	-	-	-	(91)
G6: L fosse temporale	-	268	267	276	276	-	-	(268)	234	-	-	-	-	-	-	-	-	186
L bord ant. orb. – chignon	-	340	327	331	355	-	-	(303)	296	-	-	-	-	-	-	-	-	246
G9: L orbite – éch. nasale	g 66	59	62	78	60	-	-	73	-	70	-	65	-	-	-	-	-	(51)
G13: L M3 - condyle	-	268	280	251	273	-	-	252	245	-	-	-	-	-	-	-	-	-
G14: L nasal – bord orbite	g. 223	249	240	265	-	-	-	242	-	-	-	(222)	-	-	-	-	-	(146)
G15: DT chignon	-	136		98		(146)		128		-	-	-	-	111	-	-	-	81
G16: DT apoph. mastoïdes	-	192		(185)		(213)		212		-	-	-	-	227	-	-	-	-
G19: DT frontal max.	-	192		(173)		-		200		-	-	(212)	-	-	-	-	-	-
G21: DT zygomatique	-	322		-		-		333		-	-	-	-	(250)	-	-	-	-
G22: DT nasaux base	-	119		-		-		122		-	-	-	-	-	-	-	-	-
DT nasaux milieu	(76)	93		(70)		-		74		-	(67)	(74)	-	60	122	-	-	-
DT nasaux terminal	48	43,5		(47)		-		40		-	38	(37)	-	30	45	-	-	-
G23: H chignon sur foram. magnum	-	(140)		197		-		122		-	-	-	-	-	-	170	-	-
H chignon sur base condyles	-	189	(179)	242	235	-	(165)	180	179	-	-	-	-	230	-	-	-	-
H orbite sur alvéoles M	65	48	(62)	74	83	68	-	-	-	-	-	68,5	-	-	-	-	-	39
H interne orbite	56	47	-	65	62	-	-	-	-	-	-	(49)	-	-	-	-	-	(43)
H arcade zygom. max.	75	(70)	(70)	85	-	-	-	(70)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
H arcade zygom. fosse glén.	-	92	(67)	54	62	(75)	-	-	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-
G29: DT palais P/M	-	-		-		77		-		-	-	-	-	-	-	-	-	-
G30: DT palais M3	-	-		-		78		70		-	-	-	-	-	-	-	-	-
G31: DT foram. magnum	-	39		-		(49)		-		-	-	-	-	45	-	-	-	-
G32: DT face ext. condyles	-	138		-		(142)		-		-	-	-	-	126	-	-	-	-
Position des éléments morphologiques au-dessus de																		
Éch. nasale	P3/4	ant. P4	P4/M1	post. P3	mil. P3	-	mil. P3	-	P4/M1	-	-	mil. P4	-	-	-	-	-	mil. D2
Foram. infra-orb.	double P3/4	mil. P3	-	post. P3	-	-	mil. P3	-	-	-	-	ant. P4	-	-	-	-	-	mil. D2
Bord ant. orb.	post. M1	mil. M1	ant. M2	ant. M2	M1/2	M1/2	post. M1	-	mil. M2	-	-	mil. M2	ant. M1	-	-	-	-	mil. M1
Éch. post-palatine	-	post. M2	-	(post. M2)	post. M2	ant. M3	-	-	post. M2	-	-	-	ant. M2	-	-	-	-	-
Crête faciale extr. ant.	ant. M2	?P4	M1	-	ant. M2	mil. M2	ant. M2	-	-	-	-	-	mil. M1	-	-	-	-	ant. M2

une crête commune médiane. Le bord latéral des nasaux est épais et un peu sinueux. Il s'élève en formant une petite arcade au niveau du bord postérieur de la bosse de la corne, puis descend jusqu'à la pointe de l'os. Le lacrymal est en contact avec le nasal, empêchant ainsi tout contact entre maxillaire et frontal. La distance entre l'orbite et l'échancrure nasale est courte. La position de l'orbite est relativement élevée, mais pas exagérément. L'apophyse postorbitaire est petite. Le bord antérieur de l'orbite est situé au-dessus de M1, parfois aussi au-dessus de M2. L'orbite est petite comparée à celle de rhinocéros actuels. Il y a un tubercule lacrymal, mais il n'est préservé en entier sur aucun crâne. Le trou lacrymal peut être simple ou dédoublé. L'arcade zygomatique est basse sous l'orbite. Son bord ventral forme une crête faciale oblique qui fait un angle d'environ 35° avec le plan de la rangée dentaire; cette crête n'atteint pas le milieu de la distance comprise entre l'orbite et l'échancrure nasale. Le temporal commence à la petite apophyse frontale du jugal, niveau à partir duquel il forme le bord supérieur de l'arcade, qui monte vers une pointe postérieure très élevée surplombant une échancrure simple mais très profonde de son bord dorsal. Cette échancrure est caractéristique de tous les *Aceratheriini*. La suture du temporal avec le jugal est horizontale. Le temporal n'atteint pas le maxillaire sur la face médiale de l'arcade. Le jugal se termine en avant de la cavité glénoïdienne. Son bord ventral est horizontal et rugueux. En avant de la cavité glénoïdienne, il s'élève abruptement formant un angle d'environ 140°. C'est la partie la plus haute de l'arcade zygomatique. En arrière une apophyse postglénoïdienne massive, courbée vers l'avant et plus longue que l'apophyse paroccipitale, est présente. La base de l'apophyse mastoïdienne est soudée à l'apophyse paroccipitale et orientée vers l'avant au point d'atteindre l'apophyse postglénoïdienne en dessous du pseudo-méat auditif. Sur la plupart des crânes, la face ventrale est endommagée et/ou déformée. Seul le crâne du squelette partiel montre que la fissure palatine se ferme entre les D1. L'échancrure post-palatine forme un arc simple. Sa position dépend fortement de l'âge individuel. Elle est située au niveau du bord mésial des M3 sur ce crâne, du milieu des M3 sur le crâne du squelette plus âgé et au niveau du milieu des M2 sur le crâne de la couche violette. Le trou palatin, simple, est situé près de l'échancrure, au niveau de la M3 ou de son bord mésial. En arrière des M3 se trouve une apophyse maxillaire nette. La lame perpendiculaire du palatin forme une crête élevée qui se termine en avant de la fosse glénoïdienne avec le crochet du ptérygoïde bifide. La partie latérale du ptérygoïde est située un peu plus en arrière; elle est formée par le palatin et l'ailé du sphénoïde. Un tubercule musculaire gonflé est présent sur la limite entre le sphénoïde et le basioccipital. Ce tubercule s'allonge vers l'arrière en une crête aiguë encadrée par deux cicatrices musculaires. La section des apophyses postglénoïdiennes est semi-circulaire. La face articulaire est large et s'étend presque jusqu'à la pointe. Cet allongement forme une butée pour le condyle de la mandibule qui a pour fonction d'empêcher toute dislocation au cours des chocs violents, notamment au niveau des défenses. Dans la gouttière profonde située sous les condyles occipitaux il y a deux paires de foramens séparés, probablement pour un canal de l'hypoglosse bifide. La fissure entre le basioccipital et les os de la région auditive est ouverte, formant un foramen déchiré de grande taille. Le foramen ovale est séparé de ce dernier par un mince pont osseux. Le canal alisphénoïde s'ouvre avec le foramen alisphénoïde caudal juste en avant du foramen ovale. Les foramens plus antérieurs, surmontés par une forte crête, ne sont visibles sur aucun exemplaire. La face occipitale est étroite au niveau du chignon qui surplombe un peu les condyles. La crête occipitale se poursuit sous forme de crêtes latérales proéminentes qui descendent jusqu'aux apophyses mastoïdiennes, au niveau desquelles le crâne a sa largeur maximale. Chacune de ces crêtes fusionne juste au-dessus du pseudo-méat auditif avec une crête qui se poursuit en ligne droite jusqu'à l'apophyse mastoïdienne et la crête pariétale, qui elle-même se poursuit jusqu'à l'arcade zygomatique. Sur la face occipitale, une paire de crêtes latérales occipitales presque verticales marque les bords des mastoïdes; elles sont situées entre les ailes du chignon et les bords latéraux des condyles. Il n'y a aucune crête occipitale latérale. L'arête médiane n'est présente que dans la partie dorsale de la face occipitale. Plus bas il y a une dépression médiane, en dessous de laquelle se trouve un large renflement aux bords ventraux aigus et se prolongeant vers l'extérieur jusqu'aux arêtes des mastoïdes, mais sans les atteindre. Ce renflement supporte deux petits tubercules nuchaux, séparés par une petite échancrure du bord dorsal du foramen magnum. Les condyles occipitaux sont petits par rapport aux dimensions du crâne. De profondes gouttières sont présentes juste au-dessus des condyles. Un seul crâne juvénile montre des détails qui le distinguent des crânes adultes. Les nasaux sont courts et peu développés. Ils sont en contact avec le lacrymal (il n'y a donc pas de contact maxillo-frontal). La suture entre les frontaux est presque oblitérée. Les lignes pariétales se réunissent seulement sur une très courte distance, et la crête reste large. Les sutures entre les éléments de la région occipitale sont ouvertes. Le supra-occipital ne contribue pas à la formation du bord du foramen magnum.

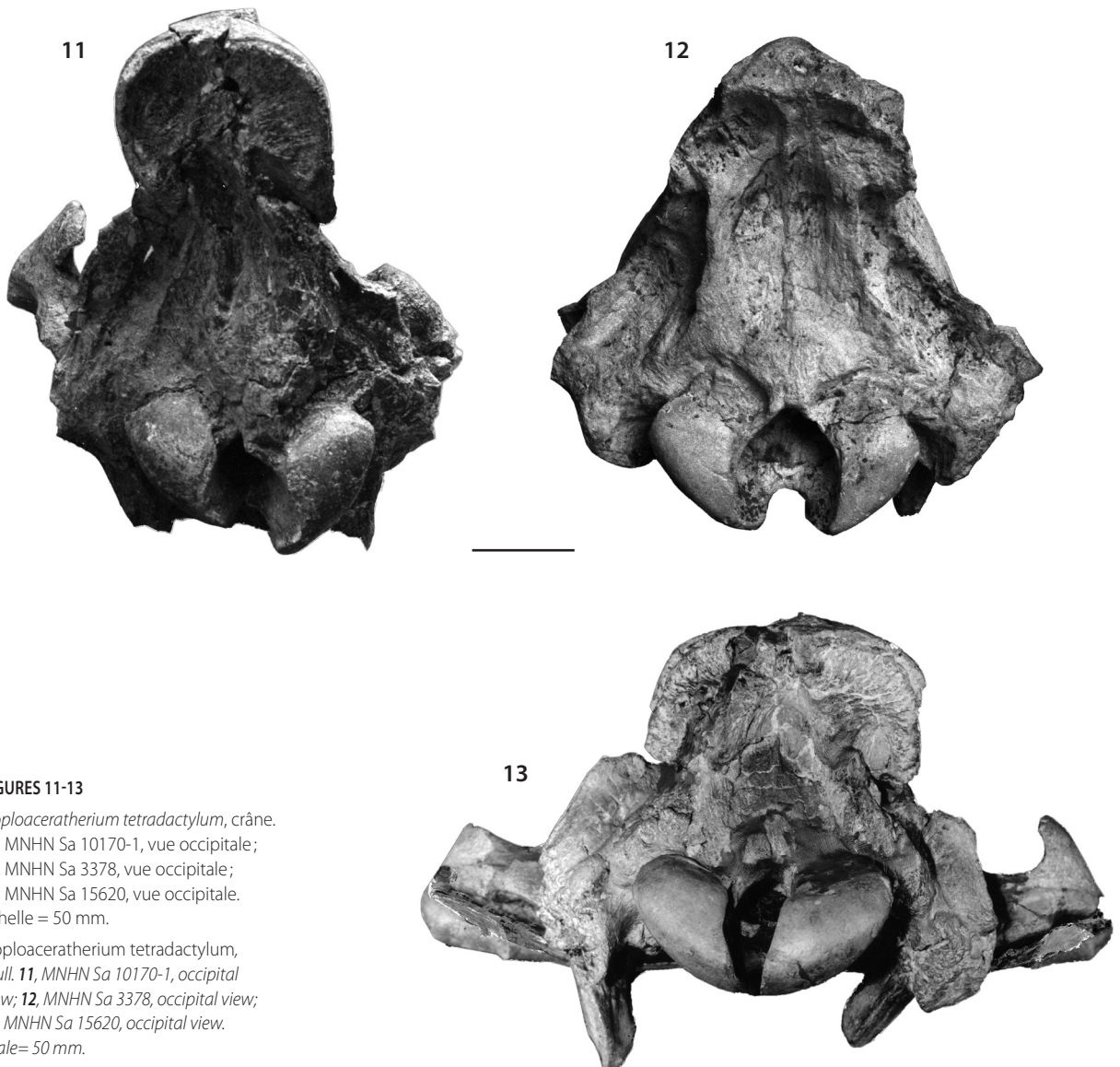
Comparés aux autres Aceratheriini, les nasaux de *H. tetradactylum*, forts et pourvus d'une petite bosse terminale, rappellent ceux des Teleoceratini primitifs. Chez *Plesiaceratherium* ils sont aussi longs mais sans aucune trace de corne. Ils sont plus courts, mais avec une bosse du même type chez *Hoploaceratherium belvederense*. Chez *Aceratherium* (*Alicornops*) les nasaux sont plus larges et pourvus d'une bosse comparable. Chez *Aceratherium s. str.* et tous les autres Aceratheriini du Miocène supérieur les nasaux sont courts et sans corne. Le deuxième caractère marquant est la perte totale des incisives supérieures, qui affecte tous les Aceratheriini modernes du Miocène supérieur comme *Acerorhinus*, *Aphelops* et *Chilotherium*. Au Miocène moyen, *Plesiaceratherium* a des incisives supérieures petites presque sans fonction, ce qui représente un état de réduction antérieur. Le rétrécissement du crâne en avant des frontaux est moins accentué chez *H. tetradactylum* que sur les crânes d'*Aceratherium incisivum* d'Eppelsheim, où la largeur se rétrécit brutalement. Cette différence s'observe aussi entre *Chilotherium*, qui montre une diminution graduelle de la largeur du crâne, et *Acerorhinus*, qui montre un



FIGURES 9-10

Hoploaceratherium tetradactylum, crâne.
9, MNHN Sa 10170-1, vue ventrale; **10**, MNHN
 Sa 6479, vue ventrale. Échelle = 50 mm.
Hoploaceratherium tetradactylum, skull.
9, MNHN Sa 10170-1, ventral view; **10**, MNHN
 Sa 6479, ventral view. Scale = 50 mm.

rétrécissement abrupt. Chez *Plesiaceratherium* ce caractère est intermédiaire. Le chignon étroit de *H. tetradactylum* est un caractère primitif que l'on retrouve chez la plupart des espèces de *Plesiaceratherium*, sauf *P. platyodon*, l'espèce la plus ancienne du genre. *Acerorhinus* possède un chignon un peu plus large. Chez ces deux genres le milieu du chignon est plus échancré que chez *H. tetradactylum*. Les autres Aceratheriini ont un chignon considérablement élargi. Tous les Aceratheriini ont une face courte, mais une échancrure nasale de profondeur différente. Sur les crânes de *H. tetradactylum* de Sansan, l'échancrure nasale ressemble à celle observée chez *Plesiaceratherium*; elle est moins profonde que chez *Aceratherium* et *Chilotherium*. Sur le matériel de Sansan, la crête faciale ne développe pas de partie verticale, fréquente chez *Chilotherium* et *Acerorhinus*; au contraire, chez *H. tetradactylum* cette crête est presque horizontale et monte un peu en avant, un peu plus que chez *Aceratherium*.



FIGURES 11-13

Hoploaceratherium tetradactylum, crâne.

11, MNHN Sa 10170-1, vue occipitale;

12, MNHN Sa 3378, vue occipitale;

13, MNHN Sa 15620, vue occipitale.

Échelle = 50 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum,

skull. **11**, MNHN Sa 10170-1, occipital

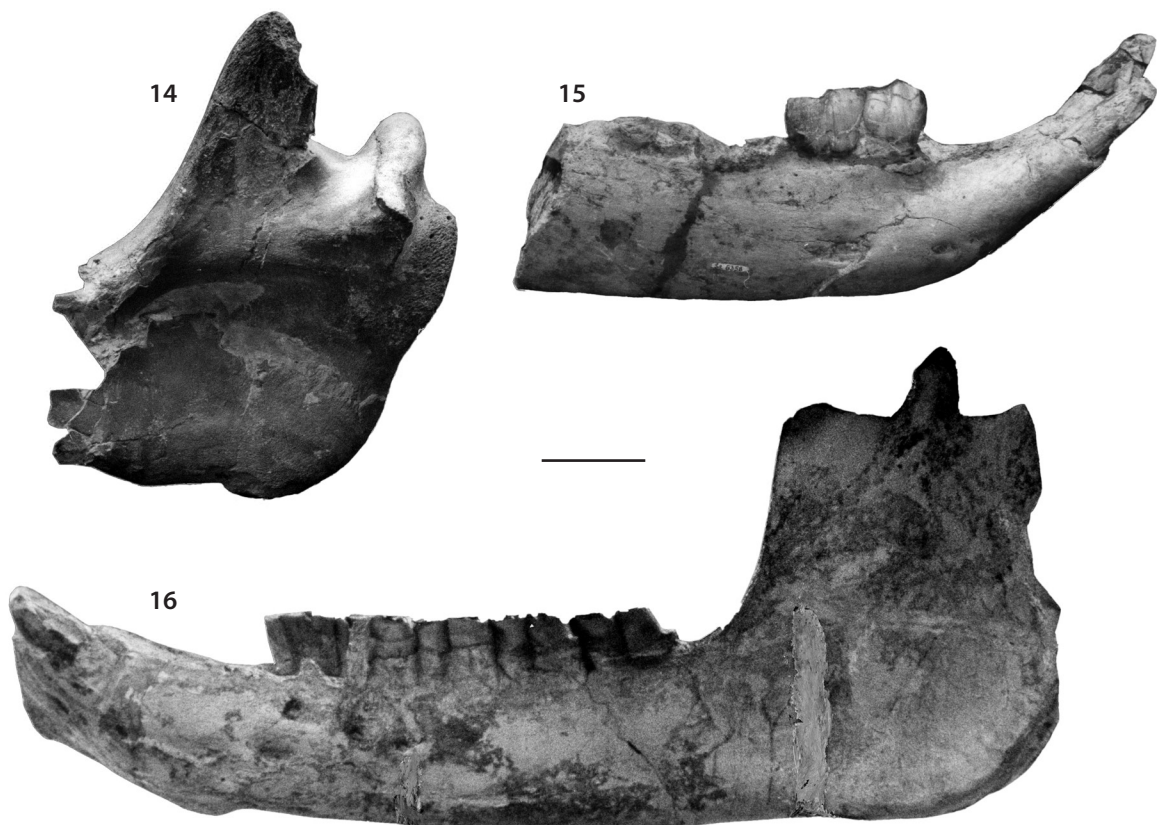
view; **12**, MNHN Sa 3378, occipital view;

13, MNHN Sa 15620, occipital view.

Scale = 50 mm.

MANDIBULE (Figures 14-16, Tableau 2)

Les mandibules de Sansan étudiées sont toutes déformées, spécialement celles des individus considérés comme appartenant à des mâles. La symphyse est totalement ossifiée comme chez tous les périssodactyles; elle est brisée chez presque tous les individus. La branche montante très mince est aussi généralement en très mauvais état de préservation. Comme chez tous les acérathères, un fort dimorphisme sexuel affecte la forme des défenses et de la région de la symphyse. La tendance progressive des défenses à se courber vers le haut a produit un type de mandibule de forme particulière, avec une symphyse qui monte vers l'avant en faisant un angle net avec le bord ventral du corps mandibulaire. Ce caractère est accentué chez les mâles. L'angle entre la symphyse et le corps mandibulaire est plus aigu chez les mâles que chez les femelles. Le bord postérieur de la symphyse est situé au niveau de la p3 chez les mâles, de la p2 chez les femelles. Le foramen mentonnier a la même position chez les deux sexes. Chez les jeunes individus il y a plusieurs foramens sur la face ventrale de la symphyse. La racine des défenses atteint la racine des p2 chez les mâles. Elle se termine nettement en avant des prémolaires chez les femelles. Le diastème est court, son bord supérieur ayant la forme d'une crête courbée. En avant, la symphyse se rétrécit fortement chez les femelles, plus modérément chez les mâles. Chez ces derniers elle s'élargit vers l'extrémité rostrale pour aménager une place suffisante au développement des grandes défenses. Les petites incisives intermédiaires sont déplacées vers le bas ou perdues précocement pendant la vie. Comme chez tous les rhinocéros le corps



FIGURES 14-16

Hoploaceratherium tetradactylum, mandibule. **14**, branche montante droite d'une mandibule fragmentaire, MNHN Sa 6361a, vue linguale; **15**, symphyse et corps fragmentaire droits d'une mandibule femelle, MNHN Sa 6358, vue latérale; **16**, mandibule mâle, MNHN Sa 6479, vue latérale gauche. Échelle = 50 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum, mandibule. **14**, right branch of a fragmentary mandible MNHN Sa 6359, lingual view; **15**, symphysis and fragmentary right corpus of a female mandible MNHN Sa 6358, lateral view; **16**, male mandible MNHN Sa 6479, left lateral view. Scale= 50 mm.

TABLEAU / TABLE 2

Dimensions de la mandibule de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: min.: minimale.

Dimensions of the mandible of Hoploaceratherium tetradactylum. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: min.: minimal.

SEXE	FEMELLES				MÂLES			JEUNES			
	Sq B							Sq C			
	Sa 10172	San 12	Sa 6353		Sa 6479		Sa 15616	Sa 6359		Sa 9699	Sa 10164
	dr		dr	g	dr	g	g	dr	g	g	df
L maximale latérale	-	-	(451)	(494)	-	-	-	-	415	-	-
L symphyse	-	128	95		142		(141)	95	-	(43)	-
DT symphyse ant.	-	(67)	-		-		-	-	-	(42)	-
DT symphyse min.	75	(60)	72		-		-	(48)	-	40	(52)
Épaisseur symphyse	31	35,5	34,5		(45)		-	-	-	19	23
L diastème ant. P2 (D2)	-	79	42	-	-	(65)	(87)	73	-	34	(45)
L I2-base - M3 (D4)	-	-	(290)	-	-	292	(270)	184	-	135	-
H branche maximale	-	-	(220)	-	-	-	-	212	-	-	-
H branche éch.	-	-	(160)	172	199	197	-	156	-	-	147
H branche articulation	-	-	(180)	196	(228)	225	-	-	158	115	160
DAP branche	-	-	123	126	(125)	130	-	(108)	-	-	104
DT condyle articulaire	-	-	99	98	-	-	-	(67)	-	-	70
DAP condyle articulaire	-	-	23	25	26	31,5	-	-	-	-	29,5
Caractères morphologiques											
Alvéole défense sous	avant p	avant p	avant p		-	p2/3	mil. p2	-	-	-	avant d1
Foramen mentonnier sous	p2/3	p2	post. p2	-	-	p2/3	ant. p3	ant. d2		d1	-
Bord post. symphyse sous	mil. p2	post. p2	ant. p3		-	ant. p3	ant. p3	d1		ant. d1	-

TABLEAU / TABLE 3

Dimensions des incisives inférieures de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour abréviations, et: cour.: couronne.

Dimensions of lower incisors of Hoploaceratherium tetradactylum. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: cour.: crown.

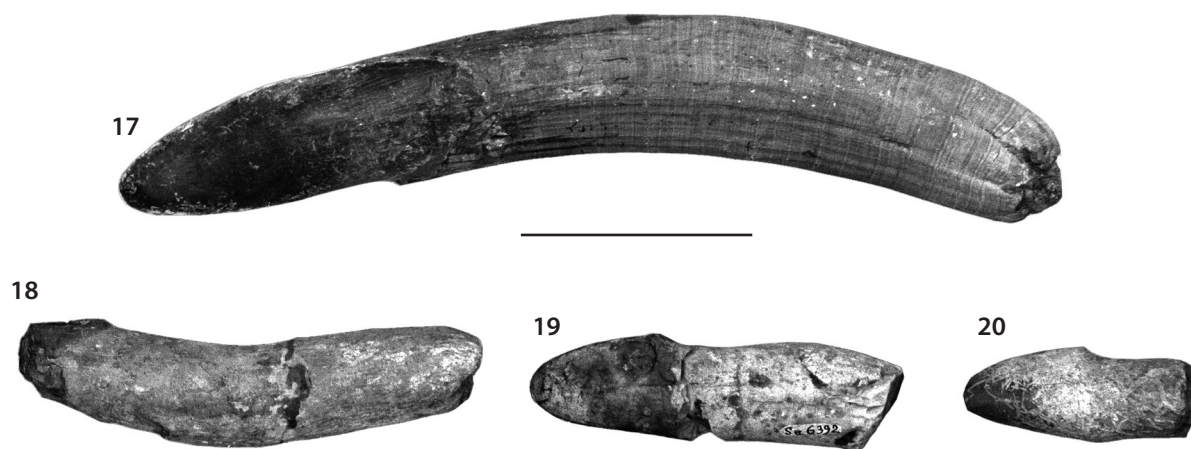
SEXE	MÂLES							FEMELLES							INDÉT.		
	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i1	i1
collection	Sa	Sa	Sa	San	San	San	San	Sa	Sa	Sa	Sa	Sa	San	San	Sa	Sa	Sa
n°	10032	6391	15619	13	66	67	70	6359	6392	6388	6397	6394	12	78	3168	6368	10162
côté	g	dr	g	g	dr	g	dr	dr	g	g	dr	dr	g	g	dr		
L résiduelle	201	214	169	210	215	-	-	-	-	-	-	-	115	-	45,5	-	-
L cour. (rés)	>75	>102	>67	115	77	-	-	-	>34	>31	>26	>32,5	37	43,5	6,5	7	-
DT cour.	36	-	38	40	38	36	38	-	23	25,5	19	21	25	25	7,5	6,5	-
DAP cour.	24	26	24	25	26	-	-	-	16,5	17,5	15	14,5	16,5	17,5	5,5	6	-
DT col	31	40	30,5	-	33,5	34,5	34,5	20,5	20	23	-	17,5	20	21	6,5	7	-
DAP col	27	39,5	26	-	-	32	30	18	17	19	16	14,5	17	18	5	6,5	-
L racine	134	129	112	90	141	-	130	79	-	-	-	-	78	-	40	-	-
DT racine	31	41	31	40	-	-	-	22,5	21,5	-	26	-	-	-	8	8	4
DAP racine	27,5	33,5	27	25	-	-	-	18	18	-	18	-	-	-	7,5	7	3,5

mandibulaire a un bord ventral rectiligne chez les adultes, convexe chez les jeunes. Sa hauteur est constante sur toute sa longueur. Chez les jeunes la ligne mylohyoïdienne est visible sur la face linguale du corps. La branche montante est subverticale et forme une lame mince avec des bords épais et une arête sur chaque côté. Le bord antérieur est vertical chez les adultes, plus ou moins incliné chez les jeunes. Le bord postérieur de la branche montante forme un angle arrondi avec des rugosités latérales. Dorsalement, le bord postérieur aigu développe un fort tubercule post-articulaire. La face articulaire s'étire ventralement sur ce tubercule. Le condyle articulaire est large et saillant des deux côtés. La facette articulaire du condyle est convexe dans le sens antéro-postérieur et légèrement orientée médialement. L'apophyse coronoïde est très haute et aplatie transversalement. Le foramen mandibulaire est situé à peu près au niveau du bord alvéolaire.

La mandibule de *H. tetradactylum* ne montre pas de différences importantes par rapport à celle des autres Aceratheriini. La branche montante est plus basse que chez la plupart des autres genres. L'orientation subverticale de son bord antérieur est primitive et diffère seulement de *Chilotherium*, le genre le plus moderne. L'angle du menton est plus aigu que chez *Plesiaceratherium* et *Chilotherium*. La symphyse courte est un caractère primitif conservé chez la plupart des acérathères.

DENTURE ANTÉRIÈRE (Figures 17-20, Tableau 3)

Comme chez tous les Aceratheriini la denture antérieure est dépourvue de canines et de I3/i3, mais les I1 et I2 sont également perdues chez *Hoploaceratherium tetradactylum*, contra Latret (1851) qui a attribué à cette espèce deux paires d'incisives supérieures. Au moins deux crânes des deux sexes possèdent des prémaxillaires parfaitement conservés et illustrent cette absence (Figure 4). Les i2 sont spécialisées et forment de grandes défenses dès le début de l'histoire des Rhinocerotidae. Cette spécialisation est combinée à un fort dimorphisme sexuel chez tous les Aceratheriinae, dont aucun membre n'a perdu ces défenses. La forme et la taille de la défense affectent fortement la forme de la symphyse. Chez les mâles les défenses sont fortes, courbées vers le haut et l'extérieur, avec une couronne en forme de lance et une section triangulaire. Une arête sur la face disto-linguale, qui entoure la pointe jusqu'à la crête tranchante mésiale, délimite la face labiale à émail normal de la face linguale partiellement dépourvue d'émail. La crête mésiale est plus forte vers la base, où elle est proéminente. L'usure est diffuse, sans aucune trace de striation, preuve de l'absence d'incisives supérieures. La racine est épaisse, courbée et plus



FIGURES 17-20

Hoploaceratherium tetradactylum, défense. **17**, défense (i2) mâle gauche, MNHN Sa 10032, vue linguale; **18**, fragment de défense femelle droite, MNHN Sa 6396, vue linguale; **19**, défense femelle gauche, MNHN Sa 6392, vue linguale; **20**, défense femelle droite, MNHN Sa 6394, vue labiale. Échelle = 50 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum, tusk. **17**, left male tusk (i2) MNHN Sa 10032, lingual view; **18**, fragmentary right female tusk, MNHN Sa 6396, lingual view; **19**, left female tusk, MNHN Sa 6392, lingual view; **20**, right female tusk, MNHN Sa 6394, labial view. Scale= 50 mm.

longue que la couronne. Le collet est peu individualisé. Chez les femelles la couronne est plus courte et courbée seulement vers l'extérieur. La forme est triangulaire et la section moins aplatie que chez les mâles. La crête mésiale est également moins forte et ne saille pas vers le bas. La face linguale est couverte d'un émail plus mince que sur la face labiale. Il existe parfois des traces d'un petit cingulum lingual. Le col est bien marqué et la racine est plus aplatie que chez les mâles.

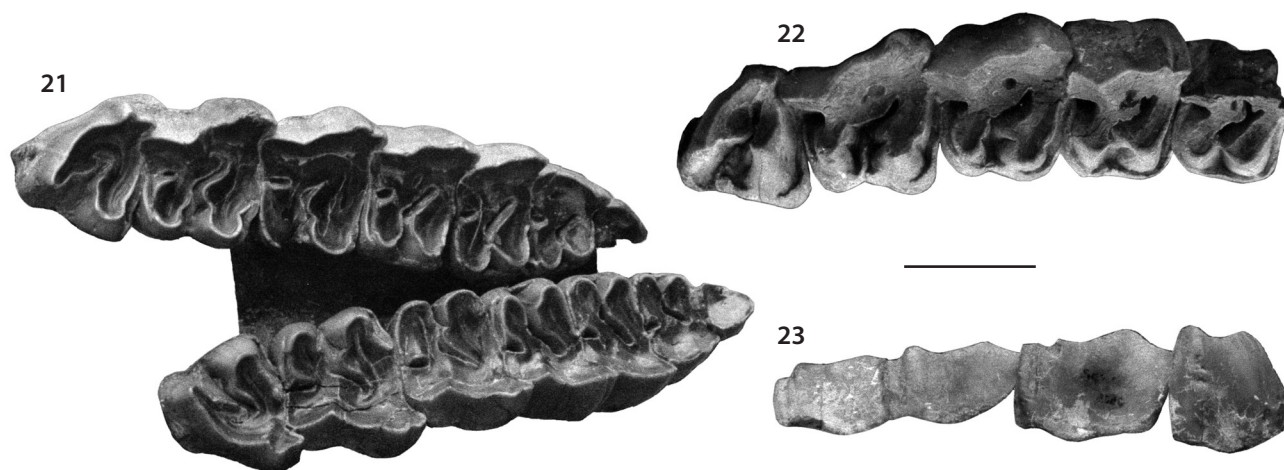
Les acérathères comprennent deux lignées qui diffèrent surtout par la courbure des défenses. La courbure est forte chez *Mesaceratherium*, *Aceratherium* et *A. (Alicornops)*. Chez *Plesiaceratherium* elle est très faible et seulement dirigée vers l'extérieur. Les i_2 de *Hoploaceratherium tetradactylum* montrent une courbure un peu plus marquée et une tendance vers une courbure plus forte. Au regard de ce caractère *Hoploaceratherium belvederense* est très proche d'*Aceratherium*, avec cependant une courbure légèrement moins prononcée que chez ce dernier. Chez les acérathères du Miocène supérieur, la courbure des défenses est presque uniforme et leur différenciation n'est guère sensible dans les différentes lignées. À cette époque, la plupart des genres ont des défenses courbes, avec une crête mésiale dirigée vers le haut. Chez *Acerorhinus* les défenses restent subparallèles; chez *Chilotherium* elles sont fortement divergentes.

Les petites incisives intermédiaires, i_1 , sont déplacées vers le bas par le développement des défenses. Elles sont perdues chez les individus plus âgés. Certaines mandibules sont pourvues de petites alvéoles nettement plus labiales que les alvéoles des défenses, et une mandibule en est totalement dépourvue. Ces dents n'offrent pas de caractères distinctifs. La couronne est ovale et courte, en forme de bouton; elle présente parfois des crêtes peu saillantes et un émail épais. Elles ne sont jamais usées mais montrent une surface faiblement polie. La racine a une section ronde ou faiblement aplatie. Elle est plutôt droite, mais peut être aussi courbée. Le collet peut être marqué ou non. L'une des mandibules étudiées a préservé, à côté du germe de i_2 , la racine d'une petite di_2 qui est plus petite que celle de la i_1 .

DENTS JUGALES SUPÉRIEURES (Figures 21-29, Tableaux 4-5)

MOLAIRES — La rangée des dents définitives des rhinocéros comprend trois molaires dont la dernière est raccourcie distalement. Dans le plan uniforme des molaires de rhinocéros, les *Aceratheriinae* se caractérisent par un étranglement renforcé du protocône et parfois aussi de l'hypocône. De plus le cingulum est normalement plus fort que chez les *Rhinocerotinae*, mais reste toujours variable. Chez *Hoploaceratherium tetradactylum* on trouve surtout des caractères primitifs. Les couronnes sont brachyodontes, l'ectolophe des M1 et M2 est onduleux et oblique avec un très fort paracône proéminent, de faibles traces d'un mésostyle et un métacône sans pli labial. Les crêtes linguales sont obliques avec deux sillons d'étranglement au niveau du protolophe et seulement un mésialement au métalophe. Le protolophe rejoint l'ectolophe en avant du paracône, le métalophe au sommet du métacône. Le crochet est court et épais et fusionne parfois avec la crista pour isoler une médifossette. L'antécrochet est rond et moyennement proéminent. Sur M2 et M3, il peut se prolonger par une arête basse le long de la gouttière centrale formant le fond du médisinus. Dans ce cas la gouttière reste séparée du sillon d'étranglement du protocône. L'antécrochet est plus étroit sur les M1 que sur les autres molaires. La postfossette est longue, profonde et étroite. La dernière molaire est dépourvue de métastyle. Seul un pli faiblement développé est présent à la jonction de l'ectolophe et du métalophe. Le médisinus est largement ouvert et le sillon mésial de l'hypocône est toujours séparé de la gouttière centrale. Le cingulum distal forme une haute crête transversale avec une pointe distincte à son extrémité labiale. Sur les molaires le cingulum peut être continu du côté labial sauf sur la base du paracône, mais il est généralement limité à la moitié distale de l'ectolophe. Il est toujours faiblement développé et proche de la base. Le cingulum lingual n'est jamais continu; il peut former un V ou un petit tubercule à l'entrée du médisinus ou parfois manquer totalement. Les bases mésiale et distale des M1 et M2 sont entourées par un cingulum continu.

Parmi les *Aceratheriini* seules les espèces du genre *Chilotherium* ont des couronnes plus hautes que chez *H. tetradactylum*, caractère associé à un antécrochet hyperdéveloppé, un ectolophe plat et un paracône faible et étroit. Chez *Plesiaceratherium* les molaires sont plus petites et ont un cingulum plus fort. *Aceratherium*, *A. (Alicornops)* inclus, a un protocône dont la face linguale est aplatie. Tous les genres sauf *Plesiaceratherium* ont un crochet plus long que chez *H. tetradactylum*.



FIGURES 21-23

Hoploaceratherium tetradactylum, denture supérieure. **21**, rangées dentaires supérieures du crâne du squelette A, MNHN Sa 10170-1, vue occlusale; **22-23**, rangée dentaire supérieure droite, MNHN Sa 6346, vue occlusale de P3-M3 (22), vue labiale de P4-M3 (23). Échelle = 50 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum, upper dentition. **21**, upper cheek teeth of the skull of skeleton A, MNHN Sa 10170-1, occlusal view. **22-23**, right upper cheek teeth, MNHN Sa 6346, occlusal view of P3 – M3 (22), labial view of P4 – M3 (23). Scale = 50 mm.

PRÉMOLAIRES — Les prémolaires des ongulés suivent une évolution très différente de celle des molaires. Une forte tendance à la molarisation des prémolaires réduit les différences entre prémolaires et molaires chez la plupart des rhinocéros du Miocène. Les états « non molariforme » (ou prémolariforme) et « submolariforme » ne subsistent que chez les rhinocéros oligocènes. Chez *Hoploaceratherium tetradactylum* on trouve les états « semi-molariforme » et « molariforme » sur les prémolaires sauf sur la D1. Cette petite dent est une dent de lait tardive traitée traditionnellement comme une prémolaire car elle fait partie de la dentition définitive pendant une grande part de la vie de l'animal. Son éruption après les autres dents de lait mais avant la première molaire peut correspondre à un certain degré de caninisation. Les autres prémolaires ont une morphologie proche de celle des molaires. La principale différence par rapport aux molaires est l'angle presque droit des crêtes transversales avec l'ectolophe, dont le métastyle est plus court. L'ectolophe des prémolaires n'est donc pas aussi oblique que sur les molaires et le paracône n'est saillant que sur la P4. Il y a une trace de pli métacône chez quelques individus. L'étranglement des cônes linguaux et la saillie de l'antécrochet restent faibles. Le médisinus peut être ouvert (état molariforme) ou bloqué par une crête plus ou moins haute qui lie l'antécrochet et l'hypocône (état semi-molariforme). Cette condition varie librement dans la rangée dentaire ou entre les deux rangées d'un individu. Le crochet varie et peut fusionner avec la crista pour isoler une petite médifossette. La crista peut être dédoublée. La postfossette est plus courte et plus oblique que sur les molaires. Le caractère le plus marquant des prémolaires est le cingulum lingual très fort, mais pouvant être interrompu à la base des cônes linguaux. Il s'élève fortement à la base de l'émail et peut former un tubercule distinct à l'entrée du médisinus. Le cingulum labial est moins fort que sur les molaires et peut se fondre dans une rugosité verticale. Comparé aux autres Aceratheriini, seul *Plesiaceratherium* possède des prémolaires dont le cingulum est plus haut et plus fort que chez la forme de Sansan. Chez tous les autres genres, le cingulum lingual des prémolaires est plus faible. Chez *Aceratherium*, A. (*Alicornops*) inclus, le cingulum labial est plus accentué, mais plus bas. Chez *Aceratherium* les crêtes transversales sont plus divergentes tandis que chez *Hoploaceratherium tetradactylum* elles sont parallèles. Chez *Chilotherium* la taille des prémolaires est plus réduite comparée à celle des molaires.

La première molaire de lait est réduite en avant avec un contour triangulaire comme chez tous les rhinocéros. Sa partie distale montre des éléments analogues aux autres dents jugales avec une postfossette et un cingulum distal. L'ectolophe est fortement convexe et montre seulement la trace d'un sillon à l'arrière d'un parastyle court et épais. Tous les autres plis sont soudés dans une courbure lisse de la face labiale de la dent. Le protolophe mince est plus court que

TABLEAU / TABLE 4

Dimensions de la dentition définitive supérieure de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.
Dimensions of the upper permanent dentition of Hoploaceratherium tetradactylum. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

	Sa 10137 lectotype, g	Sa 10170 Sq A, dr	Sa 10172 Sq B, g	max	moy	min	n	écart type	v%
D1 DAP	24,5	24	-	28,5	24,6	21	21	1,7	6,3
D1 DT	20	21	-	26	21,5	20	19	1,6	7,9
D1 H	-	-	-	25,5	23,9	20,5	4	-	-
P2 DAP	31	30	-	35	30,1	28	13	1,7	5,6
P2 DT	40,5	39	-	47	39,7	35	14	2,6	6,5
P2 H	32	-	-	32	30,5	29	2	-	-
P3 DAP	34	30	-	40	34,5	30	14	2,6	7,4
P3 DT	49	48	-	53,5	48,6	43	14	2,5	5,1
P3 H	34	-	-	43	38,5	34	2	-	-
P4 DAP	40	36,5	37	41,5	37,9	36	16	1,4	3,7
P4 DT	54	51	53	58	52,4	47,5	15	2,4	4,6
P4 H	41	-	-	-	41	-	1	-	-
M1 DAP	45	38,5	39	49	43,2	38	19	3,4	7,9
M1 DT	52,5	51	57	66	52,5	48	15	4,3	8,3
M1 H	-	-	-	43	41,3	39,5	4	-	-
M2 DAP	50,5	42,5	47	55	46,8	42,5	16	3,3	7,2
M2 DT	54,5	51,5	56	61	54,3	49	15	2,9	5,3
M3 DAP	-	44	47	48,5	43,8	40	14	2,6	6
M3 DT	-	47,5	52	52	48,4	40	16	2,5	5,1
M3 D diagonal	-	52	53	59	51,7	46,5	13	3,1	5,9
M3 H	-	-	-	36	33,5	31	2	-	-
L D1-M3	-	235	-	278	244	230	4	-	-
L P2-M3	-	213	-	253	221,9	210	6	14,4	6,5
L D1-P4	133	120	-	133	123,2	110	5	-	-
L P2-P4	104	96	-	111	100,8	95	6	5,6	5,5
L M1-M3	-	125	134	153	128	118	11	8,8	6,9

le métalophe; il est parfois absent. Il rejoint l'ectolophe au paracône. Le protocône est variable, parfois absent, parfois sous la forme d'un petit cône rond ou d'une crête recourbée qui rejoint l'hypocône. Celui-ci est toujours rond et plus fort que le protocône. Le métalophe est un peu plus développé que le protolophe et porte souvent un petit crochet qui peut atteindre le protolophe. Le cingulum lingual forme une muraille plus ou moins haute, qui souvent relie le parastyle au protocône. Ce tubercule peut être incorporé dans le cingulum; celui-ci peut se prolonger autour de l'hypocône sur la face distale de la dent. Comparé aux autres *Aceratherini*, la première molaire de lait de la forme de Sansan a un ectolophe plus convexe. Seule la première molaire de lait de *Plesiaceratherium* a toujours un protolophe, qui est souvent plus complet. Tous les genres du Miocène supérieur montrent une réduction progressive de ces caractères. La première molaire de lait d'*Aceratherium* a un ectolophe moins convexe. Chez *Acerorhinus* le protocône est toujours perdu et chez *Chilotherium* la dent est plus courte.

MOLAIRES DE LAIT — La morphologie des molaires du lait est plus proche de celle des molaires définitives que de celle des prémolaires, bien qu'elles montrent des différences caractéristiques. Généralement leur émail est moins épais et leur couronne plus basse. Leur contour est plus long que large et chez D2 et D3 le cingulum lingual ressemble davantage à celui des prémolaires qu'à celui des molaires. Sur la face labiale il existe un pli métacône net qui est absent sur

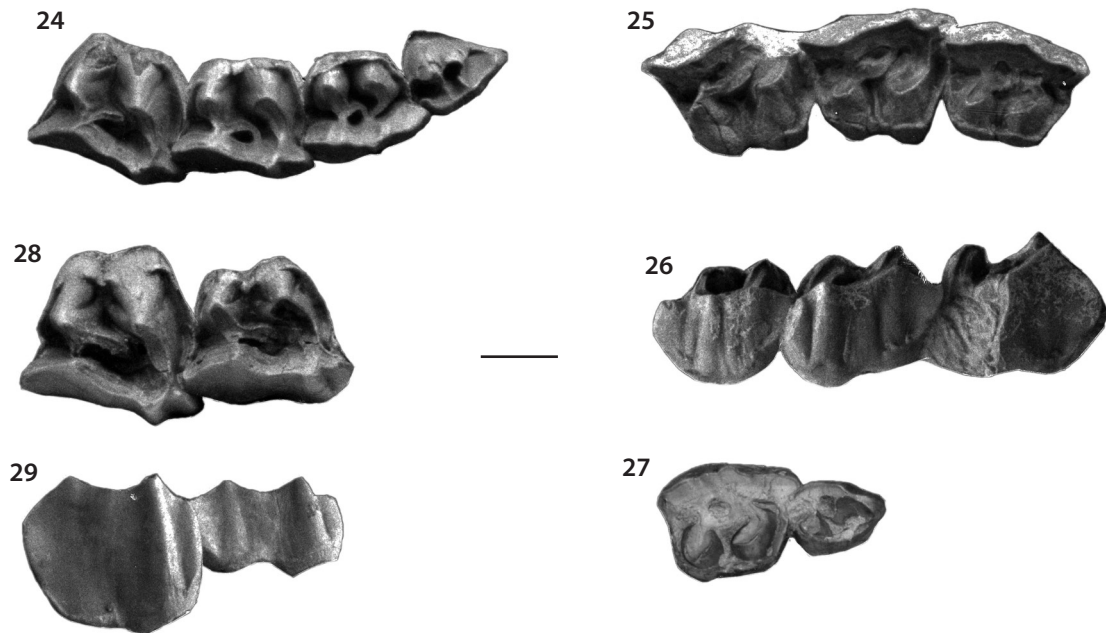
les molaires. Le faible pli mésostyle est également plus marqué. Comme sur les prémolaires, les sillons d'étranglement sont plus faibles sur les molaires de lait antérieures. Le crochet et la crista sont de structure plus complexe et souvent dédoublés ou réunis. Le paracône et le sillon du parastyle sont plus étroits sur D3 et D4. La D2 montre des caractères particuliers. Elle est moins large en avant qu'en arrière. Le parastyle est allongé en avant, parfois associé à de faibles sillons accessoires sur la face labiale. Le sillon du parastyle est moins accentué que sur les autres molaires de lait. Le paracône a une position centrale sur l'ectolophe et forme un pli labial conique. Les autres plis labiaux sont faibles. Le

TABLEAU / TABLE 5

Dimensions des molaires de lait supérieures de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of upper milk molars of Hoploaceratherium tetradactylum. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

	Sa 10162 Sq C, dr	Sa 6351 g	max	moy	min	n	écart type	v%
D2 DAP	32,5	32,5	36,5	34	32,5	10	1,6	4,7
D2 DT	31,5	31,5	34,5	32,5	28,5	11	1,6	4,9
D2 H	-	23	24	23,3	23	4	-	-
D3 DAP	36	34	37,5	35,8	33,5	11	1,2	3,4
D3 DT	35	35	38	36,2	35	10	1,1	3,1
D3 H	-	24	30	26,6	24	5	-	-
D4 DAP	40	39	44	41,3	39	10	1,8	4,3
D4 DT	37	39	44	39,1	37	8	2,1	5,4
D4 H	26	26	28	26,2	25	5	-	-
D1 - D4	125	126	135	129	125	4	-	-
D2 - D4	105	100	112	105,4	100	12	4,3	4,1



FIGURES 24-29

Hoploaceratherium tetradactylum, denture supérieure. **24**, rangée dentaire lactéale supérieure gauche (D1-D4) du crâne MNHN Sa 6351, vue occlusale. **25-26**, rangée dentaire lactéale supérieure droite (D2-D4), MNHN Sa 6348; **25**, vue occlusale; **26**, vue labiale. **27**, dents supérieures droites lactéales (D1-D2), MNHN Sa 6346, vue occlusale. **28-29**, rangée dentaire supérieure gauche (D4-M1), MNHN Sa 6344; **28**, vue occlusale; **29**, vue labiale. Échelle = 20 mm.

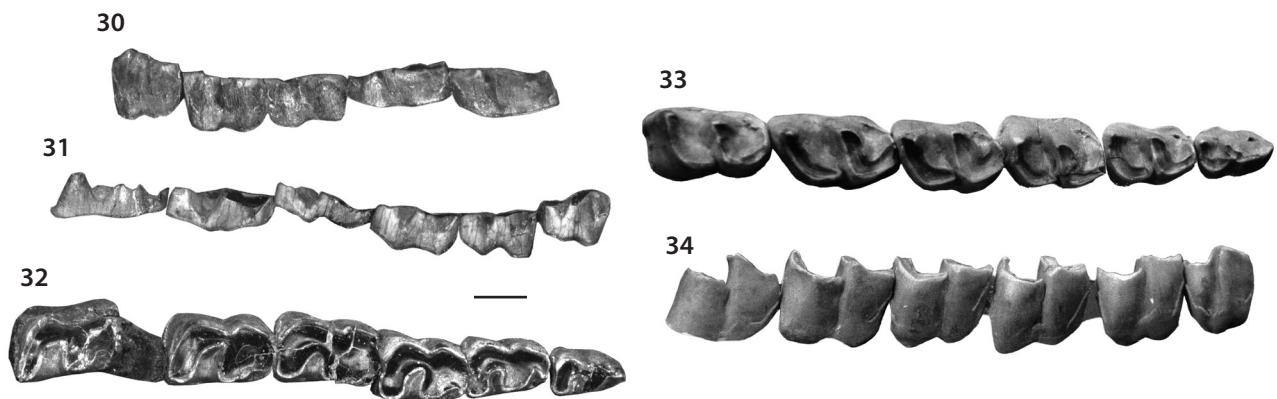
Hoploaceratherium tetradactylum, upper dentition. **24**, left upper milk molars (D1-D4) of the skull MNHN Sa 6351, occlusal view. **25-26**, right upper milk molars (D2-D4), MNHN Sa 6348; **25**, occlusal view; **26**, labial view. **27**, right upper milk molars (D1-D2), MNHN Sa 6346, occlusal view. **28-29**, left upper cheek teeth (D4-M1), MNHN Sa 6344; **28**, occlusal view; **29**, labial view. Scale = 20 mm.

protolophe est fortement courbé. Son extrémité labiale se dirige vers l'arrière et peut être reliée à la partie distale du parastyle ou à la crista. Il inclut avec le parastyle une préfossette plus ou moins profonde. Le protolophe et la crista sont toujours reliés au crochet. Ces deux plis accessoires sont souvent dédoublés. Il n'y a pas des sillons d'étranglement. Le cingulum lingual est toujours continu.

DENTS JUGALES INFÉRIEURES (Figures 30-38, Tableaux 6-7)

Les dents jugales inférieures des rhinocéros ont une morphologie plus uniforme que celle des dents jugales supérieures. À l'exception de d1 elles sont toutes composées de deux croissants, le trigonide et le talonide, chacun entourant une vallée ouverte du côté lingual. Les tubercules principaux sont totalement soudés dans ces croissants. De faibles sillons marquent parfois leur forme conique ou cylindrique. Le métalophide relie trois éléments primaires. Le paraconide forme la pointe mésiale de la dent et porte un repli lingual, le paralophide. Le protoconide forme l'angle droit ou obtus du métalophide et le métaconide forme l'extrémité linguale du croissant mésial. L'hypolophide relie l'hypoconide à l'entoconide. Son bras mésial est formé d'une crête oblique soudée à la face distale du métalophide, un peu plus lingual que l'angle du protoconide. Cette jonction est marquée par un sillon labial et une incision entre les deux croissants. L'hypolophide est courbé ou forme un angle très ouvert avec l'hypoconide. L'entoconide est placé dans l'angle lingual.

MOLAIRES — Toutes les molaires montrent le plan complet. Les bras linguaux des croissants sont plus obliques que sur les prémolaires. Chez tous les acérathères, le paralophide est court, aigu et se prolonge souvent par un cingulum mésio-lingual court et presque vertical. Chez *Hoploaceratherium tetradactylum* la couronne des molaires est basse et la vallée distale ou bassin du talonide peu profond. L'ouverture de cette vallée est située haut sur la m1, plus bas sur les autres molaires. L'angle du protoconide est arrondi et le sillon labial est profond et plutôt tranchant. Le bassin du trigonide est moins profond que celui du talonide. Il se prolonge par un sillon lingual qui s'étend vers le bas jusqu'à l'extrémité du cingulum mésio-lingual. Il y a parfois un court cingulum disto-lingual à l'entrée du bassin de talonide. L'arc mésial du cingulum se prolonge un peu aussi bien sur la face labiale que sur la face linguale. Sur la face distale le cingulum forme également un arc, sauf sur la m3 où il forme une arête horizontale. Il peut se prolonger vers la face labiale, un peu autour de l'hypoconide. Il y a parfois quelques rugosités cingulaires ou un petit tubercule à la base du sillon labial.



FIGURES 30-34

Hoploaceratherium tetradactylum, denture inférieure. 30-32, rangée dentaire inférieure gauche (p2-m3), MNHN Sa 10148; 30, vue labiale (sauf m3); 31, vue linguale; 32, vue occlusale. 33-34, rangée dentaire inférieure droite (p2-m3), MNHN Sa 6361a; 33, vue occlusale; 34, vue labiale. Échelle = 20 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum, lower dentition. 30-32, left lower tooth row (p2-m3), MNHN Sa 10148; 30, occlusal view; 31, labial view (without m3); 32, lingual view. 33-34, right lower tooth row (p2-m3), MNHN Sa 6361a; 33, occlusal view; 34, labial view. Scale = 20 mm.

Comparées à celles des autres Aceratheriini les molaires inférieures de *Hoploaceratherium tetradactylum* sont plus larges. Les bassins sont moins profonds que chez *Aceratherium*, y compris *A. (Alicornops)* dont les molaires inférieures possèdent un cingulum moins fort. Chez *Acerorhinus* le sillon labial est moins profond. Chez *Chilotherium* les couronnes sont plus hautes, les vallées et le sillon labial plus profonds.

PRÉMOLAIRES — Les prémolaires sont courtes et larges. Les bassins sont moins profonds que sur les molaires et l'hypophide est plus fortement courbé. Le cingulum est plus fort que sur les molaires. Les différences entre les prémolaires sont plus sensibles qu'entre les molaires. La d1 est traitée avec les molaires de lait, car elle est perdue peu après l'éruption des prémolaires définitives. La p2 est plus étroite que les prémolaires postérieures et ne présente pas de repli paralophide. Le paraconide forme un cône allongé bien marqué par un sillon du trigonide presque vertical et par un sillon mésio-labial moins profond. Le sillon labial est plus profond et incisé vers l'avant derrière l'angle du protoconide. Le petit bassin du talonide forme un entonnoir qui s'ouvre haut sur la paroi linguale. Le cingulum est semblable à celui

TABLEAU / TABLE 6

Dimensions de la dentition définitive inférieure de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the lower permanent dentition of *Hoploaceratherium tetradactylum*. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

	Sa 10170		Sa 10172		max	moy	min	n	écart type	v%
	Sq A	g	dr	Sq B						
p2 DAP	27		28	-	30	27,3	24	10	1,8	6,5
p2 DT ant.	16		19,5	-	19,5	17,1	15	10	1,5	8,8
p2 DT post.	20		21	-	21	19,1	17,5	11	1,1	5,9
p2 H	-		-	-	31	26,5	23	6	3,1	11,5
p3 DAP	32		35	36	36,5	33,1	29,5	16	2,2	6,7
p3 DT ant.	22		-	25	25	21,8	19	15	1,7	7,8
p3 DT post.	24		28	27	28	24,3	21	17	1,9	7,9
p3 H	-		-	-	30,5	25,9	19	9	3,5	13,3
p4 DAP	-		35	35,5	40	37,1	33,5	15	1,8	4,9
p4 DT ant.	-		27,5	28	28	25,5	22	15	1,6	6,4
p4 DT post.	-		30	30	34	28,4	25	18	2,3	7,9
p4 H	-		-	-	29	25,8	23	6	1,8	6,9
m1 DAP	-		40	39,5	43	39	37	14	1,5	3,7
m1 DT ant.	-		28,5	29,5	29,5	27,1	23,5	15	1,5	5,7
m1 DT post.	-		30	31,5	31,5	27,9	25	14	1,9	6,9
m1 H	-		-	-	45	42	38,5	7	1,9	7,3
m2 DAP	-		42	43	45	42	38,5	17	1,8	4,3
m2 DT ant.	-		31,5	31	33	28,8	25	17	2	6,9
m2 Dt post.	-		30,5	31	34	29,7	26	17	2,2	7,3
m2 H	-		-	-	27	25,1	30,5	10	1,8	7
m3 DAP	-		43	44,5	47	43,9	39	14	2,3	5,3
m3 DT ant.	-		-	29	29,5	27,3	25	12	1,4	5,2
m3 DT post.	-		29	29,5	30,5	27,3	24	15	2	7,4
m3 H	-		-	-	23	21,2	17,5	13	1,9	9,2
L d1-m3	-		-	-	247	239	231	2	-	-
L p2-m3	-		224	-	236	221,8	213	4	-	-
L d1-p4	-		-	-	112	108,5	105	2	-	-
L p2-p4	-		98	-	103	96,6	87	5	-	-
L m1-m3	-		127	129	130	126,4	121	10	3,5	2,8

des prémolaires suivantes. Un caractère très marquant de la plupart des Aceratheriini est l'usure oblique de la p2, qui laisse une pointe haute antérieure. Cette pointe est plutôt coupée par une surface d'usure horizontale chez *Hoploaceratherium tetradactylum* et les autres Aceratheriini primitifs, tandis qu'elle est aiguë chez *Chilotherium* et *Acerorhinus*. Ce caractère dépend de la présence ou de la perte précoce de la D1. La p3 et la p4 diffèrent seulement dans leurs proportions. La p4 est plus courte et plus large que la p3. Le sillon labial est plus profond sur la p4, ce qui ressemble plus à ce que l'on observe sur les molaires. Le bassin du talonide est orienté transversalement, et non obliquement comme sur les molaires. Il s'ouvre plus haut sur la base, mais plus bas que sur la p2. Le cingulum lingual est semblable à celui des molaires mais il est situé plus haut sur la base. Le bras de l'arc mésial présente une pente plus faible sur les prémolaires antérieures que sur les prémolaires postérieures. Les éléments cingulaires disto-linguaux sont rares. Le cingulum labial est plus fort; il s'étend de l'arc distal autour de l'hypoconide jusqu'au sillon labial où il forme un tubercule ou une barre; il est interrompu à la base du protoconide, où l'on trouve parfois de fortes rugosités verticales. La largeur des prémolaires et les rugosités cingulaires sont des caractères communs avec *Plesiaceratherium*, qui a des prémolaires plus petites et pourvues d'un cingulum plus haut. Les prémolaires d'A. (*Alicornops*) sont également plus petites et ont un cingulum plus continu mais plus bas et sans rugosités. Chez *Aceratherium* s. str., le cingulum est plus réduit, comme d'ailleurs chez *Chilotherium* dont les prémolaires inférieures ont des vallées plus profondes. Chez *Acerorhinus*, les sillons labiaux sont moins profonds et le cingulum est plus fort dans la moitié mésiale de la paroi labiale que dans la moitié distale.

MOLAIRES DE LAIT — La d1 a une racine simple à section ovale; elle se situe sous la surface d'occlusion et est perdue avant d'être usée. Sa couronne assez haute est composée d'une pointe principale avec deux bras longitudinaux. Le bras mésial descend rapidement vers un petit tubercule qui peut faire partie du cingulum mésial. Le bras distal est un peu plus long et porte parfois un hypoconide distinct mais de petite taille. Il y a toujours un repli distal qui entoure un petit bassin du talonide. Celui-ci a la forme d'un entonnoir avec une entrée étroite et courte. Une courte arête est parfois présente sur la face disto-linguale du protoconide, représentant l'ébauche d'un métalophide. Sur la face labiale, convexe, les flancs du protoconide sont marqués par de faibles sillons qui s'arrêtent au cingulum. Celui-ci forme un court bras mésial et un petit noeud dans le sillon labial. Il n'y a pas de cingulum lingual. L'émail est couvert par de fines rugosités verticales. Seul *Plesiaceratherium* possède une d1 dont la morphologie est plus complexe, avec un bras lingual du métalophide très oblique et un bassin du talonide plus élaboré. Chez les autres Aceratheriini la réduction du talonide est plus forte. Chez *Chilotherium* et *Acerorhinus* cette dent en forme de bouton est dépourvue de crêtes et de sillons et elle est perdue plus précocement. Les autres molaires de lait sont plus longues et moins larges que les prémolaires. Leurs couronnes sont plus brachyodontes et l'émail est moins fort. Seule la d4 montre un plan semblable à celui des molaires définitives. La d2 ressemble à la prémolaire définitive qui la remplace. Le paraconide forme un cône épais bien modelé par deux sillons, dont le lingual plus ouvert est équivalent au bassin du trigonide. Le sillon labial est plus étroit et plus aigu. La pointe du paraconide est formée par une crête longitudinale qui se prolonge dans le métalophide selon un angle très obtus. Leurs extrémités mésiales peuvent être dirigées légèrement vers l'intérieur ou parfois scindées en deux. L'hypolophide a la même forme que sur les molaires. Le bras lingual du métalophide est si oblique qu'il bloque parfois l'entrée du bassin du talonide. Le métaconide peut avoir une ou deux crêtes aiguës distales. Le bassin du talonide a la forme d'un large entonnoir avec ou sans entrée linguale étroite. Le sillon labial est profond, très aigu et incisé vers l'avant. L'angle du protoconide est néanmoins arrondi à la base. Vers le haut il surmonte le sillon et peut porter une crête saillante. Le protoconide forme aussi un cône sur la face linguale. Il n'y a pas de cingulum lingual. Le cingulum mésial a parfois un bras labial de longueur variable qui peut atteindre le sillon mésio-labial. Le cingulum disto-labial est absent ou est représenté par une rangée de petits noeuds qui s'étalent du bord distal au sillon labial. Toute la face labiale est couverte par des rugosités cingulaires verticales. La d3 est la plus longue des molaires de lait. Elle est trilobée chez les rhinocéros primitifs. Chez les Aceratheriini le dédoublement du paralophide est faible. Ainsi, on ne trouve chez *Hoploaceratherium tetradactylum* qu'un paralophide plus long avec un angle aigu en avant et un repli court. Le bras lingual du métalophide est moins oblique que sur la d2. Sur son flanc mésial le protoconide a la forme d'un pli vertical dans le bassin du trigonide. Celui-ci est

petit et s'ouvre par une gouttière basse. Le bassin du talonide a une gouttière centrale diagonale qui traverse une arête basse dans l'entrée linguale. Il n'y a pas de sillon mésio-labial. Le sillon labial est moins profond que sur la d2 mais aussi étroit et aigu. Le cingulum mésial possède un bras lingual qui atteint la gouttière du bassin du trigonide. Le bras labial est long et descend sur le flanc mésial du protoconide. Il y a un noeud cingulaire à la base du sillon labial. Le cingulum distal est court et ne se prolonge pas sur la face labiale ou linguale. La d4 est plus courte et plus molariforme que les autres dents de lait. Le repli du paralophide est plus long que sur les autres dents inférieures et sa pointe linguale se dirige légèrement vers l'arrière; elle ne présente pas de contact avec le cingulum. Le bassin du trigonide, en forme d'auge, est situé presque au niveau du cingulum. Le bassin du talonide est semblable à celui de la d3. Le sillon labial est moins aigu mais un peu plus profond que sur cette dent. L'angle du protoconide est arrondi vers la base; vers le haut il est accompagné par un léger sillon plus mésial qui lui donne un aspect plus aigu. Le cingulum est comme sur la d3. On trouve parfois un sillon parallèle aux lignes de croissance à la base de la d4. Cela résulte probablement d'un phénomène de carence en minéraux au court de la formation des germes de la m1.

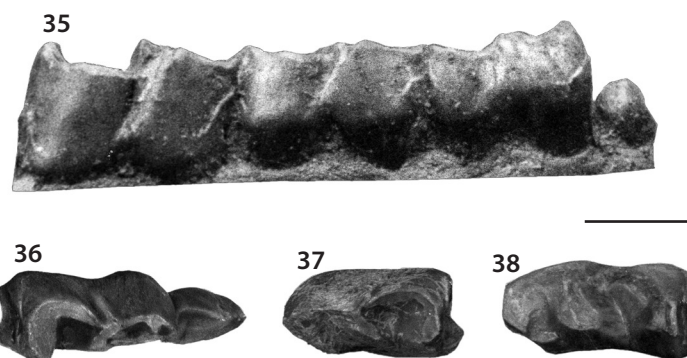
La plupart des acérathères ont le même type de dentition lactéale mais avec un degré différent de réduction des parties antérieures. Le caractère le plus marquant de *Hoploaceratherium tetradactylum*, les rugosités cingulaires sur la face labiale des dents de lait antérieures, est partagé avec *Hoploaceratherium belvederense*, *Plesiaceratherium* et *Acerorhinus*. Les dents lactéales de ces deux derniers ont cependant un cingulum plus fort sur la face labiale. Celles de *Chilotherium* n'ont pas des rugosités et une couronne plus haute. Une crête sur l'angle du protoconide de la d2 existe variablement chez les autres genres, sauf chez *Chilotherium*. Il en est de même des traces d'un paralophide bifide sur les d2 et d3. Les dents de lait inférieures d'*Aceratherium*, A. (*Alicornops*) inclus, sont trop mal connues pour être comparées.

TABLEAU / TABLE 7

Dimensions des molaires de lait inférieures de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the lower milk molars of *Hoploaceratherium tetradactylum*. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

	Sa 6359 dr	Sa 10162 Sq C, dr	max	moy	min	n	écart type	v%
d1 DAP	13	15,5	17	15,2	13	7	1,6	10,4
d1 DT	8,5	10	10,5	9,5	8	5	-	-
d1 H	11,5	17,5	17,5	15,7	11,5	5	-	-
d2 DAP	33	25	33	29,1	25	9	2,3	7,8
d2 DT ant.	13,5	12,5	15,5	13,2	12	6	1,1	8,7
d2 DT post.	13,5	15,5	16	14,9	13	7	1,1	7,5
d2 H	15,5	17	18	16,2	15	5	-	-
d3 DAP	36,5	34	42	36,2	34	10	2,3	6,3
d3 DT ant.	17,5	16,5	19,5	17,9	16,5	5	-	-
d3 DT post	19	17	20,5	19,1	17	8	0,9	4,9
d3 H	14,5	17	17	15,4	13	8	1,3	8,6
d4 DAP	38	28	40	36,3	28	15	3,8	10,4
d4 DT ant.	20	19	22	20,8	19	10	1,1	5,1
d4 DT post.	22	19	22,5	21,1	19	9	1,1	5,1
d4 H	14,5	17	19	16	14	10	1,5	9,1
d1-d4	121	112	121	116,7	112	3	-	-
d2-d4	108	97	108	104	97	7	3,6	3,5



FIGURES 35-38

Hoploaceratherium tetradactylum, denture inférieure. **35**, rangée dentaire inférieure lactéale droite (d1-d4), MNHN Sa 6359, vue labiale. **36**, dents de lait inférieures gauches (d1-d2), MNHN Sa 6350, vue occlusale. **37**, d2 droite, MNHN Sa 6376, vue occlusale. **38**, d3 droite, MNHN Sa 6373, vue occlusale. Échelle = 20 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum, lower dentition. **35**, right lower milk molars (d1-d4), MNHN Sa 6359, labial view. **36**, left lower milk molars (d1-d2), MNHN Sa 6350, occlusal view. **37**, right d2, MNHN Sa 6376, occlusal view. **38**, right d3, MNHN Sa 6373, occlusal view. Scale = 20 mm.

Genre **ACERATHERIUM** Kaup, 1832

Sous-genre **ACERATHERIUM (ALICORNOPS)** Ginsburg & Guérin, 1979

Espèce type. *Rhinoceros simorrensis* Lartet in Laurillard, 1848. Miocène moyen et supérieur (MN5 à 9).

DIAGNOSE (modifiée d'après Ginsburg & Guérin 1979) — Acérathère de petite taille à prémolaires supérieures bien molari-sées présentant sur leur ectolophe un net pli du paracône, à hypocône développé transversalement égal au protocône pour P3 et P4, dotées presque toujours d'un crochet et toujours dépourvues de pont entre protocône et hypocône. Molaires supérieures munies d'un crochet allongé. Dents jugales relativement hypsodontes pour le genre. Main tétra-dactyle.

AUTRES ESPÈCES DU SOUS-GENRE — *A. (Alicornops) pauliacense* (Richard, 1937), Miocène inférieur, MN1 – MN4, Europe de l'Ouest et centrale; ? *A. (Alicornops) alfambrense* (Cerdeño & Alcalá, 1987), Miocène supérieur, MN10, Europe de l'Ouest et peut-être centrale.

Aceratherium (Alicornops) simorrense (Lartet in Laurillard, 1848)

Rhinoceros simorrensis Lartet in Laurillard 1848: 101. – Lartet 1851: 29. – Roger 1898: 42, pl. 1, figs 5, 8, 9. – Osborn 1900: 259, figs 13B, 14B. – Roger 1900: 42.

Rhinoceros cimogorrensis. Gervais 1848: 49. – Lydekker 1886: 144.

Aceratherium minutum. Kaup 1854: 9, pl. 2, figs 9, 11 (part).

Rhinoceros de Simorre appelé *simorrensis* par M. Lartet. Duvernoy 1855: 46.

Rhinoceros incisivus. Fraas 1870: 17, pl. 3, fig. 6 (part).

Rhinoceros austriacus Peters 1870: 46, pl. 2, figs 6-9.

Aceratherium Austriacum. Roger 1887: 55.

Aceratherium Cimogorrense. Roger 1887: 55.

Rhinoceros (Aceratherium) austriacum. Roger 1896: 187.

Rhinoceros (Aceratherium) simorrense. Roger 1896: 187.

Ceratorhinus simorrensis. Roger 1902: 25. – Bach 1909b: 9. – Breuning 1923: 22.

Ceratorhinus (Rhinoceros) simorrensis. Schlosser 1902: 109.

Aceratherium bavaricum Stromer 1902: 63, pl. 1.

Rhinoceros (Ceratorhinus) austriacus. Bach 1908: 67.

Dicerorhinus simorrensis. Stromer 1928: 29, pl. 2, figs 22-24. – Wang 1928: 199, pl. 7, fig. 10. – Stromer 1940: 40. – Viret 1961: 65. – Guérin & Mein 1971: 143.

Dicerorhinus simorrensis var. *austriaca*. Wang 1928: 199, fig 2c.

«*Dicerorhinus*» (= *Aceratherium*) *simorrensis*. Hooijer 1966: 142, note infrapaginale.

Aceratherium simorrense. Heissig 1972b: 63. – Santafé & Casanovas 1984: 106, pl. 1, pl. 2, fig. 1. – Cerdeño 1989: 106, pls 8-25.

Dromoceratherium simorrense. Ginsburg 1974: 599.

Mesaceratherium simorrense. Heissig 1976: 73.

Aceratherium (Alicornops) simorrense Ginsburg & Guérin 1979: 114, fig. 1. – Guérin 1980: 199.

Alicornops simorrensis. Heissig 1999: 179.

HOLOTYPE — Fragment de crâne avec mandibule, MNHN Si 48.

LOCALITÉ TYPE — Simorre-Malartic (Gers).

DIAGNOSE — I1 et i2 développées, i2 fortement courbée. Pli paracône des dents jugales supérieures fort, un peu saillant. Crochet et surtout crista bien développés. Prémolaires avec cingulum lingual souvent continu, pont entre protocône et hypocône réduit ou absent. Cingulum lingual et labial des prémolaires inférieures fort. Métapodes graciles, peu raccourcis.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE — La localité type est d'âge Miocène moyen (MN7/8). La présence de l'espèce à Sansan ne marque pas sa première apparition car on la trouve aussi dans la zone MN5. Des restes plus anciens similaires appartiennent probablement à *A. (Alicornops) pauliacense*. Les représentants les plus récents de l'espèce sont connus au moins dans des gisements datant de la zone MN9. Sa parenté avec *A. (A.) alfambrense*, de taille plus grande mais mal documentée, est douteuse car on trouve des individus de taille aussi petite que l'espèce de Sansan dans des gisements datant également de la zone MN9. L'espèce présente à Sansan est fréquente en Europe de l'Ouest et centrale, spécialement dans la zone MN7/8. Elle est aussi présente dans le Miocène moyen d'Anatolie, mais absente dans le Miocène supérieur.

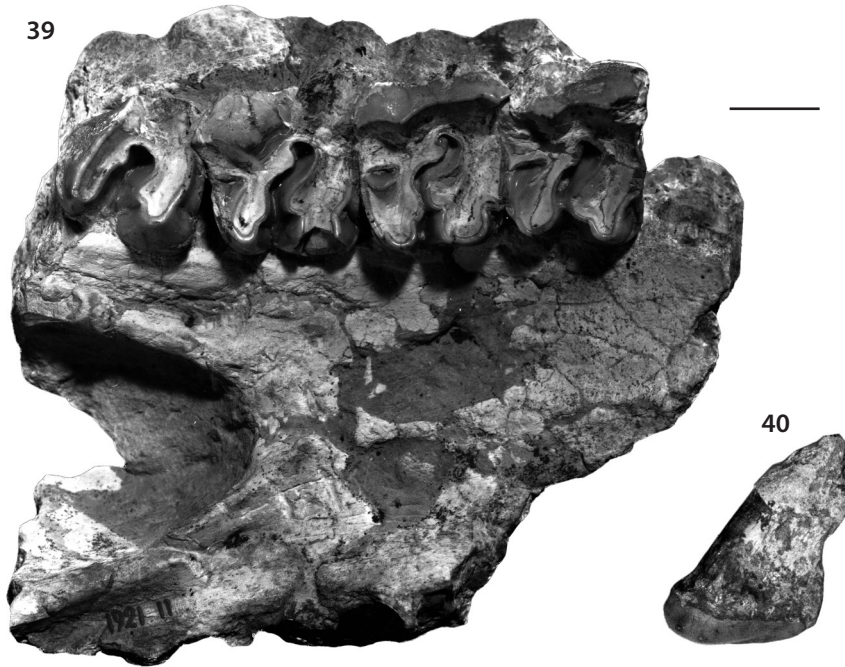
MATÉRIEL DE SANSAN ATTRIBUÉ À L'ESPÈCE — Voir Annexe 1.

REMARQUES — *A. (Alicornops) simorreense* est une espèce rare à Sansan. Sa présence a été signalée la première fois par Ginsburg (1974: 599). Les dents d'*A. (Alicornops) simorreense* diffèrent de celles de *H. tetradactylum* par leur taille et leur cingulum plus bas. Très souvent les os des membres ne diffèrent que par leur taille. Cependant, une confusion avec de jeunes individus de *Hoploaceratherium tetradactylum* est possible. La différence morphologique la plus nette concernant les membres est la forme de l'entocunéiforme, dont la partie distale est réduite chez *A. (Alicornops) simorreense*, un caractère qui rapproche cette espèce des *Aceratherium* classiques et de *Chilotherium*. La présence d'une petite corne sur les nasaux, déjà notée par Lartet (1851: 29) et confirmée par le crâne type de *Rhinoceros austriacus* Peters, 1870, est à l'origine de confusions permanentes sur la position systématique de l'espèce. Bach (1909a: 13) s'est prononcé en faveur d'une relation proche entre *A. (Alicornops) simorreense* et les rhinocéros à grandes cornes en se basant sur la faible liaison du protolophe avec l'ectolophe de la P2, caractère trouvé chez *Lartetotherium sansaniense*. Le premier auteur à avoir suggéré la parenté d'*A. (Alicornops) simorreense* avec les acérathères, après la fragmentation du genre *Rhinoceros* Linnaeus, 1758, est Roger (1887: 55). Peu après, Stromer (1902: 63) a créé la nouvelle espèce *Aceratherium bavaricum* pour un crâne d'*A. (A.) simorreense* qui représentait clairement un acérathère, à une époque où l'autorité d'Osborn et son étude un peu superficielle (Osborn 1900) ont probablement découragé Stromer d'attribuer ce crâne plutôt à l'espèce de Lartet. Comme Guérin (1980: 199) l'a mentionné, c'est Hooijer (1966: 142) qui a replacé l'espèce parmi les acérathères. Nous ne savons pas sur quel spécimen est fondée l'indication « main tridactyle » dans la diagnose originelle du genre; ce n'est d'ailleurs pas davantage précisé par les auteurs qui se sont intéressés à cette espèce. La tétradactylie de la main a été reconnue par Cerdeño (1989: 107). La distinction entre *Mesaceratherium* Heissig, 1969 et *Aceratherium* a été argumentée par Heissig & Fejfar (2007), mais le degré de parenté et la filiation entre ces genres restent incertains. La relation entre *Mesaceratherium* et *Aceratherium* doit être précisée, car le sous-genre type *Aceratherium (Aceratherium)* diffère surtout par l'absence de corne nasale, mais montre la plupart des caractères dentaires et post-crâniens d'*A. (Alicornops)*. Plus douteuse est la position de l'espèce *A. (Alicornops) alfambrense* Cerdeño & Alcalá, 1989 dont on ne connaît ni le crâne, ni les dents.

DESCRIPTION DES RESTES CRÂNIO-DENTAIRES (Figures 39-40, Tableaux 8-9)

La seule partie crânienne préservée à Sansan est la partie postérieure d'un palais (Sa 6341) portant P4 à M3 droites et probablement associée à des P2 et P3 gauches isolées (Figure 39). L'échancrure post-palatine forme un arc simple qui atteint antérieurement la partie distale de la M2. Le trou palatin est à côté de l'échancrure au niveau de la partie mésiale de la M3. La pièce n'offre pas d'autres détails crâniens.

La seule incisive supérieure (Figure 40) attribuée à l'espèce se distingue des autres incisives trouvées à Sansan et qui appartiennent toutes à *Lartetotherium sansaniense*. Cette dent est plus longue et plus étroite que les autres. Sa racine est plus longue avec une pointe aiguë. Il y a des arêtes qui descendent de la pointe principale sur les deux côtés. L'arête labiale est dirigée vers l'arrière et montre une surface d'usure. Sur le côté lingual il y a plusieurs arêtes plus petites qui sont presque



FIGURES 39-40

Aceratherium (Alicornops) simorreense.

39, palais fragmentaire avec la rangée dentaire droite (P4-M3), MNHN Sa 6341, vue occlusale. **40**, I1 droite, MNHN Sa 6380, vue linguale. Échelle = 20 mm.

Aceratherium (Alicornops) simorreense.

39, fragmentary palate with right cheek teeth (P4-M3), MNHN Sa 6341, occlusal view. **40**, right I1, MNHN Sa 6380, lingual view. Scale = 20 mm.

verticales. Il n'y a pas de sillon sur la racine, comme c'est typiquement le cas chez *Lartetotherium*. Tous les acérathères plus anciens ont des arêtes ou rides comparables, en particulier *Mesaceratherium* et *Plesiaceratherium*. Chez *Aceratherium s. str.* cette dent n'est pas suffisamment connue. Les molaires sont semblables à celles de *Hoploaceratherium tetradactylum* mais nettement plus petites. L'ectolophe montre un parastyle plus étroit mais aussi saillant. Le parastyle est plus court. Le crochet est court et l'antécrochet très saillant. Les trois sillons d'étranglement sont forts. Le protocône est rond, mais un peu aplati lingualemment vers la base. Cette tendance est plus forte sur les molaires postérieures. Le fond du médisinus est un sillon central qui fusionne avec les deux sillons d'étranglement. Sur la M2 le point de rencontre se situe dans le sillon du cingulum. Sur la M3 les sillons d'étranglement restent séparés. Le cingulum distal de cette dent n'a aucune pointe labiale mais descend graduellement vers la racine disto-labiale. Le cingulum est plus bas que chez *Hoploaceratherium*. Il peut être plus ou moins continu sur la face labiale. Sur la face linguale, le cingulum forme un V plus ouvert que chez *Hoploaceratherium*, sauf sur la M1 où il est restreint à un petit tubercule. La plupart de ces caractères se retrouve dans les populations d'A. (*Alicornops*) *simorreense* de Simorre et de Villefranche d'Astarac (Gers, France), des gisements un peu plus récents que Sansan. Sur les molaires de Villefranche d'Astarac, le crochet est un peu plus long et l'aplanissement lingual du protocône est plus prononcé. Il y a parfois un sillon vertical sur la face linguale du protocône. La similitude avec *Aceratherium s. str.* est donc grande. Chez ce sous-genre l'antécrochet est moins volumineux et le crochet est plus long. La première molaire de lait ressemble bien à celle de *Hoploaceratherium* dans la courbure de l'ectolophe. La largeur est moindre, mais la configuration des cônes et des crêtes varie de la même manière. Ainsi la distinction de ces dents entre les deux espèces reste délicate. Dans le matériel étudié, deux D1 sont clairement différentes de celles de *Hoploaceratherium*. Sur l'ectolophe, seul le parastyle est un peu plus long. Sur l'une de ces dents il y a deux cônes linguaux dont le distal est grand et rond. Le protocône se poursuit par une crête mésiale parallèle au cingulum lingual. Cette crête est faiblement liée à la base linguale de l'ectolophe. La seconde D1 attribuée à l'espèce est très usée. Elle n'avait probablement pas de protocône ni de protolophe. Le cingulum est absent sur la face labiale. Sur la face linguale il est interrompu au niveau du protocône. La postfossette est longue et étroite. Les autres prémolaires sont plus étroites que chez *Hoploaceratherium*. Le paracône est moins développé et plus étroit. Le parastyle est plus court, surtout sur la P2. Le crochet est court et n'a

TABLEAU / TABLE 8

Dimensions des dents supérieures d'*Aceratherium* (*Alicornops*) *simorreense*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the upper teeth of Aceratherium (*Alicornops*) *simorreense*. See *Material and methods* and *Table 1* for abbreviations.

	I1 isolée Sa 6380 g	D1 isolée Sa 6404 g	D1 isolée San 65 dr	P2 isolée Sa sans n° g	P2 crâne Sa 6342 g	P3 isolée Sa sans n° g	P3 crâne Sa 6342 g	P4 crâne Sa 6341 dr	M1 crâne Sa 6341 dr	D3 isolée Sa 6369 dr
DAP	39	23,5	18,5	27	25,5	29	29	32	41	34
DT	12,5	19,5	16,5	33	34	40	38	42	42	33,5
H (> = usée)	14,5	-	-	-	>24	>25	-	-	-	26
M1 – M3	-	-	-	-	-	-	-	105	-	-
H racine	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DAP racine	33,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DT racine	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-

pas de contact avec la crista. La crête qui relie le protocône à l'hypocône est faible et basse sur les P2 et P4, forte sur la P3. La P4 a un antécrochet épais, semblable à celui des molaires. Un sillon d'étranglement mésial est présent mais peu marqué sur les P3 et P4. Sur la P2 le protolophe est très mince et un peu recourbé vers le paracône au niveau de son contact avec l'ectolophe. Le cingulum lingual est situé à un niveau moyen sur la couronne. Il est onduleux et continu sur les P2 et P3, interrompu sous l'hypocône sur la P4. Il y a un cingulum labial bas au milieu de l'ectolophe sur les P3 et P4. Sur le spécimen type les prémolaires sont presque identiques. Le crochet de la P4 est plus long et le cingulum lingual est interrompu aussi sur la P3. Le cingulum labial est variable. La longueur de la postfossette varie aussi considérablement. Chez *Hoploaceratherium* et *Plesiaceratherium* le cingulum est plus haut sur la base et moins onduleux du côté lingual. La taille, en particulier la largeur, est nettement supérieure chez *Hoploaceratherium*. La ressemblance est plus grande avec *Aceratherium s. str.*, mais le cingulum lingual est moins continu et on trouve souvent une liaison entre crochet et crista. La partie mésiale de la P2 est plus réduite en largeur. Cette tendance est plus forte chez les genres plus modernes. La seule molaire de lait de Sansan attribuées à *A. (A.) simorreense* est probablement une D3. Elle est plus petite que la dent correspondante chez *Hoploaceratherium* avec, en particulier, une moindre largeur. L'ectolophe est moins long comparé à la longueur linguale. Comparé à une dent de lait de Villefranche d'Astarac l'antécrochet est moins saillant et le crochet moins épais et situé plus labialement. Les plis secondaires du crochet sont plus riches sur sa face linguale. La médifossette que le crochet forme avec la crista dédoublée est plus petite que chez *Hoploaceratherium*. Comme chez ce genre le cingulum lingual est presque continu, tandis qu'il est réduit à un bouton sur le spécimen de Villefranche. Il y a seulement deux fragments de grandes défenses de Sansan appartenant à *A. (A.) simorreense*. La couronne est plus gracile que chez *Hoploaceratherium tetradactylum* mais un peu plus courbée. Son usure, située le long de la crête mésiale, montre une striation nette à travers l'axe longitudinal. La crête mésiale est étroite et se prolonge un peu sur la racine. L'absence de cingulum et d'émail lingual indique un individu mâle. L'angle distal est plus aigu que chez *Lartetotherium* et porte une forte arête sur l'un des spécimens, arête qui est plus basse sur l'autre défense. La racine n'est pas préservée. Il n'est pas possible de distinguer les dents jugales inférieures d'*A. (A.) simorreense* de celles de *Hoploaceratherium tetradactylum*.

TABLEAU / TABLE 9

Dimensions des incisives inférieures d'*Aceratherium* (*Alicornops*) *simorreense*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the lower incisors of Aceratherium (*Alicornops*) *simorreense*. See *Material and methods* and *Table 1* for abbreviations.

	San 74	San 77
DAP couronne	>23	>24
DT couronne	17,5	16
H linguale	(50)	(40)
H labiale	(50)	(47)

Tribu TELEOCERATINI Hay, 1902

REMARQUES — Les Teleoceratini sont caractérisés parmi les Aceratheriinae par le raccourcissement progressif des segments distaux des membres, mais aussi par une tendance à la brachycéphalie. Ils ont gardé comme caractère primitif une petite corne, qui est perdue seulement chez *Brachypotherium* Roger, 1904, le plus grand genre de la tribu. Chez les premiers représentants de la tribu cette corne est du même type que chez les acérathères: petite, terminale et fissurée. La denture antérieure est caractérisée par un contact fonctionnel entre grandes incisives supérieures et inférieures. Les articulations intra-carpiennes et la forme de l'axis restent primitives, au contraire des acérathères. Cependant, le raccourcissement des membres est souvent accompagné par une tendance à l'hypsodontie plus précoce que chez les acérathères. Les segments proximaux des membres sont raccourcis et les segments distaux sont plus massifs que chez les acérathères. La réduction du quatrième doigt de la main est aussi plus précoce dans cette tribu. Le dernier genre tétradactyle, *Prosantorhinus* Heissig, 1974, disparaît au cours du Miocène moyen.

Genre **BRACHYPOTHERIUM** Roger, 1904

Espèce type. *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1837), Miocène inférieur et moyen (MN4 à 8), Europe, Anatolie.

DIAGNOSE — Grand Teleoceratini sans corne, avec un crâne court et large et des défenses puissantes fortement courbées. Dents jugales brachyodontes; dents supérieures élargies, dents inférieures avec un sillon labial presque effacé. Membres massifs avec métapodes moyennement raccourcis.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE — *Brachypotherium goldfussi* (Kaup, 1834), Miocène supérieur (MN9-10), Europe; *Brachypotherium perimense* (Falconer & Cautley, 1847), Miocène moyen à supérieur, Asie du Sud; *Brachypotherium heinzelini* Hooijer, 1963, Miocène inférieur à supérieur, et peut-être jusqu'au Pliocène, Afrique.

Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)

Rhinoceros brachypus Lartet 1837: 87. – Lartet in Laurillard 1848: 101. – Lartet 1851: 29. – Gervais 1848: 46. – Duvernoy 1855: 48, pl. 6, figs 16, 17.

Rhinoceros brachypus. Fraas 1870: 17, pl. 4, figs 2-6, 9, 12 (part).

Aceratherium brachypus. Hörnes 1881: 339. – Bach 1908: 66.

Teleoceras brachypus. Osborn 1900: 265. – Roger 1902: 10. – Mayet 1909: 24, figs 11-15.

Teleoceras (Rhinoceros) brachypus. Schlosser 1902: 125.

Brachypotherium brachypus. Roger 1904: 12. – Teppner 1915: 25. – Wang 1928: 201, pl. 9, figs 4-6. – Viret 1961: 72. – Guérin & Mein 1971: 143. – Klaitis 1973: 317. – Ginsburg 1974: 599. – Guérin 1980: 203. – Heissig 1999: 182, fig. 16.14. – Antoine, Bulot & Ginsburg 2000: 572.

Rhinoceros incisivus – Blainville 1846: pl. 11 (Mt III), 12 (I1, p4-m3 droite) (part) – Duvernoy 1855: pl. 6, figs 15, 20 (part).

Aceratherium Goldfussi. Kaup 1854: 27 (part). – Roger 1887: 55.

Rhinoceros (Aceratherium) Goldfussi. Roger 1896: 187.

Rhinoceros (Diceratherium) goldfussi. Roger 1898: 15, pl. 1.

Rhinoceros Goldfussi. Roger 1900: 1, 29, pl. 1, fig. 4, pl. 2.

Rhinoceros eurydactylus Haushalter 1855: 3, pl. 1.

Aceratherium tetradactylum mutation *pontilevensis* Mayet 1908: 271, figs 86, 88-90, pl. 10, figs 3, 4.

TYPE — Non désigné. Le syntype provient de Simorre, dont le matériel n'a pas été entièrement révisé ici. C'est pourquoi je ne propose aucun des exemplaires de Simorre comme lectotype dans une contribution sur les rhinocéros de Sansan.

LOCALITÉ TYPE — Simorre (Gers), Miocène moyen (MN7/8).

DIAGNOSE — Espèce de *Brachypotherium* de grande taille, mais plus petite que la plupart des autres espèces. Dents supérieures modérément larges. Cingulum plus fort que chez les autres espèces.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE — Les plus anciens représentants de cette espèce très répandue ont été trouvés dans le gisement d'Aérottrain de Chevilly, une localité d'âge intermédiaire entre celui d'Artenay et celui de Baigneaux-en-Beauce. Cette espèce existe donc dès la base de zone MN4b. L'espèce apparaît presque en même temps dans les molasses marines et saumâtres d'Allemagne du Sud. Dès lors *Brachypotherium* est le genre de rhinocéros le plus fréquent dans les sédiments fluviatiles proximaux, spécialement au cours du Miocène moyen. Il est plus rare dans les sédiments fluviatiles distaux, comme la série inférieure de la Molasse d'eau douce de Bavière. Son étendue stratigraphique se termine par la transition de *Brachypotherium brachypus* à *B. goldfussi*, une limite peut-être arbitraire pour la séparation de ces deux espèces. En Europe *Brachypotherium brachypus* n'a été trouvé ni en Grèce ni en Italie, probablement en raison de la rareté de localités. Il n'est signalé en Espagne que par des restes douteux qui appartiennent probablement à des espèces différentes ; il faut donc vraisemblablement exclure la péninsule ibérique de son aire de repartition. Les découvertes les plus orientales proviennent de localités d'Anatolie (Turquie) où le genre est restreint au Miocène moyen. Au nord-est, on retrouve l'espèce en Silésie (Pologne) dans des localités qui sont les plus marginales du Miocène continental.

MATÉRIEL DE SANSAN ATTRIBUÉ À L'ESPÈCE — Voir Annexe 1.

REMARQUES — La position systématique du genre et de l'espèce n'a jamais été remise en question. L'espèce *brachypus* a été attribuée initialement au genre *Rhinoceros*. L'éclatement de ce genre, avec l'attribution des restes d'Amérique du Nord au genre *Teleoceras* Hatcher, 1894, est à l'origine de l'attribution de l'espèce *brachypus* à un genre distinct. La ressemblance entre *B. brachypus* et *B. goldfussi* est très forte, les petites différences relevées étant seulement graduelles. La question de la séparation de ces deux espèces, si proches et formant certainement une lignée phylétique, reste d'actualité. Généralement les auteurs ont résolu ce problème de manière plutôt arbitraire. Le matériel de Sansan ne permet pas de résoudre cette question.

Ni Lartet (1851), ni Filhol (1891) n'ont mentionné la présence de *Brachypotherium brachypus* à Sansan. Pourtant, Blainville (1846: pl. 11, 12) a figuré quelques os et dents de Sansan de cette espèce sous le binôme *Rhinoceros incisivus*. Osborn (1900: 251) a également cité sa présence à Sansan, mais je n'ai pas pu retrouver la défense mentionnée par cet auteur dans les collections du MNHN. Roger (1900: 29) et Viret (1961: 72) ont mentionné les figures de Blainville comme représentant *Brachypotherium brachypus*. Klaitz (1973: 317) a trouvé parmi les os de la main de Sansan des pièces appartenant à *Brachypotherium*. Enfin, Guérin (1980: 371) énumère aussi quelques dents de Sansan conservées dans d'autres musées comme appartenant à cette espèce. A noter que la provenance de certains spécimens est incertaine, car des mélanges entre les collections anciennes, spécialement entre celles de Sansan et Simorre, sont possibles. Les fouilles plus récentes à Sansan menées par le Muséum d'Histoire naturelle de Bâle et le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ont confirmé la présence de *Brachypotherium* à Sansan.

DESCRIPTION DES RESTES DENTAIRES (Tableau 10)

Je n'ai étudié que quelques dents. L'une, probablement une M2 droite très usée, a une taille plus grande que toutes les autres dents de rhinocéros de Sansan. Les quelques caractères préservés sont un émail épais, un cingulum fort et haut, qui borde la face linguale du protocône jusqu'au bord mésial de l'hypocône et un antécrochet peu saillant, mais plus fort que chez la plupart des molaires de cette espèce. Le protocône est détaché par deux sillons d'étranglement un peu entaillés dans une position très linguale. Il n'y a pas de sillon sur l'hypocône. La postfossette, le crochet et la crista sont perdus par l'usure. Le cingulum labial est brisé. La seconde dent supérieure est une première molaire de lait qui surpasse la taille des autres D1 de Sansan. Sa structure est peu réduite avec deux crêtes transversales et un protocône bien formé, presque aussi fort que l'hypocône. Le caractère le plus marquant est un cingulum fort et continu sur la face labiale. Le cingulum

	San 14 M2 dr	San 32 D1 g	San 80 i2	Sa 6433 m3 g
DAP maximal	>49	28	-	-
DT maximal	66,5	24	>22	35
H maximale	-	-	>26	-
H cingulum lingual	16	-	-	-
H cingulum labial	6	-	-	-

TABLEAU / TABLE 10

Dimensions des dents de *Brachypotherium brachypus*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the teeth of Brachypotherium brachypus. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

lingual descend fortement entre les cônes et est relié à leurs pointes. Le parastyle est long et délimité labialement par une dépression longue mais peu profonde. Deux prémolaires supérieures avec du sédiment sableux adhérent sont conservées avec le matériel de Sansan au MHNT. Leur provenance est cependant douteuse et elles pourraient provenir de Simorre. Un fragment de la couronne d'une défense non usée donne une idée de la grande taille de cette espèce, mais les mesures au milieu de la couronne ne sont pas utilisables pour une comparaison. La section triangulaire et l'élargissement vers la base sont cependant typiques du genre. Un fragment d'une troisième molaire inférieure montre le sillon labial, presque effacé, mais typique du genre. Le bassin du talonide présente une ligne tranchante, qui descend régulièrement vers l'intérieur.

Sous-famille RHINOCEROTINAE Gray, 1821

REMARQUES — Les rhinocéros actuels sont réunis dans cette sous-famille qui comprend deux tribus: Rhinocerotini Gray, 1821 et Elasmotheriini Bonaparte, 1845. Cet ensemble est fondé sur la présence d'une grande corne, devenue une arme plus prépondérante que les défenses inférieures, et d'une main généralement tridactyle. La plupart des caractères communs à ces deux tribus d'importance mineure sont des caractères primitifs et n'ajoute rien à l'analyse phylétique, sauf la tendance à développer une d1 biradiculée.

Tribu RHINOCEROTINI Gray, 1821

DIAGNOSE — Rhinocerotinae uni- ou bicornes avec des membres médiportaux mais massifs. Carpe avec des articulations palmaires entre les éléments de la rangée proximale.

REMARQUES — C'est la seule tribu actuellement représentée dans la Nature. Elle est divisée aujourd'hui en deux sous-tribus: Dicerotina Ringström, 1924, qui comprend les deux genres Africains sans denture antérieure, et Rhinocerotina Gray, 1821 qui comprend les rhinocéros d'Asie du Sud qui possèdent une paire de grandes incisives à chaque mâchoire. Les espèces emblématiques du Pléistocène sans denture antérieure n'appartiennent à aucune de ces sous-tribus; leurs relations phylétiques avec les espèces actuelles ne sont toujours pas éclaircies.

Genre *LARTETOTHERIUM* Ginsburg, 1974

Espèce type. *Lartetotherium sansaniense* (Lartet in Laurillard, 1848), Miocène inférieur à supérieur (MN4 à 9), Europe.

DIAGNOSE — Rhinocerotini unicomnes de taille moyenne avec un crâne de longueur moyenne à profil fortement concave. Cerveau plus petit que chez *Dicerorhinus*. Denture antérieure avec deux paires d'incisives à chaque mâchoire, les petites incisives mésiales de la mandibule étant parfois perdues chez les individus âgés. Dents jugales supérieures très brachyodontes, sans cingulum lingual et sans constriction du protocône. d1 conservée chez les adultes, plutôt

uniradiculée, mais avec un sillon profond le long de la racine. P2-M3 plus courtes que chez *Dicerorhinus*, à vallées transversales plus étroites. Pli métacône fort sur les prémolaires, moins fort, mais bien formé sur les molaires antérieures. Dents jugales inférieures également à cingulum réduit. Membres avec les caractères primitifs de la tribu.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE — Aucune.

REMARQUES — En créant ce genre Ginsburg (1974: 597) a fourni un certain nombre de caractères le séparant de *Dicerorhinus*. D'après Groves (1983: 310) les caractères crâniens de la diagnose originale ne sont partiellement pas fiables en raison de la déformation du crâne sur lequel s'est basé Ginsburg (spécialement la partie postérieure des ptérygoïdes). Selon lui la plupart de ces caractères sont primitifs comparés à tous les rhinocéros vivants. Néanmoins, certains caractères distinctifs donnent à ce genre une place distincte dans l'arbre phylétique des Rhinocerotinae. Les caractères dentaires de la diagnose de Ginsburg (1974: 598) sont valables car *Dicerorhinus sumatrensis* Fischer, 1814 a conservé une denture de type ancestral et les différences relevées chez *Lartetotherium* sont probablement des caractères autapomorphes et propres à ce genre. La plupart des auteurs se sont mépris sur l'interrogation de Lartet (1851: 29) concernant la présence ou non d'une deuxième corne. Il est donc nécessaire de réaffirmer qu'une seule corne est présente chez *Lartetotherium sansaniense*. Le crâne type ne montre aucune trace de corne frontale ou naso-frontale. De plus, les crânes trouvés en Allemagne du Sud et en Autriche sont également dépourvus de corne postérieure. Une parenté avec *Dicerorhinus* est donc peu probable. Reste par ailleurs le problème de la distinction du genre avec *Gaindatherium* Colbert, 1934 d'Asie du Sud, mais cela nécessiterait une étude détaillée du matériel décrit par Colbert. Par conséquent, la diagnose du genre *Lartetotherium* proposée ici est pour le moment provisoire. La présence d'une seule corne nasale subterminale implique qu'une filiation avec *Dihoplus schleiermacheri* (Kaup, 1832) est très improbable. Par rapport à *L. sansaniense*, cette espèce est plus grande, bicorne et montre un cingulum moins réduit sur les prémolaires supérieures. *Lartetotherium* reste donc pour le moment monospécifique.

Lartetotherium sansaniense (Lartet in Laurillard, 1848)

Rhinoceros sansaniensis Lartet in Laurillard 1848: 101. – Lartet 1851: 29. – Duvernoy 1855: 71, pl. 1, fig. 1. – Fraas 1870: 16. – Peters 1870: 31, pl. 1, pl. 2, fig. 1-3, pl. 3, fig. 1, 2 (part). – Filhol 1891: 94, pls 13, 14. – Pavlow 1892: 226, pl. 5, figs 8, 15. – Roger 1898: 21. – Osborn 1900: 258, figs 12F, 13A, 14A. – Roger 1900: 49. – Bach 1908: 66.

Rhinoceros. Gervais 1859: 99.

Rhinoceros austriacus Peters 1870: 43, pl. 3, figs 3-5 (part). – Hörnes 1882: 156, pl. 3, fig. 6 (part).

Rhinoceros schleiermacheri. Roger 1887: 56.

Rhinoceros (Dihoplus) sansaniensis. Roger 1896: 187.

Ceratorhinus (Rhinoceros) sansaniensis. Schlosser 1902: 106.

Ceratorhinus sansaniensis. Roger 1902: 25. – Bach 1909a: 5, fig. 2. – Breuning 1923: 28.

Rhinoceros (Ceratorhinus) simorrensis. Hernandez-Pacheco 1914: 484, pl. 31, fig. 2.

Rhinoceros (Ceratorhinus) hispanicus Hernandez-Pacheco 1914: 487, pls 32-34 (non).

Rhinoceros sp. Bataller 1918: 146, pl. 7, fig. 5.

Rhinoceros (Ceratorhinus) sansaniensis. Stehlin & Helbing 1925: 125.

Dicerorhinus aff. *sansaniensis*. Pavlovic, 1963: 74, pl. 1.

Dicerorhinus sansaniensis. Guérin & Mein 1971: 143.

Didemcerus sansaniensis. Heissig 1972: 70.

Lartetotherium sansaniensis. Ginsburg 1974: 597, fig. 3.

Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis. Ginsburg & Antunes 1979: 494. – Antunes & Ginsburg 1983: 35.

Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis. Guérin 1980: 201.

Lartetotherium sansaniense. Groves 1983: 310, fig. 10. – Heissig 1999: 183, figs 16.17. – Antoine, Bulot & Ginsburg 2000: 572.

HOLOTYPE — Crâne avec mandibule, MNHN Sa 6478, par monotypie.

DIAGNOSE — La même que celle du genre.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE — Du Miocène inférieur (MN4) au Miocène supérieur (MN9). Europe. L'espèce apparaît tout d'abord à Baigneaux-en-Beauce (France) et Ořechov (République Tchèque), deux localités datant de la zone MN4. L'espèce se disperse dans toute l'Europe, y compris en Espagne, jusqu'au Miocène supérieur (MN9), mais n'est jamais très fréquente.

MATÉRIEL DE SANSAN ATTRIBUÉ À L'ESPÈCE — Voir Annexe 1.

DESCRIPTION DES RESTES CRÂNIO-DENTAIRES

CRÂNE ET MANDIBULE HOLOTYPE (Figures 41-43, Tableaux 11-12) — Ginsburg (1974: 597) a donné une description détaillée de l'holotype qui a été partiellement corrigée par Groves (1983: 310) sur la base d'un crâne de Sandelzhausen. Je préfère ne pas utiliser de restes de cette localité allemande (qui a déjà livré quatre crânes) pour éviter un mélange de caractères entre populations d'âge différent (environ 1,5 Ma sépare Sansan de Sandelzhausen, localité plus ancienne). Le crâne holotype MNHN Sa 6478 est mésocéphale, fortement raccourci par une distorsion antéro-postérieure. Le chignon est haut et relevé et la face occipitale était probablement verticale. Le profil dorsal du crâne est concave dans la partie postérieure comme chez *Diceros rhinus sumatrensis*. Cette concavité semble plus forte sur l'holotype de *L. sansaniense*, mais elle est certainement exagérée par la distorsion. Les frontaux sont lisses, sans aucune trace d'insertion d'une corne. Cependant, cette partie du crâne est tellement endommagée qu'il n'est pas possible d'en déduire son profil originel et le degré de sa convexité transversale, même si celle-ci était probablement faible. Les nasaux sont très larges et pointus en avant. Ils sont soudés sur toute leur longueur. La base de la corne forme une bosse rugueuse conique à peu près au milieu des nasaux, en avant de laquelle ces os forment une pointe longue et rugueuse. Les bords latéraux sont très épais autour de l'échancrure nasale, moins épais du côté de la corne où ils se transforment en une plaque épaisse supportant la corne. En avant, les bords des nasaux sont plus minces. La partie médiane des nasaux est épaisse au niveau de la corne (41 à 47 mm) mais plus mince vers l'arrière. Sous la ligne de fusion des nasaux se trouve une bande rugueuse pour l'insertion de la cloison cartilagineuse. Cette bande rugueuse est accompagnée des deux côtés par des bandes lisses plus larges. L'incision nasale est peu profonde et atteint le niveau de la moitié mésiale de la P3. Le foramen infraorbitaire se situe au-dessus de la P3. Le bord antérieur de l'orbite est situé au-dessus de la partie mésiale de la M2. La partie postérieure du crâne est moins large que chez la plupart des rhinocéros actuels. Néanmoins le chignon reste large, comme chez tous les Rhinocerotini, et entaillé en son milieu. Les crêtes fronto-pariétales sont proches l'une de l'autre. La face occipitale est haute et un peu inclinée vers l'avant. Les condyles occipitaux sont nettement plus grands que chez *Hoploaceratherium* et portent chacun une arête médiane. Le foramen magnum, circulaire, est surmonté par un tubercule nuchal. Les apophyses paroccipitales et post-tympaniques, bien développées, sont soudées à leur base. Au-dessus du pseudo-méat auditif extérieur, l'espace entre la crête temporale et la crête nuchale est excavée. La section de l'apophyse post-glénoïde est semi-circulaire. L'arcade zygomatique est moins forte que chez les acérathères mais située dans un plan plus dorsal relativement aux molaires. Son bord dorsal forme en arrière un arc arrondi sans pointe proéminente ou gouttière postérieure. L'orbite est grande avec une apophyse lacrymale nette. Il n'y a pas d'apophyse sus-orbitaire mais une apophyse post-orbitaire peu développée est présente sur l'arcade zygomatique. Son bord antérieur est situé au niveau de la partie mésiale de la M2. Dans le fond de l'orbite on distingue un seul foramen, correspondant au trou rond et la fissure orbitaire. La distance entre l'orbite et l'incision nasale est dans la moyenne de ce que l'on observe chez d'autres rhinocéros. Les prémaxillaires ne sont pas préservés. La fissure palatine se ferme en avant de la rangée dentaire jugale. L'arc palatin atteint le niveau de la partie distale des M2. Les ailes ptérygoïdes sont fortement déplacées suite à la distorsion antéro-postérieure post-mortem qui affecte le crâne, ce qui a été mentionné par Groves (1983: 311). Ainsi, ce caractère, qui fait partie de la diagnose de Ginsburg (1974), ne peut être considéré comme diagnostique. Le bord postérieur du ptérygoïde est incliné à 45° environ. La largeur de l'articulation mandibulaire ainsi que la largeur zygomatique du crâne sont fortement altérées par la distorsion. Le processus basal du basioccipital porte une crête sagittale. Les foramens hypoglosses sont situés bien en avant des condyles, mais ne sont pas déplacés vers l'extérieur.

La mandibule est basse et longue. Le corps est gracile avec une base presque rectiligne. Un sillon longitudinal correspondant à la ligne du muscle mylohyoïdien est présent sur la face linguale. La symphyse est presque horizontale ce qui indique des prémaxillaires descendant vers l'avant. Les plans du corps et de la symphyse sont presque parallèles. Celle-ci est plus longue que chez tous les acérathères. L'angle entre les corps mandibulaires est large, formant plus un U qu'un V. Il se ferme au niveau de la moitié distale des p2. Le foramen mentonnier est triple : deux foramens sont situés sous la d1 et le bord distal de la p2, respectivement, le troisième est situé plus bas sur le corps mandibulaire, sous la moitié mésiale de la p2. La branche montante est longue, basse et verticale. Son angle rond saille vers l'arrière. Le processus articulaire ne s'élève guère au-dessus du niveau de l'échancrure sigmoïde. L'apophyse coronoïde est brisée. Le foramen mandibulaire s'ouvre en dessous du niveau du bord alvéolaire. D'après la taille des incisives, l'individu était probablement une femelle.



FIGURES 41-43

Lartetotherium sansaniense. Holotype, crâne avec mandibule monté, MNHN Sa 6478. **41**, vue latérale gauche. **42**, vue latérale droite. **43**, partie occipitale en vue postérieure. Échelle = 100 mm.

Lartetotherium sansaniense. Holotype, mounted skull with mandible, MNHN Sa 6478. **41**, left lateral view. **42**, right lateral view. **43**, occipital part in occipital view. Scale = 100 mm.

La comparaison entre ce crâne type et les individus des autres localités est rendue difficile par sa distortion. Comparé aux crânes plus anciens de Sandelzhausen, le crâne de Sansan est gracile, probablement parce qu'il appartient à une femelle, mais il porte des dents jugales d'une taille supérieure. La plupart des caractères crâniens sont semblables, quelques-uns présentent une variabilité plus importante. Ainsi, les crêtes fronto-pariétales fusionnent chez deux individus de Sandelzhausen, un troisième présente des crêtes rapprochées, comme sur l'holotype, et le dernier spécimen a des crêtes plus éloignées l'une de l'autre. Ce caractère est également lié au sexe, car la musculature plus forte des mâles nécessite une crête sagittale forte. Il y a une variation moins grande dans la position de l'échancrure nasale dont le bord postérieur peut être situé au-dessus de la première ou de la deuxième prémolaire sur les crânes de Sandelzhausen, mais toujours un peu antérieure à la position observée sur l'holotype. On constate donc que la tendance évolutive chez cette espèce est l'approfondissement de l'échancrure nasale. Le crâne de trois espèces de Rhinocerotini du Miocène inférieur à moyen sont connus. La plus grande de ces espèces, *Dicerorhinus leakeyi* Hooijer, 1966 de Rusinga (Kenya) porte deux cornes. *Gaindatherium browni* Colbert, 1934 n'en porte qu'une, comme *Lartetotherium sansaniense*. Les crânes sont d'une morphologie semblable, mais les dents jugales montrent des différences illustrant la distinction des lignées phylétiques. La plus ancienne des trois espèces, *Dicerorhinus leakeyi*, est connue par un crâne mâle bicolore, la seconde corne étant située en avant du bord antérieur de l'orbite. La concavité du profil dorsal du crâne est plus accentuée que chez *Lartetotherium*. Les crêtes fronto-pariétales sont rapprochées, mais non fusionnées. Le pseudo-méat auditif est solidement fermé. Le bord antérieur de l'orbite est dans la même position que chez *Lartetotherium*. L'échancrure nasale est peu profonde et atteint à peine le bord mésial de la D1. Comme chez *Lartetotherium* le foramen infraorbitaire est très proche de l'échancrure. Le bord ventral de la mandibule est rectiligne. La forme de la corne nasale est différente, plus arrondie que conique. Le crâne type mâle de l'espèce la plus récente, *Gaindatherium browni*, est unicolore, avec une base de corne conique comme chez *Lartetotherium* mais située un peu plus en arrière. L'échancrure nasale est peu profonde et atteint le niveau

TABLEAU / TABLE 11

Dimensions du crâne holotype de *Lartetotherium sansaniense*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations. Les mesures prises par Guérin (1980) sont indiquées par G et leur numéro.

Dimensions of the holotype skull of Lartetotherium sansaniense. See Material and methods and Table 1 for abbreviations. The measurements of Guérin (1980) are indicated by G and their number.

crâne déformation numéro côté	holotype antéro-post.	
	Sa 6478	
	g	dr
G2: L nasal – condyle	486	
G3: L nasal – chignon max.	480	
L nasal – chignon milieu	452	
G4: Profondeur éch. nasale	127	133
G6: L fosse temporale	(241)	208
L bord ant. orb. – chignon	(291)	274
G9: L orbite – éch. nasale	98	107
G13: L M3 – condyle	218	207
G14: L nasal – bord orbite	233	243
G15: DT chignon	155	
G16: DT processus mastoïdes	180	
G19: DT frontal max.	194	
G21: DT zgomatique	(240)	
G22: DT nasaux base	107	
DT nasaux milieu	119	
DT nasaux terminal	71	
G23: H chignon sur foram. magnum	154	
H chig. sur bas. cond.	199	198
H orbite sur M-alvéoles	50	51
H interne orbite	64	-
H arcade zgom. max.	55	-
G29: DT palais P/M	74	
G30: DT palais M3	74	
G31: DT foram. magnum	45	
G32: DT sur les condyles	112	
Position des éléments morphologiques au-dessus de :		
échancrure nasale	ant. P3	
foramen infraorbitaire	post. P3	
bord ant. de l'orbite	ant. M2	
échancrure post-palatine	post. M2	
crête faciale extr. ant.	ant. M2	

TABLEAU / TABLE 12

Dimensions de la mandibule de *Lartetotherium sansaniense*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the mandible of *Lartetotherium sansaniense*. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

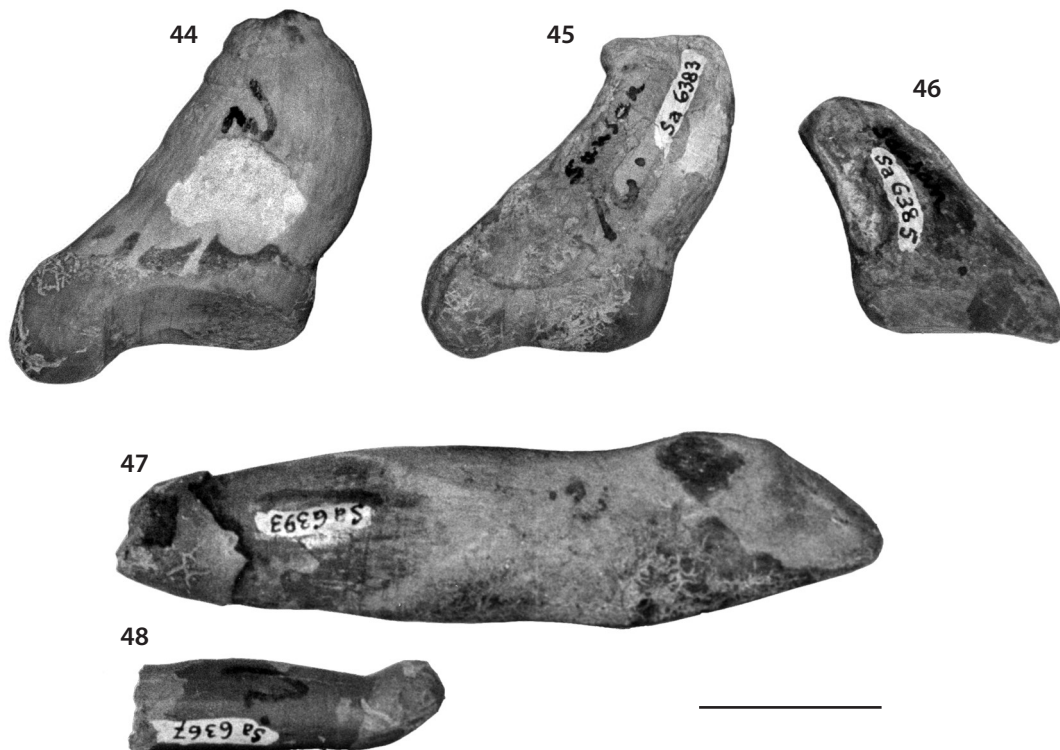
	holotype		fragm.	mandibule juv
	Sa 6478		San 7	Sa 10303
	dr	g	dr	dr
L maximale latérale	460	-	-	-
L symphyse	113		-	-
DT symphyse ant.	(62)		-	-
DT symphyse min.	50		-	-
Épaisseur symphyse	30		-	-
L diastème au-p2 (d2)	52		-	-
L I2-base - m3 (d4)	272		-	-
H branche maximale	-	-	-	-
H branche éch.	-	170	-	-
H branche articulation	187	191	-	-
DAP branche	105	101	-	-
DT condyle articulaire	89	-	-	-
DAP condyle articulaire	18	19	-	-
H corps sous p2/d2	61	-	-	38
DT corps sous p2/d2	32	-	-	24,5
H corps sous p4/d4 post.	63	66	-	46
DT corps sous p4/d4 post.	35,5	34,5	-	35
H corps sous m3	74	76	88	-
DT corps sous m3	38,5	37	44	-
Position des éléments morphologiques en dessous de:				
Alvéole défense	avant p			
Foramen mentonnier	d1/p2			
Bord post. symphyse	post. p2			

de la D1. Le foramen infraorbitaire est à une distance plus grande de l'échancrure que chez *Lartetotherium* et se trouve au-dessus de la moitié distale de la P2. D'autre part, le bord antérieur de l'orbite est au niveau du milieu de la M1, ce qui, d'après Colbert (1934: 2), indiquerait une tendance vers la brachycéphalie, comme chez *Rhinoceros*. Un autre fragment de crâne d'un niveau plus récent montre un bord antérieur de l'orbite au-dessus de la M2 et un foramen infraorbitaire au-dessus de la P3. Il s'agit de caractères variables qui ne sont utilisables que si les différences interspécifiques sont parfaitement claires. Le profil dorsal moins concave, l'apophyse post-orbitaire forte, la fermeture du pseudo-méat auditif et la fusion des crêtes fronto-pariétales sont d'autres caractères distinctifs, dont le dernier caractérise les individus mâles. La présence de deux incisives est un trait primitif que l'on retrouve chez *Dihoplus schleiermacheri*. Aucun prémaxillaire de *Lartetotherium* ne documente ce caractère. La mandibule n'est pas connue dans son intégralité mais les deux symphyses connues de *Gaindatherium* montrent la perte des i1, des dents qui sont retenues chez les autres genres. Les différences citées ci-dessus ne sont pas suffisantes pour séparer les deux genres *Lartetotherium* et *Gaindatherium*. Cependant, si l'on considère également les différences observées sur les dentures, une distinction générique est justifiée entre les espèces concernées.

DENTURE ANTÉRIEURE (Figures 44-48, Tableaux 13-14) — Dans les collections de Sansan que j'ai pu étudiées, aucun crâne ne porte les incisives supérieures en place. Les I1 isolées sont aisément reconnaissables par leur taille, inférieure à celles de *Brachypotherium*, leur section ovale, plus large que chez *A. (Alicornops)*, et leur racine pointue. La couronne est simple avec une crête longitudinale basse, qui commence sur un cône principal à l'avant et descend vers le bord distal. Le cône principal est modelé par une dépression linguale qui délimite légèrement ce cône de l'appendice distal plus bas. Cette dépression continue sous la base par une gouttière longitudinale située dans la moitié distale de la racine. Ainsi le contour de la base est concave sur la face linguale, convexe sur la face labiale. La racine est épaisse, parfois plus que la couronne. Elle est courte et pointue par la convergence des faces mésiale et distale. Elle est inclinée par rapport à l'axe de la couronne, sa face mésiale formant un angle de 30° environ avec la crête longitudinale de la couronne. La surface d'usure est toujours fortement striée. Le dimorphisme sexuel, important, se confond avec une variation individuelle également forte. Les incisives des femelles sont plus petites et ont un col plus étranglé que celles des mâles. Il y a deux paires d'incisives inférieures. Les premières, avec une couronne en bouton, sont presque sans fonction. Elles sont représentées

sur le crâne holotype seulement par leurs racines longues à section circulaire. Une pièce isolée possède une couronne en bouton oblique, avec une crête terminale et distale qui est divisée en deux sur la face mésiale. Le cingulum basal entoure les faces labiale et linguale. La racine est longue et de section arrondie. Le col est peu accentué. Les deuxièmes incisives forment de grandes défenses avec l'axe des racines, presque horizontal et un peu divergent. Seule la couronne est un peu courbée vers le haut, surtout chez les mâles. La section de la couronne est triangulaire, avec une crête tranchante du côté mésial qui est moins étirée que chez *Hoploaceratherium*. Son extrémité basale saille vers la racine chez les mâles et plus modérément chez les femelles. L'émail est épais sur les faces labiale et distale; sur la face linguale il est absent chez les mâles, présent mais très mince chez les femelles. Le collet est marqué seulement chez les femelles. La racine est de section ovale. Son bord lingual est rectiligne, le bord labial un peu courbé. La pointe de la racine est parfois un peu courbée. Le diamètre atteint son maximum au milieu de la longueur; il est égal ou un peu inférieur au niveau de la couronne. Les racines sont souvent recouvertes d'un ciment très épais (épaisseur maximale mesurée = 2,4 mm). Les défenses fortement endommagées du spécimen type sont peu développées, indiquant son appartenance à un individu femelle.

Comparé aux autres populations de l'espèce on ne trouve pas de différences qui dépassent la variation observée dans la population de Sansan. Chez *Gaindatherium* il faut noter l'absence des petites incisives intermédiaires, qui sont présentes chez *Lartetotherium*, et la forme de la défense, moins courbée. Malheureusement on ne connaît pas la mandibule des femelles de *Gaindatherium*. La symphyse est plus longue mais du même type qu'à Sansan.



FIGURES 44-48

Lartetotherium sansaniense, incisors. 44, I1 mâle gauche, MNHN Sa 6384, vue labiale. 45, I1 mâle droite, MNHN Sa 6383, vue linguale. 46, I1 femelle droite, MNHN Sa 6385, vue labiale. 47, I2 (femelle ?), MNHN Sa 6393, vue linguale. 48, I1 droite, MNHN Sa 6367, vue linguale. Échelle = 20 mm.

Lartetotherium sansaniense, incisors. 44, left male I1, MNHN Sa 6384, labial view. 45, right male I1, MNHN Sa 6383, lingual view. 46, right female I1, MNHN Sa 6385, labial view. 47, right (female ?) I2, MNHN Sa 6393, lingual view. 48, right I1, MNHN Sa 6367, lingual view. Scale = 20 mm.

TABLEAU / TABLE 13

Dimensions de l'incisive supérieure de *Lartetotherium sansaniense*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the upper incisor of Lartetotherium sansaniense. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

n°	Sa 6384	Sa 6381	Sa 6385	Sa 6383	Sa 6382	Sa 6385	San 87	San sans n°
sexe	mâle	mâle	mâle?	femelle?	femelle	femelle	mâle	femelle
côté	g	g	dr	dr	g	g	?	?
couronne DAP	31,5	33	29	26,5	23,5	23	>29	(24)
couronne DT ant.	13,5	14	11,5	11,5	11	11,5	-	11
couronne DT post.	13	13	11	11	12	10,5	-	-
couronne H ant.	14,5	>12	13	12,5	10	-	-	-
racine H ant.	30,5	38	-	26	-	27	34	31
racine H post.	27,5	27,5	-	25	21	21	26,5	26
racine DAP	25,5	27	-	23	18,5	19,5	23	17
racine DT	13,5	13,5	-	11	11	11	12	11

TABLEAU / TABLE 14

Dimensions des incisives inférieures de *Lartetotherium sansaniense*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the lower incisors of Lartetotherium sansaniense. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

dent	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i2	i1	i1
numéro	Sa 6390	Sa 6387	Sa sans n°	San sans n°	San 76	Sa 6396	Sa 6393	Sa 6478	San 73	San 85	Sa 6367	San 72
sexe	mâle	mâle	mâle	mâle	mâle	mâle ?	femelle	femelle?	femelle?	femelle		
côté	g	dr	dr			g	dr	g			dr.	g
L totale (>=reste)	-	-	-	-	-	-	>84	-	-	-	-	>47
couronne H	-	-	>33,5	-	-	-	>30	-	-	-	14	14
couronne DT	-	-	21	23,5	25	-	21,5	-	-	-	10,5	14
couronne DAP	-	-	-	16,5	-	-	14	-	16	-	9	9,5
col DT	25	23,5	-	-	-	22	19,5	21,5	-	-	9	10
col DAP	20	18	-	-	-	17	15	18	-	-	8,5	9
racine H	82	-	-	-	-	60	56	-	70	-	-	>37
racine DT	26,5	23	-	24	25	23,5	20	-	20,5	21	11	12
racine DAP	21	18	-	17,5	20,5	19	15	-	16	16	10	10,5

DENTS JUGALES SUPÉRIEURES (Figures 49-52, Tableau 15) — Les dents jugales de l'holotype sont très usées, surtout les pré-molaires. Les couronnes sont brachyodontes et sans aucune trace de cingulum labial ou lingual. Les molaires sont d'une forme généralisée avec un métacône fortement rétréci et un ectolophe très oblique. Le parastyle est court et le pli paracône fort, les deux étant séparés par un sillon profond mais non aigu. Le pli métacône est absent. Le médisinus est peu sinueux, faute d'un crochet proéminent. Seule la M3 présente un crochet et une crista faibles. La postfossette est courte et aiguë, aussi profonde que le médisinus, et fermée par un cingulum haut. L'antécrochet est peu saillant et sans sillon d'étranglement contre le protocône. Le seul sillon, peu marqué, est situé sur la paroi mésiale de l'hypocône. Il est fort sur la M1, faible ou absent sur la M2 et toujours absent sur la M3. Celle-ci est courte et triangulaire, avec un cingulum court et fort sur la face distale qui porte un tubercule labial sur deux molaires isolées. Son médisinus est plus ouvert que sur les autres molaires. Une dépression sur la partie distale de l'ectométalophe peut être présente, accompagnée par une arête verticale qui marque la position du métastyle perdu. Ces caractères variables ne sont pas observés sur les dents encore

au métalophe. La seule D1 appartenant à un autre individu montre un protolophe diagonal qui remplace le cingulum mésio-lingual. Il est incomplètement rattaché à l'ectolophe, proche du parastyle. L'hypocône est moins développé que le protocône. La paire de premières molaires de lait possède un cingulum lingual bas entre les bases du parastyle et du protocône et dans l'entrée du médisinus. La seule autre D1 étudiée est dépourvue de cingulum mésio-lingual, mais un cingulum disto-lingual borde la base de l'hypocône. La postfossette longue est largement ouverte mais étroite au fond. La paroi labiale montre deux plis. Le paracône est fort et situé un peu avant le milieu de la dent, le métacône est peu développé et en position intermédiaire entre le paracône et le métastyle. Le parastyle est long et bas, séparé du paracône par une dépression large mais peu profonde. Il en résulte un ectolophe rectiligne au contraire de l'ectolophe courbé des acérathères. Il n'y a pas de cingulum labial. Sur la face labiale on peut observer sur l'une des dents une ligne de croissance plus forte que sur les autres, indiquant, comme pour la D4, un déficit en substances minérales pendant la formation de l'émail.

DENTS LACTÉALES SUPÉRIEURES (Figures 53-54,

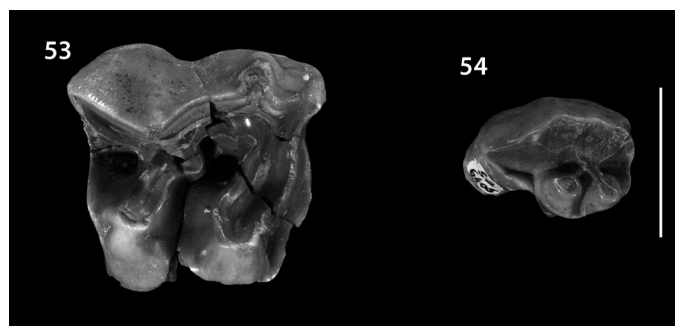
Tableau 16) — Les dents de lait supérieures se distinguent aisément des molaires par des plis plus forts sur l'ectolophe. Le paracône très proéminent se trouve au milieu de la paroi labiale sur la D2. En avant le parastyle est labialement convexe et séparé du paracône par un sillon large et profond. Le pli métacône est large et séparé du paracône par une dépression semblable. Il n'y a pas de sillons d'étranglement sur les cônes linguaux. Le crochet est soudé à la crista sur presque toute sa hauteur. Celle-ci est mince et double. La postfossette est très courte et ronde. Les deux molaires de lait postérieures ont un paracône plus proéminent et dans une position classique. Le sillon parastyle est large et profond, moins large que sur la D2. Entre le paracône et le pli métacône étroit et faible, qui manque parfois, la paroi labiale est largement convexe. Le crochet est court et forme un angle avec le métalophe. La crista est peu développée. La postfossette est moins courte que sur la D2 et peu profonde. Il y a parfois un léger sillon mésial à la base du protocône. Le fort sillon d'étranglement sur la face distale de l'hypocône d'une D4 est probablement une anomalie.

TABLEAU / TABLE 16

Dimensions des molaires de lait supérieures de *Lartetotherium sansaniense*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the upper milk molars of Lartetotherium sansaniense. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

dents côté n°	D2 isolée g San 39	D3 isolée g San 24	D3 isolée dr San sans n°	D4 isolée dr San 40	D4 isolée dr Sa 6371
DAP	28	34	-	-	34,5
DT ant.	28	34,5	-	-	-
DT post.	28,5	32,5	30	32	34
H	>19	>23,5	21	-	>19



FIGURES 53-54

Lartetotherium sansaniense. **53**, D4, MNHN Sa 6371, vue occlusale. **54**, D1, MNHN Sa 6405, vue occlusale. Échelle = 20 mm.

Lartetotherium sansaniense. **53**, D4, MNHN Sa 6371, occlusal view. **54**, D1, MNHN Sa 6405, occlusal view. Scale = 20 mm.

DENTS JUGALES INFÉRIEURES (Figures 55-58, Tableau 17) — Ces dents sont dépourvues des cingulums linguaux et labiaux. Cependant, l'arc cingulaire mésial peut s'étendre sur les faces linguale et labiale. On trouve parfois une petite crête cingulaire dans le fond du sillon labial, comme c'est le cas sur une molaire. Le deuxième caractère commun de la plupart des Rhinocerotini est le paralophide long. Le talonide court est probablement un caractère primitif. Généralement l'émail est moins lisse que chez les acérathères, surtout sur les molaires. Les molaires sont simples, formées d'un trigonide plus développé que le talonide. Le sillon labial est simple et profond. Son extrémité basale se trouve juste au-dessus de l'entaille entre les deux racines. Les bassins linguaux sont hauts sur la m1 et plus bas sur les molaires suivantes. Le long paralophide n'est pas relié au cingulum mésial. Le fond du bassin du trigonide est presque horizontal et étendu

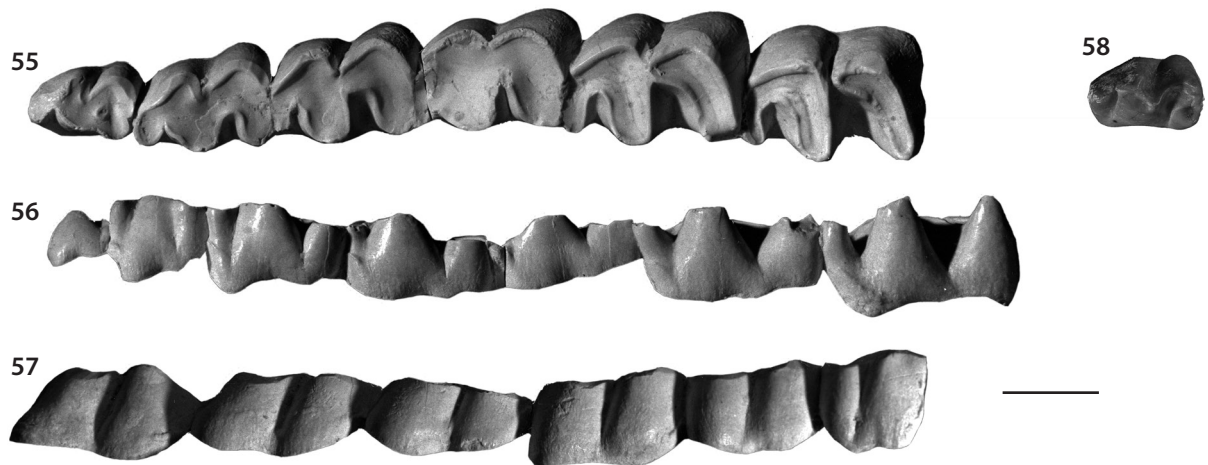
TABLEAU / TABLE 17

Dimensions des dents jugales inférieures de *Lartetotherium sansaniense*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

*Dimensions of the lower cheek teeth of *Lartetotherium sansaniense*. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.*

n° côté	holotype Sa 6478 dr	mand. San 8 g	mand. San 7 dr	mand. Sa 6424 dr	isolée Sa 6422 dr	isolée Sa 6423 dr	isolée San 62 g	isolée San 54 dr	isolée San 48 dr	isolée Sa 6434 dr	isolée San 46 g	isolée San 51 dr
d1-m3	212	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
p2-m3	198	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
d1-p4	99	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
p2-p4	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
m1-m3	116	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
d1 DAP	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
d1 DT	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
d1 H	16,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
p2 DAP	23,5	-	-	23	(23)	24	-	-	-	-	-	-
p2 DT ant.	16	-	-	14	15	14,5	-	-	-	-	-	-
p2 DT post.	15,5	-	-	15,5	15	16	-	-	-	-	-	-
p2 H	>22	-	-	-	-	28,5	-	-	-	-	-	-
p3 DAP	30	32	-	-	-	23,5	-	-	-	-	-	-
p3 DT ant.	19	(21)	-	-	-	-	15,5	-	-	-	-	-
p3 DT post.	21	(21,5)	-	-	-	-	16	-	-	-	-	-
p3 H	>20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
p4 DAP	34	32,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
p4 DT ant.	23	(24)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
p4 DT post.	24	(25,5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
p4 H	>20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
m1 DAP	34	-	-	-	-	-	-	29	33	-	-	-
m1 DT ant.	24	-	-	-	-	-	-	23	24	-	-	-
m1 DT post.	25	-	-	-	-	-	-	26	26	26	-	-
m1 H	>14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
m2 DAP	38,5	41,5	-	-	-	-	-	-	-	-	37,5	-
m2 DT ant.	26	25	-	-	-	-	-	-	-	-	26	-
m2 DT post.	27,5	25,5	26	-	-	-	-	-	-	-	26	-
m2 H	>21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
m3 DAP	39	-	(42)	-	-	-	-	-	-	-	-	40
m3 DT ant.	26,5	-	24	-	-	-	-	-	-	-	-	26
m3 DT post.	25,5	-	24,5	-	-	-	-	-	-	-	-	>20
m3 H	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

transversalement. Il s'ouvre dans un sillon lingual qui descend sur la face linguale. Le bassin du talonide est plus bas et plus ouvert. Son fond plus aigu est incliné et ne s'étend pas dans un sillon vertical sur la face linguale. Les crêtes transversales divergent lingualement. Le protoconide forme un angle aigu, l'hypoconide un angle presque droit. Le cingulum distal forme un arc peu élevé sur les molaires antérieures, une crête courte sur la m3. Les prémolaires sont plus étroites que les molaires. Le paralophide et le bassin du trigonide sont de plus en plus courts sur les prémolaires antérieures. Les deux bassins sont plus inclinés et forment des sillons verticaux sur la face linguale. Le cingulum est moins fort et le sillon labial plus profond que sur les molaires. L'angle du talonide est également plus aigu que l'angle du trigonide. La dernière prémolaire est la plus semblable aux molaires. La p3 a en plus un paraconide épais, penché lingualement, au lieu d'un paralophide. Son sillon labial, plus incliné, s'arrête sur la racine distale. Cette tendance est plus accentuée sur la p2, où ce sillon est plus incliné et plus aigu, surmonté par un angle épais du protoconide qui peut porter une crête distincte



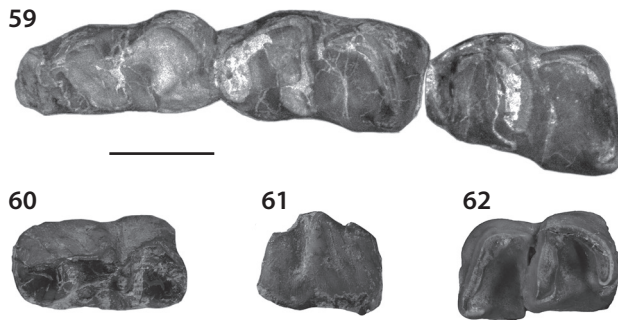
FIGURES 55-58

Lartetotherium sansaniense. 55-57, rangée dentaire inférieure droite (d1-m3), MNHN Sa 6478 en vue occlusale (55) sans d1, vue linguale (56) avec d1, vue labiale (57). 58, p2 droite, MNHN Sa 6423, vue occlusale. Échelle = 20 mm.

Lartetotherium sansaniense. 55-57, right lower cheek tooth row (d1-m3), MNHN Sa 6478, in occlusal (55, without d1), lingual (56, with d1), and labial (57) view. 58, right p2, MNHN Sa 6423, occlusal view. Scale = 20 mm.

fortement saillante. Le paraconide est plus étroit et moins dirigé lingualement que sur les autres prémolaires ; il peut être parfaitement longitudinal. Entre le paraconide et le protoconide existe une dépression sur la face labiale qui correspond à l'entaille observée sur la crête longitudinale des dents fraîches. Une dépression semblable est présente sur la p3 isolée de l'holotype. Sur la p2, le fond des deux bassins n'est pas horizontal. Sur l'holotype la crête distale du métaconide est reliée à l'entoconide et ferme le bassin du talonide comme un entonnoir. Néanmoins un sillon vertical est présent à sa place sur la face linguale. Sur d'autres spécimens le bassin du talonide est étroitement ouvert et incliné sur toute sa longueur. Sur une dent fraîche une crête longitudinale s'étend du paraconide à l'hypoconide, en formant une petite pointe double. L'entoconide est séparé par une brèche profonde de l'hypolophide. La d1 de l'holotype a une seule racine avec un profond sillon longitudinal sur sa face linguale. Cette dent peut être biradiculée, comme chez la plupart des Rhinocerotinae, avec des degrés variables de fusion des racines. La couronne est dominée par une cuspidé centrale avec une crête longitudinale descendant fortement vers l'avant, plus doucement vers l'arrière. La crête mésiale est accompagnée par de faibles sillons lingual et labial, et s'arrête sur un petit arc cingulaire. Il n'y a pas de sillon labial. Le bassin du talonide s'ouvre comme un sillon oblique entre la crête distale et une courte arête du métaconide. La crête longitudinale fléchit lingualement et forme une muraille terminale basse.

DENTS LACTÉALES INFÉRIEURES (Figures 59-62, Tableau 18) — Les dents de lait inférieures sont représentées sur deux mandibules juvéniles, dont l'une montre un grand alvéole pour la d1. Toutes les dents de lait sont dépourvues de cingulums linguaux et labiaux. Les fortes rugosités verticales présentes sur les dents de lait de *Hoploaceratherium* sont absentes chez *Lartetotherium*. Le caractère le plus marquant des deux molaires de lait antérieures est le paralophide bifide, dont les deux côtés forment un angle droit. La branche mésiale n'est pas courbée vers l'intérieur. La d2 est courte et épaisse. L'angle du protoconide ne porte pas de crête et ne surpasse pas le sillon labial. Néanmoins ce sillon est profond et très étroit. Plus en avant subsiste la trace d'un sillon labial mésial. Le bassin du talonide est large avec une ligne tranchante mésialement. L'entrée n'est pas étroite comme sur la p2. La d3 est longue avec un bassin du trigonide étroit et tranchant. Une dépression entre le paraconide et le protoconide est présente, comme sur la dent précédente. Le bassin du paralophide est plus mésial et plus grand que sur la d2, mais présente un angle droit ouvert sans crête transversale mésiale. Le talonide est court avec un bassin arrondi à fond horizontal et sans ligne médiane. Les dernières molaires de lait sont



FIGURES 59-62

Lartetotherium sansaniense. **59**, rangée dentaire inférieure lactéale droite (d3-m1), MNHN Sa sans numéro, vue occlusale. **60-61**, d2 droite, MNHN Sa 10303, en vue occlusale (60) et labiale (61). **62**, d4 gauche, MNHN Sa 10744, vue occlusale. Échelle = 20 mm.

Lartetotherium sansaniense. **59**, right lower milk tooth row (d3-m1), MNHN Sa without number, occlusal view. **60-61**, right d2, MNHN Sa 10303 in occlusal (60) and labial (61) view. **62**, left d4, MNHN Sa 10744, occlusal view. Scale = 20 mm.

	mandibule Sa 10303 dr	mandibule Sa 6360 dr	isolée Sa 10744 g	isolée Sa 6375 dr	isolée Sa 6374 g
d2-d4	96	-	-	-	-
d2 DAP	24,5	-	-	-	-
d2 DT ant.	13	-	-	-	-
d2 DT post.	14	-	-	-	-
d2 H	19	-	-	-	-
d3 DAP	(36)	-	-	-	-
d3 DT ant.	15	-	-	-	-
d3 DT post.	17,5	-	-	-	-
d3 H	-	-	-	-	-
d4 DAP	33,5	(33)	36,5	36	-
d4 DT ant.	19	20	21	19,5	-
d4 DT post.	21	-	20	21,5	20,5
d4 H	14,5	-	12,5	12,5	14

TABLEAU / TABLE 18

Dimensions des molaires de lait inférieures de *Lartetotherium sansaniense*. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the lower milk molars of Lartetotherium sansaniense. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

très semblables aux molaires définitives, dont elles se distinguent par un émail mince, un paralophide plus raide et un pli protoconide lingual. Le paralophide est parfois un peu recourbé à son extrémité linguale. Le bassin de trigonide a un fond horizontal dans une position très haute. Il existe parfois une dépression mésiale sur la face labiale du trigonide. Le talonide est court avec un bassin simple, dont le fond forme un V comme sur les molaires. Une dent fraîche montre un métaconide à deux pointes. L'entoconide peut être recourbé vers l'avant et porte sur la pointe une courte crête mésiale.

COMPARAISONS — Comparé aux autres populations de l'espèce les dents jugales de Sansan sont généralement plus évoluées que toutes les dents provenant de la série inférieure et moyenne de la Molasse d'Eau Douce Supérieure d'Allemagne du Sud. Seule une dent de la série supérieure (MN7/8) a la même taille que son équivalent à Sansan. Les pièces plus anciennes que celles de Sansan ont une taille inférieure et des couronnes plus basses. Sur les molaires il y a encore des sillons d'étranglement sensibles au niveau du protoconide, surtout sur la M1 qui montre un faible pli métacône, perdu sur les dents de Sansan. Sur cette dent l'hypocône possède aussi un sillon distal, présent seulement sur la D4 à Sansan. Sur l'ectolophe de toutes les molaires, le parastyle est plus long. Sur les prémolaires le pli métacône est plutôt plus faible qu'à Sansan. La paroi linguale est plus basse ou absente. La postfossette est moins profonde que le médisinus. Elle est absente sur les D2. Le protolophe de la P2 est moins soudé à l'ectolophe qu'à Sansan. Dans la population de Sandelzhausen (zone MN5), la d1 est une dent forte, biradiculée, avec une couronne plus complète à deux sillons labiaux. La p2 est

plus longue et a un paralophide plus courbé. Le bassin du talonide a un fond moins tranchant sur les prémolaires postérieures. Le sillon labial de ces dents, comme sur les molaires, est moins profond qu'à Sansan. Au contraire du matériel de Sansan, la branche mésiale du paralophide de la d3 est courbée vers l'intérieur. Toutes ces différences indiquent un état plus primitif.

La comparaison avec *Gaindatherium browni* souffre de la méconnaissance de cette espèce. De plus, dans les Sivaliks inférieures plusieurs espèces de Rhinocerotini de taille et morphologie dentaire semblables coexistent. Néanmoins le crâne type et les rangées dentaires attribuées par Colbert (1934: 9) à *G. browni* semblent bien appartenir à la même espèce. Les prémolaires ont des plis métacônes plus forts qu'à Sansan, plis qui sont aussi présents sur les molaires antérieures et sur les molaires de lait. La distance des plis paracône et métacône est plus grande sur les prémolaires de *G. browni* que chez *L. sansaniense*. La paroi linguale est peu développée ou absente. Sur les molaires on observe une grande variabilité concernant le pli métacône et l'étranglement des cônes linguaux. Il y a parfois des vestiges d'un cingulum lingual. Les dents inférieures ont des couronnes un peu plus hautes que chez *L. sansaniense*. La p2 est plus réduite mésialement et la d1, aussi petite qu'à Sansan, reste biradiculée. Le bassin du talonide est plus profond et plus incisé sur toutes les dents inférieures; le sillon labial n'est plus profond que sur les molaires. Les symphyses connues ne montrent pas de traces des i1, dont l'absence totale est probable. Dans l'état actuel de nos connaissances, ces caractères confirment donc la distinction générique.

Il reste à déterminer si la présence d'une seule corne subterminale chez *Gaindatherium* et *Lartotherium* est un caractère primaire ou secondaire. Tous les rhinocéros de grande taille à deux cornes, du Miocène au Pléistocène, ont le crâne dolichocéphale, tandis que les rhinocéros unicornes ont le crâne brachycéphale. *Punjabitherium platyrhinum* (Falconer & Cautley, 1847), avec deux cornes, un crâne dolichocéphale et des dents qui ressemblent fortement à celle du genre *Rhinoceros*, montre que la duplication de la corne dépend strictement du développement d'un crâne dolichocéphale. Les formes miocènes à crâne mésocéphale ont donc probablement conservé l'état primitif. Chez le groupe frère des Elasmotheriini, cette condition est conservée, ainsi que chez les genres à crâne dolichocéphale. Chez les Rhinocerotini la condition bicorne a été acquise au moins deux fois indépendamment, au Miocène chez les grandes formes de *Dicerorhinus*, *Dihoplus*, *Stephanorhinus* et les Dicerotina, et au Pléistocène chez *Punjabitherium*. Évidemment, les proportions du crâne dépendent fortement du mode de vie et surtout du régime alimentaire. Ainsi le crâne semble plus plastique phylogénétiquement chez les Rhinocerotini que chez la plupart des autres tribus.

LE SQUELETTE APPENDICULAIRE

Les trois espèces de Sansan dont les os de membres sont assez nombreux dans les collections sont d'une allure plutôt grêle. Dans les collections anciennes quelques os de *Brachypotherium brachypus* portent l'indication « Sansan », mais leur provenance n'est pas certaine pour la plupart d'entre eux. En effet, Simorre semble être la localité d'origine vraisemblable pour les spécimens qui présentent une couleur grisâtre et des empreintes de cailloux. Pour les autres, leur provenance de Sansan est probable, car dans la collection de Sansan du Muséum de Bâle, dont l'origine est certifiée, cette espèce est représentée.

À l'exception des brachypothères, qui sont très différents des autres espèces par leur taille et leur aspect trapu, identifier des différences interspécifiques valables sur les os de membres n'est pas aisé. Les caractères les plus marquants concernent les os du carpe, la présence du cinquième métacarpien, le cunéiforme, etc. L'attribution spécifique des phalanges et des sésamoïdes est presque impossible; l'étude du matériel articulé montre que les variations intraspécifiques sont considérables. À l'image des crânes et des dents, la question reste ouverte quant à l'attribution des spécimens d'une taille plus forte mais très semblables à ceux, présents en grand nombre, appartenant à *Hoploaceratherium tetradactylum*; doivent-ils être distingués de cette espèce spécifiquement? Le fait que les métapodes de très grande taille ne diffèrent des autres spécimens que par leur épaisseur suggère qu'ils n'appartiennent qu'à des individus d'une vigueur exceptionnelle.

Les rapports entre la longueur des segments des membres ne diffèrent pas beaucoup chez *Hoploaceratherium* et *Lartotherium*. Nous ne disposons pas de matériel suffisant pour les reconstituer chez *A. (Alicornops)*. Au MNHN sont conservés deux squelettes partiels (Sq A et B) de *Hoploaceratherium tetradactylum*, trouvés ensemble mais dont les os de membres ont été mélangés et dont les crânes sont connus.

SCAPULA (Figures 63-64, Tableau 19)

Dans le matériel étudié il n'existe aucune scapula complète. C'est le cas dans presque toutes les collections de rhinocéros fossiles, ce qui est certainement dû à la fragilité de cet os mince et large. Guérin (1980: 250) cite un échantillon de Sansan « en bon état », que je n'ai pas retrouvé. Il compare la scapula de *Hoploaceratherium* avec celle de *R. sondaicus*. Selon cet auteur la taille et les rapports entre les diverses parties de l'os, sauf l'articulation, ressemblent à ceux de *D. sumatrensis*. J'ai mesuré huit fragments de scapulas au MNHN (Tableau 19), dont le plus complet appartient au squelette dit « A », Sa 10170, attribué à *Hoploaceratherium tetradactylum*. Tous les spécimens ont préservé l'articulation et une partie du col, mais ils ne donnent aucune information sur les relations entre les deux fosses externes séparées par l'épine. Les différences interspécifiques sont faibles. Les trois espèces pour lesquelles cet élément est connu à Sansan ont une surface articulaire ovale et un tubercule sus-glénoidal globulaire avec une petite apophyse coracoïde mal individualisée.

Les scapulas de *Hoploaceratherium tetradactylum* et de *Lartetotherium sansaniense* ont presque les mêmes dimensions alors que celle d'*A. (Alicornops) simorreense* a des dimensions un peu inférieures.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM — Chez *Hoploaceratherium tetradactylum* le col est court et l'épine est plus proche du bord crânial que du bord caudal. De l'extrémité distale de l'épine, qui s'arrête au niveau de la partie la plus étroite du col, s'étend une faible rugosité qui recouvre le bord latéral d'une aire musculaire caudo-latérale. Le contour de ce bord est très variable. Sur les spécimens de petite taille, il prend une direction caudo-distale, faisant un angle abrupte avec l'épine. A l'extrémité distale, cette ligne se confond avec le renflement marginal de l'articulation proche du bord caudal. Sur la scapula de grande taille du squelette « A », la zone d'insertion musculaire est plus rugueuse. Dans la partie plus proximale il y a une dépression du côté caudal de l'épine. Sur ce spécimen on observe aussi du côté crânial une dépression semblable. Le tubercule sus-glénoidal est globuleux et présente une apophyse coracoïde massive proche du bord articulaire, auquel elle est reliée par une faible arête. Le tubercule sous-glénoidal a une position centrale et il est éloigné du bord de la cavité glénoïdienne.

63



64



FIGURES 63-64

Hoploaceratherium tetradactylum. Scapula fragmentaire gauche du squelette A, MNHN Sa 10170-26, en vue distale (63) et latérale (64). Échelle = 50 mm.
Hoploaceratherium tetradactylum. Fragmentary left scapula of skeleton A, MNHN Sa 10170-26, in distal (63) and lateral (64) view. Scale = 50 mm.

ACERATHERIUM (ALICORNOPS) SIMORRENSE — La scapula la plus grêle de l'échantillon étudié est attribuée provisoirement à *A. (Alicornops) simorreense*. Dans la forme du col et la position de l'épine, elle ressemble à celle de *Lartetotherium*, mais l'apophyse coracoïde est plus courte et épaisse, et plus éloignée du bord articulaire; de plus, le tubercule sus-glénoidal est plus distant de l'articulation et n'est pas incliné médialement.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE — Chez *Lartetotherium sansaniense* le col est plus large, symétriquement divisé par l'extrémité proximale de l'épine qui se termine à peu près au niveau du diamètre le plus étroit du col. La faible rugosité marginale de l'aire musculaire caudale prend une direction crânio-distale, puis caudale et se confond avec le renflement marginal de l'articulation. Le tubercule sus-glénoïdien est globuleux et présente une apophyse coracoïde en position variable, i.e., pouvant être séparée ou au contact du bord de l'articulation. Le faible tubercule sous-glénoïdien, très proche de l'articulation, est incliné vers la face médiale. Il se prolonge par une arête caudale jusqu'au bord caudo-latéral de l'os. Le bord caudal du col est plus resserré que le bord crânial. Sa partie la plus étroite est située plus proximale que celle du bord crânial. La cavité glénoïdienne, ovale, est plus grande que chez *Hoploaceratherium tetradactylum*.

TABLEAU / TABLE 19

Dimensions de la scapula des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: coraco: coracoïde; tub.: tubercule.
Dimensions of the scapula of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: coraco: coracoid; tub.: tubercle.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>				<i>A. (A.) sim.</i>	<i>Lart. sansaniense</i>		
	Sa 10170-26 g	Sa 5324 dr	Sa 5327 dr	Sa 5322 dr, juv?	Sa 5323 dr	Sa 5325 g	Sa 5321 g	Sa 5326 g
DT tub. sus-glénoïdal + apoph. coraco	48,5	39	-	39	38	44	43	50
DAP fosse glénoïde	74	76	79	70	78	84	83	75
DT fosse glénoïde	61,5	68	-	57	62	71	63	58
DAP maximal distal	129	121	122	102	125	133	-	119
DAP col	95,5	-	105	64	92	105	94	100
DAP col, partie crâniale	50	-	44	34	51	46	48	-
DAP col, partie caudale	48	-	42	42	38	45	45	-
Distance de l'épine à la fosse glénoïde	76	55	54	63	81	73	55	56

HUMÉRUS (Figures 65-67, Tableau 20)

L'essentiel du matériel est fragmentaire. Néanmoins quelques spécimens, de taille semblable mais différant par leur forme, peuvent être attribués à *Hoploaceratherium* et *Lartetotherium*. Les différences concernent essentiellement les proportions plutôt que les caractères. Il est possible que les deux spécimens attribués à *A. (Alicornops) simorreense* appartiennent à de jeunes individus de *Hoploaceratherium tetradactylum*.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM — La tête forme une vaste surface, considérablement plus basse que le trochin. Sa courbure est faible, spécialement dans le sens transversal. La facette articulaire est proche de la base caudale du trochin ou le touche parfois. Le trochin est fortement divisé par un sillon profond. Sa partie crâniale, triangulaire, est plus courte et un peu plus haute que sa partie caudale, qui forme une longue crête pouvant être dirigée un peu latéralement. La coulisse bicipitale est large et divisée symétriquement par un tubercule intermédiaire plat. Le trochiter surpasse légèrement la tête proximale. La surface d'insertion du muscle subscapulaire est très marquée. Elle se prolonge par une arête rugueuse distalement. Une autre ligne s'étend de la partie caudale du trochin à la pointe de la tubérosité deltoïdienne. Celle-ci est haute, gonflée et bien marquée distalement. Elle est située à peu près au milieu de l'os, suggérant un type de locomotion médiportale. La trochlée distale possède une gorge circulaire de profondeur moyenne. La lèvre médiale (trochléenne) est massive et presque conique, avec une légère courbure transversale convexe. En avant elle touche le pilier médial qui limite la fosse coronoïdienne. La lèvre latérale (condylienne) est composée par le versant latéral de la gorge et, délimitée par une arête, par une partie cylindrique qui correspond au condyle et forme le bord latéral. La fosse

olécranienne est ovale, plus haute que large. La crête épicondylienne, située plutôt latéralement, porte une pointe basse. Les rugosités de la face latérale sont caractérisées par une dépression centrale et une bosse un peu plus basse, séparée de l'articulation distale par un sillon marqué. En avant de la dépression une cicatrice marquée forme le bord latéral de la trochlée. La partie caudale de la face médiale est occupée par une cicatrice plate. Un peu plus en avant, un creux étroit et profond est présent, marquant le centre de la face médiale. En avant se trouve un haut tubercule. Le pilier médial est plus massif que le latéral et limite la fosse coronoïdienne, ouverte vers l'extérieur.

ACERATHERIUM (ALICORNOPS) SIMORRENSE? — Deux spécimens d'une taille nettement inférieure montrent des proportions voisines de celles des humérus de *Hoploacetherium*. La tubérosité deltoïdienne est moins marquée vers le bas et se prolonge distalement par une crête plus longue. La crête épicondylienne est basse et dépourvue de pointe. Bien que les épiphyses soient bien soudées, on ne peut exclure que ces spécimens appartiennent à des individus de *Hoploacetherium tetradactylum* un peu plus jeunes ou de taille plus faible que ceux dont nous avons étudié les restes.



FIGURES 65-67

65-66, *Hoploacetherium tetradactylum*. Humérus droit, MNHN Sa 6305, en vue crâniale (65) et caudale (66). 67, *Lartetotherium sansaniense*. Humérus droit, MNHN Sa 13486, vue caudale. Échelle = 50 mm.

65-66, *Hoploacetherium tetradactylum*. Right humerus, MNHN Sa 6305, in cranial (65) and caudal (66) view. 67, *Lartetotherium sansaniense*. Right humerus, MNHN Sa 13486, caudal view. Scale = 50 mm.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE — L'humérus du rhinocéros unicolore de Sansan diffère de celui de *Hoploaceratherium* d'abord par la position plus haute de la tubérosité deltoïdienne, indiquant une allure médiportale un peu plus coureuse que chez l'espèce citée. La largeur de l'extrémité de l'os est un peu inférieure, la largeur au niveau de la tubérosité deltoïdienne un peu supérieure. La tête est située un peu plus bas mais elle est plus convexe. Son bord n'est pas en contact avec la base du trochin. Celui-ci est divisé par un sillon plus étroit. Sa partie caudale est plus haute et plus longue. La ligne rugueuse qui monte de la tubérosité deltoïdienne n'est pas en contact avec le bord postérieur du trochin, mais avec le bord distal de la tête. La tubérosité deltoïdienne est plus épaisse et moins haute, bien délimitée vers le haut et vers le bas. La gorge de la trochlée distale est plus profonde et la courbure transversale des deux lèvres est plus convexe. Ainsi l'arête est moins marquée. La crête épicondylienne est plus haute et montre plutôt une pointe plus forte. Cette pointe se prolonge par une crête courte vers l'arrière. La configuration des attaches musculaires de l'épicondyle est très différente de ce que l'on observe chez *Hoploaceratherium*. Sur la face médiale la fosse centrale est absente. La fosse coronoïdienne est divisée en deux parties très profondes par un renflement médian. De plus, le bord latéral est bien délimité.

ESPÈCES ACTUELLES — Par rapport à celui des espèces fossiles décrites ci-dessus, l'humérus de *Dicerorhinus sumatrensis* montre une division du trochin plus complexe. La partie crâniale est plus haute, la partie caudale est plus longue et montre un début de division. La tête est encore plus convexe, plus éloignée du trochin, mais plus proche du tubercule intermédiaire. La coulisse bicipitale est asymétrique. L'arête en dessous de la zone d'insertion du *m. subscapularis* est plus longue et atteint celle du *m. teres major*. La tubérosité deltoïdienne est située plus proximale, comme chez tous les rhinocéros actuels. La trochlée distale est très semblable, mais avec une gorge plus profonde. La partie condylienne est plus convexe et sans arête. La crête épicondylienne est aussi haute, mais sans pointe. L'humérus des autres rhinocéros actuels a une tubérosité deltoïdienne encore plus élevée. La coulisse bicipitale est symétrique chez les formes africaines, asymétrique chez *Rhinoceros*. Chez *Rhinoceros unicornis* et les Dicerotina la division du trochin est moins profonde que chez les formes fossiles. Chez *Ceratotherium* seule la partie caudale montre une réduction partielle.

TABLEAU / TABLE 20

Dimensions de l'humérus des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et : deltoïd. : deltoïdienne ; gd. : grand.
Dimensions of the humerus of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and deltoïd. : deltoïd; gd. : great.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>								<i>A. (A.) simor.?</i>		<i>Lartetotherium sansaniense</i>				
	Sa 5312 dr	Sa 5319 g	Sa 5313 dr	Sa 5314 dr	Sa 5315 dr	Sa 5316 g	15624 g	Sa 6305 dr	Sa 5310 g	Sa 5311 g	Sa 15623 g	Sa 15622 g	Sa 5317 g	Sa 13486 dr	Sa 6306 dr
L max. selon Guérin (1980)	-	-	-	-	-	-	444	-	-	-	399	383	-	-	-
L anatomique	370	-	-	-	(376)	-	417	408	(335)	-	385	348	-	381	-
DT proximal	155	-	-	-	(158)	-	154	154	-	-	137	166	-	(155)	(162)
L tub. deltoïd. – gd. trochin	(180)	-	-	-	(170)	-	216	206	-	-	176	169	-	-	(165)
DT tub. deltoïdienne	113	-	(110)	(104)	(120)	-	123	121	90	(90)	116	118	-	123	123
L tub. deltoïd. – extr. distale	187	-	221	219	210	-	232	227	185	(170)	210	218	-	234	-
H épicondyle latéral	92	(106)	111	100	103	105	111	112	(100)	111	102	114	112	105	-
DAP min. diaphyse	62	(50)	(55)	50	52	51	64	57	46	42	53	63	61	53	54
DT min. diaphyse	55	(58)	55	53	51	50	59	57	46	41	52	51	57	58	56
DAP distal (médial)	93	(83)	-	93	99	91	110	115	(83)	(68)	86	93	102	(100)	-
DT distal	123	112	118	123	119	124	139	134	114	110	125	114	132	122	-
DT trochlée	86	(83)	87	87	86	88	104	109	83	76	89	84	92	(88)	-
DAP min. trochlée	44	43	47	46	47	46	49	48,5	43	41	46	38	39	47	-
DAP max. trochlée (médiale)	75	69	69	78	76	76	88	84,5	(68)	(64)	73	72	74	77	-

RADIUS (Figures 68-78, Tableau 21)

Le radius est bien représenté dans le matériel de Sansan. Deux caractères séparent les deux espèces les plus fréquentes, *Hoploaceratherium tetradactylum* et *Lartetotherium sansaniense*, dont l'un est une différence de premier ordre entre les sous-familles des Aceratheriinae et les Rhinocerotinae. Chez *L. sansaniense*, le radius possède seulement des articulations distales avec le scaphoïde et le semi-lunaire tandis que chez *H. tetradactylum* une troisième facette articulaire est présente pour le pyramidal. Le second caractère est aussi significatif mais plutôt discriminant au niveau générique. L'extrémité de l'insertion du biceps brachial, légèrement saillante chez *Lartetotherium*, est plutôt concave et présente souvent deux trous profonds chez *Hoploaceratherium*. Il est plus difficile de distinguer les radius d'A. (*Alicornops*) de ceux de *Hoploaceratherium*, dont les jeunes ont les mêmes proportions. Il n'y a pas de radius attribuable à *Brachypotherium* dans le matériel de Sansan étudié.

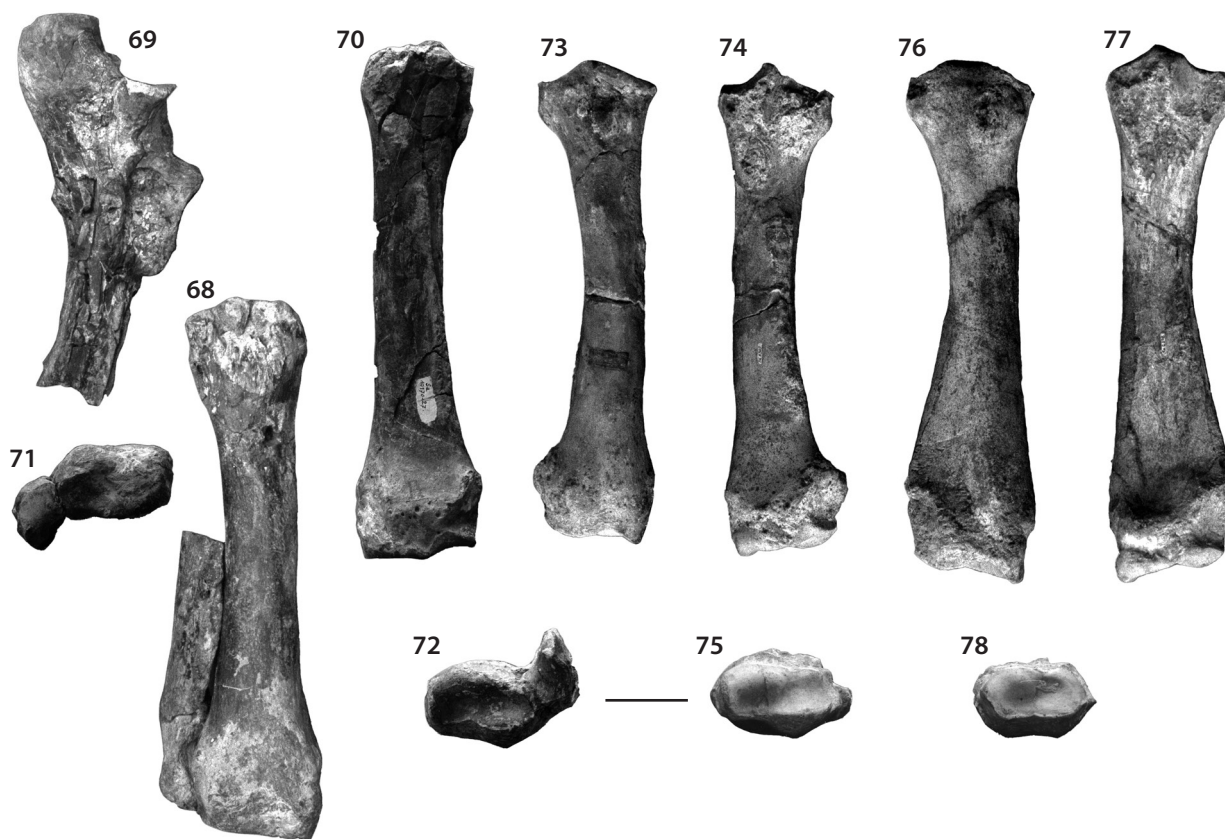
HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM — Les radius des deux squelettes sont trop fragmentaires pour une description adéquate, mais d'autres spécimens permettent la description complète de cet élément. Par sa forme générale, le radius est presque rectiligne, un peu recourbé latéralement et arqué un peu vers l'avant. Les épiphyses sont fortement élargies par rapport à la diaphyse. La facette articulaire pour l'humérus occupe toute la face proximale. Seul le tubercule latéral saille un peu en dessous du bord latéral. La face humérale est divisée par une arête peu élevée en deux parties concaves inégales, dont la médiale est la plus étendue. Cette arête crânio-caudale relie l'apophyse coronoidienne en avant à une saillie plus haute en arrière. La face ulnaire présente deux parties, dont la séparation par une éminence est plutôt incomplète. La partie médiale forme une bande le long du bord postérieur de la face proximale. La partie latérale, triangulaire, est plus haute et fortement concave dans le sens transversal. Le bord médial forme une crête verticale saillante. Des rugosités musculaires sont présentes autour de la partie proximale de l'os. La zone d'insertion pour le biceps brachial est plutôt concave et présente parfois des trous profonds dans sa partie médiale, tandis que la partie latérale forme un large renflement qui se rétrécit autour du bord distal et médial de la rugosité. La diaphyse est de section ovale et s'élargit peu à peu vers l'extrémité distale. En dessous de l'insertion du biceps, la rugosité se prolonge sans interruption jusqu'au bord antéro-médial de la diaphyse, où se trouve l'insertion du brachial antérieur. Sur la face caudale, de vastes rugosités sont présentes pour l'attache du ligament entre le radius et l'ulna. La plus proximale, peu étendue distalement, entoure les facettes ulnaires. Son extrémité distale est transversale. Après une interruption (*spatium interosseum*) la crête longue s'élève brusquement. Elle est scindée par un sillon longitudinal qui se termine sans interruption distale. Un trou vasculaire est souvent présent à son extrémité proximale. L'élargissement de l'épiphyse distale est abrupt. Les rugosités présentes sur la facette ulnaire distale sont très saillantes. Aucune autre rugosité n'est distincte. La facette pour le scaphoïde est concave transversalement. Dans le sens antéro-postérieur elle présente une double courbure, concave en avant et fortement convexe vers l'arrière. Le contour de cette facette est trapézoïdal, plus large vers l'arrière que vers l'avant. La facette pour le semi-lunaire est au contraire plus large en avant qu'en arrière. Elle est concave, sans prolongement postérieur. La troisième facette, pour le pyramidal, est étroite. Elle n'est pas courbée à l'avant, mais un peu convexe vers l'arrière où elle s'élargit un peu.

Comparé à celui de *Plesiaceratherium*, le radius de *Hoploaceratherium* est plus robuste et moins long. L'apophyse coronoidienne est plus saillante et le bord latéral de la diaphyse est plus courbé. *Aceratherium* a un radius plus court, dont les deux facettes ulnaires sont séparées.

ACERATHERIUM (ALICORNOPS) SIMORRENSE? — Un radius plus petit que la plupart des radius décrits ci-dessus mais montrant à peu près les mêmes caractères pourrait appartenir à *Aceratherium (Alicornops)*. Il présente quelques différences avec les radius de *H. tetradactylum* décrits ci-dessus. Ainsi, les deux facettes ulnaires sont séparées, la rugosité du biceps a une position plus centrale et le trou se trouve au milieu de la rugosité, les rugosités postérieures situées en dessous des facettes ulnaires sont plus étendues et le passage proximal au-dessus de la crête est plus court, le passage distal plus long.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE — *Lartetotherium sansaniense* est le plus grand des rhinocéros de Sansan. Son radius est plus long que celui de *H. tetradactylum*. La courbure de l'os est comparable chez les deux espèces en vue latérale de la diaphyse, mais en vue médiale le profil de l'os est concave chez *Lartetotherium*. L'élargissement distal de la diaphyse est

plus graduel et s'amorce à la moitié de celle-ci. L'épiphyse proximale est plus épaisse et la facette humérale plus étendue dans le sens antéro-postérieur. L'arête de l'épiphyse proximale est plus accentuée mais l'apophyse coronéidienne est moins haute que chez *H. tetradactylum*. La différence entre la hauteur des pointes de l'arête est plus grande. La tubérosité latérale est moins aiguë. L'insertion du biceps brachial est convexe et dans une position plus médiale que chez les acérathères. Les deux parties de la facette ulnaire sont réunies par une aire cartilagineuse étroite et ondulée. La partie latérale est moins concave que chez *H. tetradactylum* et ne forme pas de crête postérieure. Les rugosités qui entourent les facettes sont plus étendues et ont un bord distal oblique. La crête pour le ligament a une position plus latérale. Il n'y a pas de passage distal. Les rugosités de la zone d'insertion du brachial antérieur sont séparées de la zone d'insertion du biceps par une surface lisse. Elles ont une position plus distale. La section de la diaphyse est plus ronde que chez *H. tetradactylum*. Sur l'épiphyse distale on observe seulement deux facettes articulaires; la facette pour le pyramidal est absente. La ligne séparant les deux facettes est moins oblique. Le bord postérieur de la facette pour le scaphoïde est plus étroit, celui de la facette pour le semi-lunaire plus large. Les rugosités distales pour l'ulna sont plus hautes et plus étroites.



FIGURES 68-78

68-72, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Radius et ulna droits déformés du squelette A, MNHN Sa 10170-27, en vue crâniale (68), vue crâniale de la partie proximale de l'ulna (69), vue caudale (radius, 70), vue distale, côté crânial vers le haut (71). **72**, radius et ulna déformés droits du squelette B, MNHN Sa 10172-j, vue distale, côté crânial vers le bas. **73-75**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Radius droit, MNHN Sa 6307, en vue crâniale (73), vue caudale (74) et vue distale (75). **76-78**, *Lartetotherium sansaniense*. Radius droit, MNHN Sa 6308, en vue crâniale (76), vue caudale (77) et vue distale (78). Échelle = 50 mm.

68-72, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right radius with deformed ulna of skeleton A, MNHN Sa 10170-27, in cranial view (68), cranial view of proximal ulna fragment (69), caudal view (radius, 70) and distal view, cranial side up (71). **72**, right radius with deformed ulna of skeleton B, MNHN Sa 10172-j, distal view, cranial side down. **73-75**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Right radius, MNHN Sa 6307, in cranial (73), caudal (74), and distal (75) view. **76-78**, *Lartetotherium sansaniense*. Right radius, MNHN Sa 6308, in cranial (76), caudal (77), and distal (78) view. Scale = 50 mm.

TABLEAU / TABLE 21

Dimensions du radius des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations.

Dimensions of the radius of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>								<i>A. (A.) sim.?</i>	<i>Lartetotherium sansaniense</i>			
	Sq A	Sq B								Sa	Sa	Sa	Sa
	Sa 10170-27	Sa 10172-j	max	moy	min	n	écart type	v%		Sa 6307	Sa 5349	Sa 5339	Sa 5334
	dr	dr							dr	dr	g	dr juv	dr
L maximale	-	-	361	339,4	326	16	11,0	3,2	338	-	394	-	367
L anatomique	330	-	337	322,6	306	17	10,5	3,3	314	-	372	-	342
L latérale	318	-	333	309,3	284	18	13,7	4,4	299	-	357	-	320
DT proximal	-	84	92	84,3	79	17	3,2	3,8	81	(83)	95	90	87
DAP proximal	(53)	-	65	56,1	49	16	4,4	7,8	(54)	(48)	58	61	60
DT articulation prox.	-	83	90	82,9	77	15	3,4	4,1	81	72	93	89	84
DAP articulation prox.	-	47	57	49	44	16	3,6	7,3	44	45	54	54	51,5
DT diaphyse	36	-	51	46	36	16	4,3	9,3	43	(41)	59	48	48
DAP diaphyse	34,5	-	42	36,1	32	14	2,6	7,2	33	-	36	34	34,5
L crête interosseuse	160	-	169	144,8	116	17	15,8	10,9	134	-	170	169	155
L espace interosseux	26	-	51	31	18	17	9,6	30,9	26	-	40	19	34
DT distal	83	91	93	86,7	81	18	3,8	5	83,5	-	102	89	91
DAP distal	56	60	68	58,6	51	17	4,9	8,4	53	-	-	63	58
DT articulation distale	(75)	75	84	76,4	69	18	3,8	5	69	-	88	-	73
DT facette scaphoïde	45	40	51	45,5	40	17	3,5	7,7	43,5	-	-	-	41
DAP facette scaphoïde	(39)	38,5	47	39,5	34	19	3,2	8,1	35,5	-	-	-	36
DT facette semi-lunaire	(38)	42	44	39,3	27	17	4,7	12	32,5	-	50	-	37,5
DAP facette semi-lunaire	34	40,5	42	32,6	27	17	4,4	13,5	32	-	35	-	34

Comparé aux rhinocéros actuels, on note une ressemblance entre le radius de *L. sansaniense* et celui de *Dicerorhinus sumatrensis*, qui a cependant une diaphyse plus mince et des épiphyses plus élargies. La zone d'insertion du biceps est identique dans sa forme mais sa position est un peu plus distale chez *Lartetotherium*. Le passage entre les rugosités pour les ligaments est plus long chez *Dicerorhinus*. Les facettes distales sont plus inégales. La facette pour le scaphoïde est plus large et s'élargit considérablement vers l'arrière. Sa courbure convexe est dominante, la partie concave étant limitée à une petite fosse en avant. La facette pour le semi-lunaire est plus petite. Chez les autres espèces actuelles le radius est plus massif et plutôt un peu raccourci. Les épiphyses sont plus élargies que chez *L. sansaniense*.

ULNA (Figures 68, 69, 71, 72, 79-87, Tableau 22)

L'ulna est un os mince et long, par conséquent moins susceptible d'être complètement fossilisé. De fait le nombre de spécimens complets est relativement faible à Sansan. Les caractères séparant les tribus ne sont pas bien nets, sauf en ce qui concerne l'articulation distale avec le carpe, qui est complémentaire au radius. Dans les collections de Sansan, aucune ulna n'a pu être attribuée à *A. (Alicornops)* ou à *Brachypotherium*.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM — *Hoploaceratherium tetradactylum* est la seule espèce de Sansan dont on a trouvé des ulnas complètes. Le spécimen le plus complet est peu courbé et présente un angle très obtus entre l'olécrâne et le reste de l'os. Toute la partie proximale de l'os, excepté l'olécrâne, est aplatie latéralement. L'olécrâne est court avec un bord aigu, surplombant les parois du processus. Très souvent il montre un sillon sur la surface postérieure. La distance entre l'olécrâne



FIGURES 79-87

79-83, *Hoploaceratherium tetradactylum*. **79-80**, ulna droite, MNHN Sa 15628, en vue crâniale (79) et vue partielle médiale (80). **81**, fragment distal d'ulna droite du squelette A, MNHN Sa 10170-28, vue latérale. **82-83**, ulna gauche, NMB SS 133 en vue latérale (82) et vue médiale (83). **84-87**, *Lartetotherium sansaniense*. **84-85**, ulna droite, fragment proximal, MNHN Sa 5352, en vue crâniale (84) et vue médiale (85). **86-87**, ulna gauche, fragment proximal, MNHN Sa 5351, en vue médiale (86) et vue crâniale (87). Échelle = 100 mm.

79-83, *Hoploaceratherium tetradactylum*. **79-80**, right ulna, MNHN Sa 15628, in cranial (79) and partial medial view (80). **81**, right distal ulna fragment of skeleton A, MNHN Sa 10170-28, lateral view. **82-83**, left ulna, NMB SS 133 in lateral (82) and medial (83) view. **84-87**, *Lartetotherium sansaniense*. **84-85**, right proximal ulna fragment, MNHN Sa 5352, in cranial (84) and medial (85) view. **86-87**, right proximal ulna fragment, MNHN Sa 5352, in medial (86) and cranial (87) view. Scale = 100 mm.

TABLEAU / TABLE 22

Dimensions de l'ulna des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: art.: articulation; dist.: distal; olécr.: olécrâne/olécrânien; proc.: processus.

Dimensions of the ulna of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: art.: articulation; dist.: distal; olécr.: olecranon/olecranial; proc.: process.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>									<i>Lart. sansaniense</i>		
	Sq A, Sa 10170-28 dr	Sa 5354 g	Sa 5350 g	Sa 5361 dr	Sa 6313 dr	Sa 6312 g	Sa 5353 dr juv	SS 133 g	Sa 15628 g	Sa 15629 g	Sa 5352 dr	Sa 5351 g
L maximale	-	-	(390)	-	-	-	-	(435)	416	-	-	-
DAP proximal	-	(130)	119	-	-	-	-	-	118	140	133	135
L olécr.-proc. anconéen	133	-	113	115	(96)	-	-	-	136	114	136	140
DT olécrane	-	58	63	-	-	-	-	-	61	68	50	64
DAP olécrane	-	93	82	-	-	-	(77)	(146)	83	87	80	90
DT proc. olécr. min.	28	-	31	28	-	-	-	22	26,5	25	22	27
DAP proc. olécr. min.	83	-	86	72	70	-	-	73	84	76	78	-
H articulation médiale	-	-	-	(52)	-	-	51	62	58	66	60	61
H articulation latérale	-	-	-	66	-	-	69	(64)	70	79	70	78
DT art. maximal	-	-	-	74	-	-	(78)	-	78	-	77	90
DT processus anconéen	-	(46)	39	37	-	-	47	-	39	42	45	46
DT art. radiale prox.	-	-	-	-	-	-	(71)	-	76	-	63	84
DT minimal diaphyse	-	-	34	-	-	-	(31)	31,5	34	34	-	-
DAP minimal diaphyse	-	-	43	-	-	-	40	37,5	33	45	-	-
L bord interosseux	-	-	(127)	-	-	-	-	140	150	-	-	-
L espace interosseux	-	-	16	-	-	-	34	29	23	27	-	-
DT distal	45	-	37	-	41	48	-	33	37,5	-	-	-
DAP distal	-	-	49	-	42	39	-	49	34	-	-	-
DT articulation distale	-	-	35	-	36	37	-	33	33	-	-	-
DAP articulation distale	40	-	42	-	34,5	33	-	48	28	-	-	-
H art. radiale dist.	-	-	9	-	11,5	10	-	11	13	-	-	-
DAP art. radiale distale	-	-	21	-	22,5	22,5	-	21	25	-	-	-
H facette pisiforme	24	-	25	-	30	28	-	27	22	-	-	-
DAP facette pisiforme	22	-	18	-	18	17	-	17	16	-	-	-

et le processus anconéen est courte. La facette articulaire pour l'humérus est triangulaire, le côté distal du triangle étant plus étroit que les côtés latéral et médial. Le sommet du triangle, correspondant au processus anconéen, forme un bec un peu saillant. Ses flancs sont fortement recourbés, le médial étant presque parallèle au latéral. Celui-ci est confluent avec la face latérale de l'os sur les deux tiers proximaux de la hauteur de la facette humérale. Plus distalement, il forme un bord élevé qui se termine latéralement avec le processus coronoïde. Le bord médial de la facette humérale s'élève comme une ailette mince, qui forme avec la paroi médiale du processus une cuvette longitudinale fortement concave. La facette radiale est divisée en deux; une facette médiale formant une bande et une facette latérale très haute et déplacée un peu vers le milieu: elle n'atteint donc pas la pointe du processus coronoïde latéral. Les deux parties de la facette radiale forment des arêtes aiguës ondulées avec la facette humérale et forment entre elles un angle presque droit. Elles sont séparées par une échancrure centrale qui fait partie de la vaste surface rugueuse pour le rattachement du radius. En dessous du processus coronoïde latéral une surface musculaire très marquée est présente, limitée distalement par un sillon descendant de la face latérale de l'os vers la face antérieure. Ce sillon continue dans le plus large passage, l'espace interosseux qui sépare les rugosités proximales du bord interosseux tranchant. La diaphyse de l'ulna est de section triangulaire. Le bord caudal est élevé dans sa partie proximale, arrondi au milieu et plus aigu dans sa partie distale, formant la crête postérieure de la cheville latérale. Le bord

latéral commence par une crête forte et rugueuse en dessous du sillon latéral. Au milieu de la diaphyse cette crête se divise en deux arêtes dont la postérieure est la moins forte. La diaphyse présente donc une section quadrangulaire dans sa partie distale. Le bord interosseux est fort et saillant. Comme pour le radius il est divisé dans sa partie proximale par un sillon longitudinal. Il se termine distalement par un court espace interosseux. L'épiphyse distale porte une grande surface concave pour le rattachement du radius. Seul son bord distal montre une petite facette articulaire pour le radius. La face distale est occupée par la facette pour le pyramidal; elle est courbée, en forme de selle, avec des axes diagonaux. Elle se prolonge vers l'arrière, sans aucune ligne de séparation, par une haute facette pour le pisiforme, limitée à la partie postérieure de la face postéro-médiale. La surface latérale montre des rugosités peu saillantes qui composent la cheville latérale.

Comparée à celle de *Plesiaceratherium fahlbuschi* et *Aceratherium incisivum*, l'ulna de *Hoploaceratherium tetradactylum* a des proportions intermédiaires. Le bord caudal est moins courbé, l'olécrâne est plus court et le bec du processus anconéen est moins saillant. La cuvette médiale en arrière du processus coronoïde se prolonge distalement par un sillon qui est absent chez les autres acérathères. La quatrième arête de la diaphyse montre également des différences, mais aussi de fortes variations individuelles.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE — Aucune des trois ulnas de cette espèce n'est complète. Comme chez tous les rhinocéros actuels la partie proximale de l'os est plus large que chez *Hoploaceratherium*, et le triangle d'articulation humérale est presque équilatéral. Le bord caudal est fortement recourbé et s'élargit graduellement jusqu'à l'olécrâne. Le processus olécrânien est plus long et forme un angle un peu plus aigu avec le corps de l'os que chez *H. tetradactylum*. La distance entre l'olécrâne et le processus anconéen est plus grande. Celui-ci forme un bec plus saillant et est plus large, car la courbure de son bord supérieur est moins forte, en particulier du côté médial. Ainsi, la cuvette médiale est moins profonde. Les deux parties de la facette radiale peuvent être réunies ou séparées. Les crêtes situées entre ces facettes et la facette humérale forment un angle plus obtus que chez *H. tetradactylum*. La grande facette radiale est moins déplacée vers le milieu, mais n'atteint pas l'extrémité du processus coronoïde. Le sillon sous la face musculaire de ce processus est plus marqué, surtout sur la face latérale de l'os. La partie distale de la diaphyse et l'épiphyse distale ne sont pas conservées.

Comparé aux rhinocéros actuels, le bord caudal de l'olécrâne est plus large et divisé par un sillon peu marqué qui est absent chez les formes modernes. De plus, le bord caudal de l'os est plus aigu et non élargi chez les rhinocéros actuels. La facette radiale n'est pas divisée chez les formes modernes. Le sillon latéral, si marqué chez *Lartetotherium*, est souvent absent chez *Dicerorhinus*. L'espace interosseux distal n'existe pas chez *Dicerorhinus*.

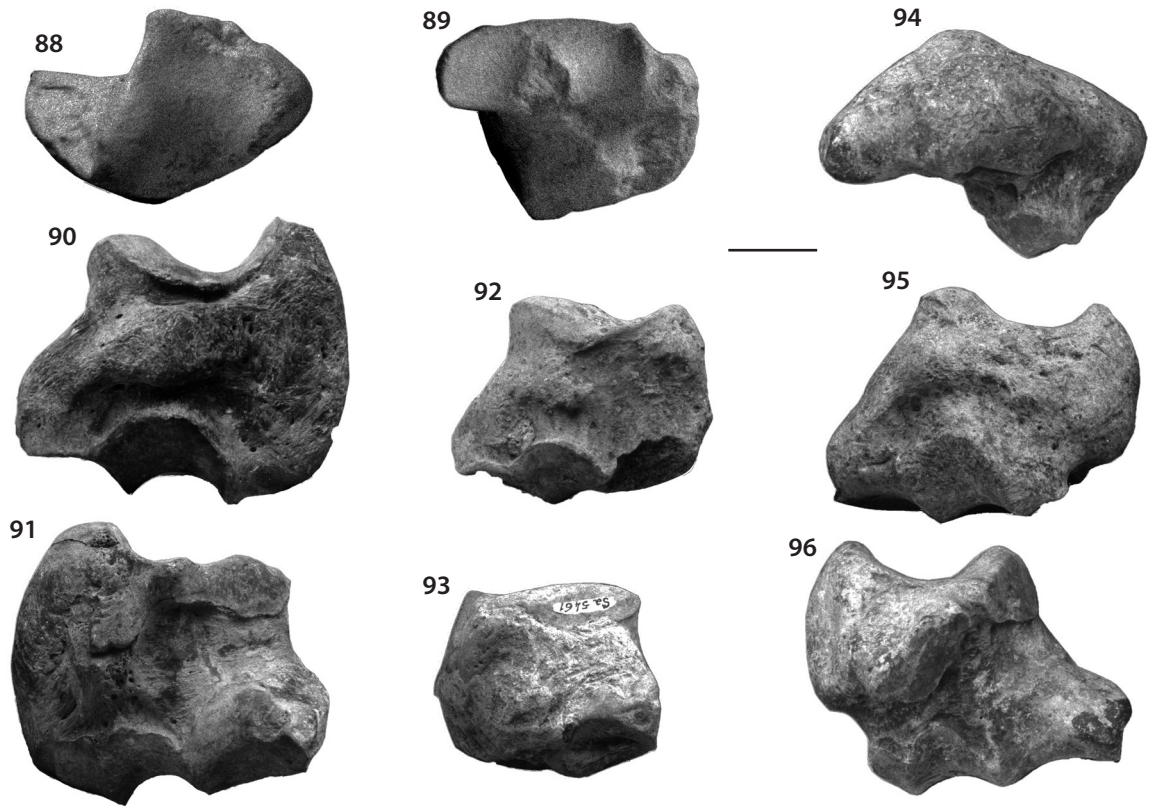
CARPE

J'ai déjà mentionné les différences fondamentales existant entre les Rhinocerotinae et les Aceratheriinae dans l'articulation du carpe avec le radius et l'ulna. Au niveau des tribus, un autre caractère de l'articulation sépare les Aceratherini des Rhinocerotini: chez les acérathères la troisième surface de l'articulation postérieure entre le scaphoïde et le semi-lunaire est réduite. Elle est presque toujours absente chez les espèces les plus primitives, où elle est remplacée par une saillie rugueuse dépourvue de surface articulaire. Klaits (1973: 318) a interprété cette saillie comme une articulation chez *H. tetradactylum*. Chez les Rhinocerotini et les Teleoceratini cette surface articulaire est conservée. Les Rhinocerotini ont développé en outre un prolongement postérieur de l'articulation distale entre le semi-lunaire et le pyramidal, qui a tendance à se séparer en tant que surface indépendante postérieure au semi-lunaire. Ce caractère a déjà été observé par Heissig (1972: 100), indépendamment de Klaits (1973: 318) et Santafé (1976: 446). La présence d'une main tridactyle (chez *Lartetotherium*) ou d'une main tétradactyle (chez les acérathères) n'affecte guère la morphologie des autres os du carpe.

SCAPHOÏDE (Figures 88-96, Tableau 23)

Le scaphoïde est le plus grand os du carpe. Proximement, il ne s'articule qu'avec le radius, à travers une surface articulaire triangulaire ensellée au milieu et s'étendant jusqu'à la pointe la plus haute du bord médial. La partie latérale, convexe en forme de bosse arrondie ou quelquefois aplatie, est coupée obliquement par la surface articulaire proximale pour le semi-lunaire. Cette surface s'oriente généralement selon un plan strictement vertical. La surface distale pour le semi-lunaire est

inclinée vers le haut, la troisième surface postérieure, si elle existe, vers le bas. Cette surface peut être ou non en contact avec la surface proximale, mais jamais avec l'une des surfaces distales comme c'est le cas chez le tapir indien. Le bord médial du scaphoïde est renflé comme un grand tubercule; celui-ci peut s'étendre sur toute la hauteur de l'os. La face distale est composée de trois surfaces articulaires, séparées par des crêtes plus ou moins distinctes. La plus petite, située médialement, est destinée au trapèze; elle est inclinée fortement vers l'arrière. La surface intermédiaire, pour le trapézoïde, a une forme de selle; elle est étroite au milieu et s'élargit vers l'arrière et plus encore vers l'avant. La troisième surface, pour le magnum, est un peu concave transversalement avec une partie postérieure fortement recourbée vers l'arrière (cette partie triangulaire a été interprétée par erreur comme une partie de l'articulation distale pour le semi-lunaire; Hünemann 1989: 37). Le socle de cette surface forme un éperon latéral qui dépasse la surface antérieure du semi-lunaire. Le scaphoïde reste primitif chez les Rhinocerotini. La courbure constante de la facette articulaire pour le trapézoïde forme un segment circulaire, indiquant une capacité considérable de flexion intratarsienne. Chez les Aceratheriinae cette courbure est irrégulière, indiquant une articulation du carpe plus rigide. Dans cette sous-famille, seule la tribu des Teleoceratini a gardé l'articulation postérieure entre le scaphoïde et le semi-lunaire. Chez les Aceratheriini cette articulation est en général perdue, comme chez *Hoploaceratherium*



FIGURES 88-96

88-91, *Hoploaceratherium tetradactylum*. **88-89**, scaphoïde droit, NMB SS 99, en vue proximale (88) et distale (89). **90-91**, scaphoïde droit du squelette A, MNHN Sa 10170-29, en vue crâniale (90) et latéro-caudale (91). **92-93**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Scaphoïde droit, MNHN Sa 5461, en vue crâniale (92) et latéro-caudale (93). **94-96**, *Lartetotherium sansaniense*. Scaphoïde droit, MNHN Sa 5451, en vue distale (94), crâniale (95) et latéro-caudale (96). Échelle = 20 mm.

88-91, *Hoploaceratherium tetradactylum*. **88-89**, right scaphoid, NMB SS 99, in proximal (88) and distal (89) view. **90-91**, right scaphoid of skeleton A, MNHN Sa 10170-29, in cranial (90) and laterocaudal (91) view. **92-93**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Right scaphoid, MNHN Sa 5461, in cranial (92) and laterocaudal (93) view. **94-96**, *Lartetotherium sansaniense*. Right scaphoid, MNHN Sa 5451, in distal (94), cranial (95), and laterocaudal (96) view. Scale = 20 mm.