

tetradactylum. On la trouve parfois chez les genres les plus primitifs. Les Teleoceratini se distinguent de tous les autres rhinocéros par l'allure lourde et trapue du scaphoïde et surtout par sa facette articulaire proximale en forme de cuvette arrondie. La taille du scaphoïde de *Hoploaceratherium tetradactylum* et de *Lartetotherium sansaniense* est presque identique, celle du scaphoïde d'*A. (Alicornops) simorreense* est un peu inférieure. Il faut noter que Guérin (1980: fig. 35) a confondu les scaphoïdes des deux espèces dominantes de Sansan, probablement en raison de leur taille identique.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM ET LES ACÉRATHÈRES — Si l'on compare les deux acérathères de Sansan, on constate qu'*A. (Alicornops) simorreense* a un scaphoïde plus bas et moins épais que celui de *H. tetradactylum*. Chez ces deux espèces le tubercule médial occupe toute la hauteur de l'os, un pilier de la surface pour l'articulation du trapèze s'étend jusqu'au bord médial de la surface proximale. Celle-ci est plus ensellée et plus étirée vers l'arrière chez *H. tetradactylum* que chez *A. (A.) simorreense*. Les crêtes séparant les articulations distales sont plus obliques du côté dorsal chez *A. (A.) simorreense*. La partie postérieure recourbée de l'articulation pour le magnum est plus étroite chez *A. (A.) simorreense*. Le plan de l'articulation proximale et celui de l'articulation distale pour le semi-lunaire forment un angle plus aigu chez *A. (A.) simorreense*, plus obtus chez *H. tetradactylum*. Comparé à celui d'*Aceratherium incisivum* qui été décrit par Hünemann (1989), le scaphoïde est plus haut et plus étroit chez *H. tetradactylum* et *A. (A.) simorreense*. La surface proximale est plus ensellée et plus étirée vers l'arrière chez *H. tetradactylum*. Elle dépasse un peu plus la bosse latérale que chez *A. incisivum*. La crête séparant les surfaces distales pour le trapèze et le trapézoïde est aiguë chez *A. incisivum* et *A. (A.) simorreense*; chez *H. tetradactylum* cette crête varie et est très souvent obtuse en raison d'une articulation plus aplatie en avant pour le trapèze. Cette surface est concave chez la plupart des autres acérathères. Ces deux surfaces articulaires sont raccourcies à l'arrière chez *A. incisivum*. L'éperon latéral formant le socle de l'articulation pour le magnum est plus aigu chez *A. incisivum*. Le tubercule postérieur, dérivé du socle de l'articulation postéro-latérale réduite, est plus arrondi et situé plus bas chez *H. tetradactylum* que chez *A. incisivum*. Le tubercule du côté dorsal, très souvent présent chez *H. tetradactylum* et quelquefois chez *A. (A.) simorreense*, est soudé à une bande rugueuse traversant la face dorsale chez *A. incisivum*. La surface articulaire proximale pour le semi-lunaire est plus haute chez *H. tetradactylum* et rejoint très rarement la surface articulaire distale. Chez *Plesiaceratherium*, un des acérathères les plus primitifs, le scaphoïde est encore plus haut et plus étroit que chez *H. tetradactylum*. Les autres caractères primitifs sont également plus accentués: la surface proximale est plus étirée vers l'arrière avec un contour triangulaire et un angle postérieur aigu. Très rarement on trouve une troisième articulation pour le semi-lunaire chez *Plesiaceratherium*, dont le socle est étroit, comme le tubercule présent chez *A. incisivum*. La surface pour l'articulation du trapèze est différente entre les espèces de *Plesiaceratherium*. L'éperon latéral est plus court et plus massif chez *Plesiaceratherium* comme chez tous les acérathères plus modernes. Sa surface articulaire est moins concave transversalement et la crête qui la limite médialement est obtuse et tend à disparaître vers l'avant. Chez *Chilotherium* le scaphoïde est aplati comme tous les os de l'autopode. De cette spécialisation résultent un grand nombre de caractères très particuliers qui diffèrent d'une espèce à l'autre. On observe généralement un aplatissement de toutes les surfaces articulaires, la réduction de la surface pour le trapèze en relation avec l'agrandissement des autres surfaces distales. Le tubercule postérieur est orienté presque horizontalement et le tubercule antérieur est situé plus latéralement que chez les autres acérathères. La surface distale pour l'articulation du semi-lunaire est plus étroite et plus inclinée vers le haut. La surface proximale est variable et peut être réduite ou agrandie.

BRACHYPOTHERIUM BRACHYPUS — Le seul scaphoïde attribuable à cette espèce appartient à un petit individu. Il est endommagé en arrière. C'est un os bas et large, avec une face proximale moins concave que chez les autres rhinocéros de Sansan. Il n'y a pas de partie convexe et le bord latéral est coupé simplement par la facette articulaire proximale pour le semi-lunaire. L'articulation distale pour cet os est large et tournée fortement vers le haut. La troisième facette articulaire est brisée. La facette articulaire pour le trapèze était probablement absente. La facette articulaire pour le trapézoïde, en forme de selle, est faiblement courbée dans les deux directions. La facette articulaire pour le magnum est large et plate. Le tubercule médial est massif et occupe tout la hauteur de l'os. Au sein des Teleoceratini, on observe une réduction du bord latéral de la face proximale uniquement chez *Brachypotherium brachypus*; chez les autres taxons, ce bord est

convexe mais aplati. Chez *Teleoceras* le scaphoïde est en général plus bas et les facettes articulaires distales sont plus faiblement courbées, mais sans concavité antérieure. Chez *Prosantorhinus* l'aplatissement de l'os est comparable à ce que l'on observe chez *Teleoceras* et ainsi plus prononcé que chez *Brachypotherium*. Ses faces distales présentent des convexités plus accentuées et une concavité dorsale élargie. La facette articulaire pour le magnum est faiblement concave transversalement chez les deux genres. Le contour de cette face est plus court et profond chez *Teleoceras*.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Le scaphoïde de *Lartetotherium* a un aspect plus massif que celui de *H. tetradactylum*. Il se distingue de cette espèce par un tubercule médial globuleux mais moins haut et qui occupe seulement les deux tiers supérieurs de la hauteur de l'os, restant séparé de l'articulation du trapèze. L'éperon latéral forme un angle obtus du côté dorsal, mais plus aigu que chez *H. tetradactylum* et la plupart des autres acérathères. L'articulation du trapèze est inclinée médialement, peu concave transversalement, mais également convexe dans le sens antéro-postérieur. L'articulation distale pour le semi-lunaire est plus petite que chez les acérathères. Par rapport au scaphoïde des espèces actuelles, le scaphoïde de *L. sansaniense* a une surface proximale plus large et moins profonde. Morphologiquement il est proche du scaphoïde de *Rhinoceros sondaicus* qui est nettement supérieur en taille. Chez *R. unicornis* il est un peu plus raccourci que chez les espèces plus primitives. Le scaphoïde du petit *Dicerorhinus sumatrensis* rappelle les acérathères primitifs : tubercule médial haut, angle de l'éperon latéral avec la face antérieure plus obtus, grande surface

TABLEAU / TABLE 23

Dimensions du scaphoïde des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: méd.: médial.; semi.: semi-lunaire; trap.: trapézoïde.

Dimensions of the scaphoid of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: méd.: medial; semi.: semilunar; trap.: trapezoid.

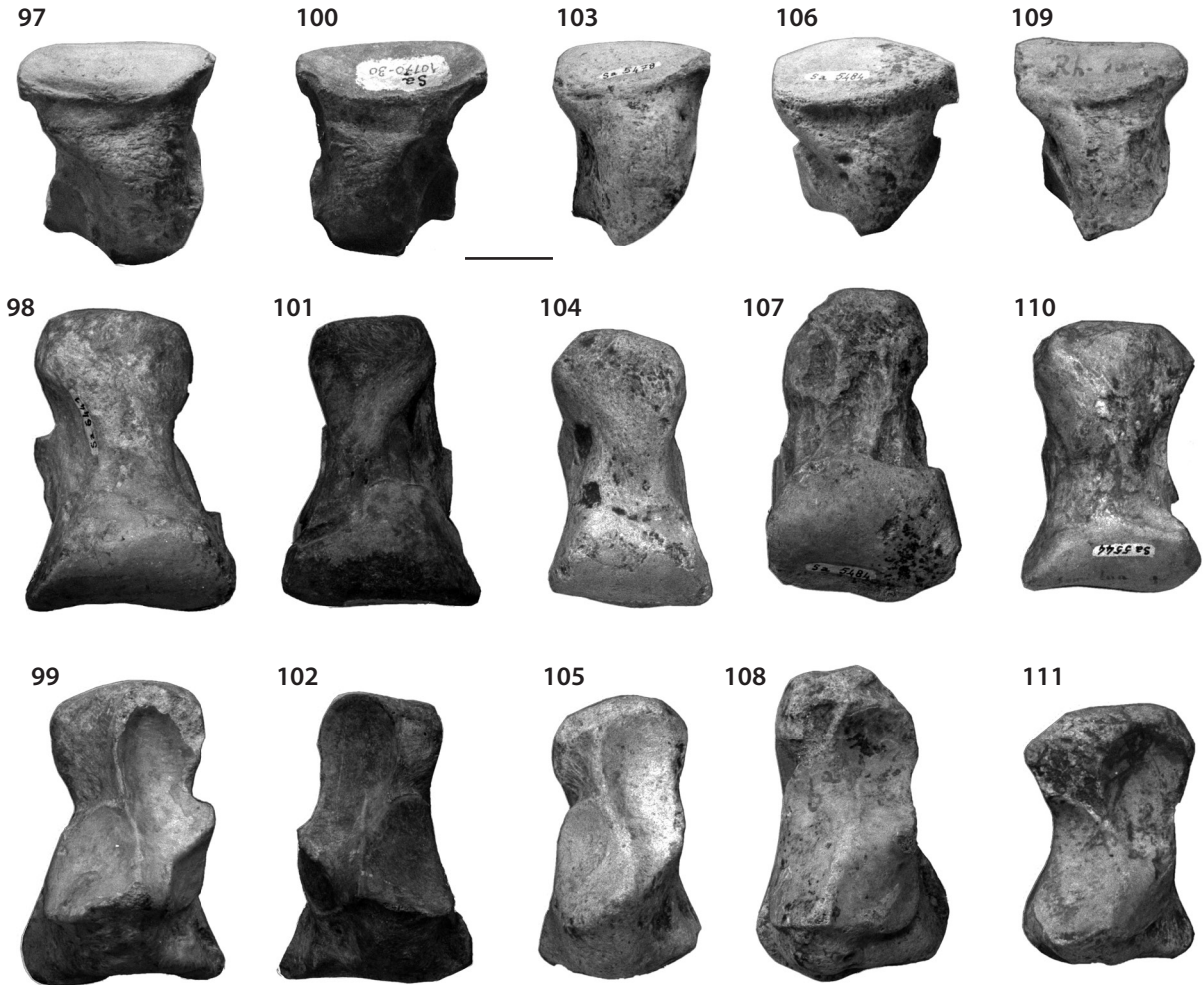
	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>							<i>A. (A.) simorrense</i>			<i>Lartetotherium sansaniense</i>							<i>B. brach.</i>		
	Sq A, Sa 10170-29	dr	max	moy	min	n	écart type	v%	Sa 5453	Sa 5461	Sa 5442	g	dr	g	max	moy	min	n	écart type	v%
DT max.	75	76	68,3	61	34	3,2	4,7	59,5	59	70,5	77	70	63	7	5	7,1	82			
DAP max.	46	52	45,2	40	33	2,5	5,5	38	36	44	51	46,4	43	7	3,2	6,9	-			
H lat.	55,5	60,5	53	48	37	3,2	5,9	48	45	55	59	54,6	51	11	2,3	4,2	(48)			
H mil.	44	48	44,1	39	39	2,3	5,2	40	(38)	41	48	43,2	40	11	2,4	5,6	35			
H méd.	64,5	68	60,3	52,5	36	3,7	6,2	54	-	53	64	57,4	53	8	4	7	50,5			
H tub. méd.	57,5	62	55,8	49,5	31	2,7	4,8	53,5	-	39	43	40,3	39	6	1,5	3,8	50,5			
DAP tub. méd.	24,5	34	25,4	17	34	3,3	12,9	22	20	25	28,5	26,1	25	6	1,3	5	33,5			
DT art. prox.	43	52,5	44,5	40	35	2,7	6,1	-	39	46	48	45	(38)	7	3,3	7,4	(50)			
DAP art. prox.	44	46	40,7	33	31	2,6	6,5	-	31	41	46	42	39	5	2,9	6,9	-			
DT min. art. trap.	22	25,5	22,9	20,5	34	1,3	5,8	18	-	19	22	19,5	18	8	1,4	7,3	24,5			
DT max. art. trap.	30	34,5	29,1	25	33	2,2	7,5	29	-	29,5	29,5	27,6	25	10	1,4	5	(26)			
DAP art. trap.	29,5	32,5	27,5	24	35	2	7,4	28	-	33	38	30,7	26	9	3,7	12,1	35			
DT art. magnum	26	28	25,2	22	30	1,9	7,6	27,5	24,5	27,5	30	28,2	26,5	7	1,3	4,6	32			
DAP art. magnum	22,5	24	20,4	15	32	2,3	11,1	21	20	24,5	19	21,8	26	5	3,2	14,7	(27)			
DAP art. dist semi.	20	25	21,1	15	27	2,1	10,1	21	-	19	23	20	17	8	2,6	12,8	22			
H art. dist. semi.	16	22	16	12	30	2,4	15,1	10,5	-	20	22,5	17,7	13,5	9	3,4	18,9	(19)			
Distance entre art. semi.	15,5	18	13,1	0	32	3,5	27	11	-	11	15	13,5	11	7	1,6	11,9	14			
Angle entre art. semi.	75	80	68	55	31	6,8	10	45	50	65	80	67,1	55	7	10	14,8	60			
Angle face dorsale	50	60	50	35	34	6,7	13,3	40	40	60	70	64,3	55	7	7,3	11,4	30			

distale pour l'articulation du semi-lunaire. Chez tous les rhinocéros actuels, la facette articulaire pour le magnum a une convexité plus accentuée qui se prolonge graduellement par la courbure plus forte de la partie postérieure de cette facette. Chez *L. sansaniense* cette facette présente un changement abrupt de sa courbure. Dans l'histoire du genre *Diceros* on observe aussi que cette courbure devient plus forte et que l'angle entre les deux parties de la face s'émousse. Le contour de cette face forme un carré irrégulier, avec un bord dorsal concave comme chez *R. unicornis* et *D. sumatrensis*. Cette face est triangulaire chez *R. sondaicus* et *Diceros*. L'articulation pour le trapèze chez *L. sansaniense* est proche de celle du scaphoïde des rhinocéros unicomnes et bicornes, et intermédiaire entre la forte concavité observée chez *D. sumatrensis* et la surface presque plane ou peu convexe chez *R. sondaicus*. La courbure convexe de l'articulation pour le trapézoïde est comparable chez *Diceros* et *R. sondaicus*, moins forte que chez *D. sumatrensis*. Chez *L. sansaniensis* la troisième facette articulaire pour le semi-lunaire est le plus souvent isolée comme chez les espèces actuelles d'Afrique. Les formes actuelles asiatiques ont normalement les deux surfaces réunies, mais ce caractère reste un peu variable chez toutes les espèces. Le bord médial de la troisième surface est plus proche du tubercule médial chez *L. sansaniensis*, comme c'est le cas chez les espèces actuelles. En dehors des proportions, qui sont peu différentes, les différences de *Coelodonta* par rapport à *L. sansaniense* sont les mêmes que celles observées entre cette dernière et *D. sumatrensis*.

SEMI-LUNAIRE (Figures 97-111, Tableau 24)

Le semi-lunaire porte des facettes articulaires sur toutes les faces sauf les faces dorsale et plantaire. Le semi-lunaire est triangulaire ou pentagonale en vue dorsale. L'articulation proximale pour le radius ou parfois aussi celle pour l'ulna se prolonge plus ou moins sur la face dorsale. Il y a deux ou trois facettes articulaires médiales pour le scaphoïde et deux latérales pour le pyramidal, dont la distale peut être divisée en deux. Les deux facettes distales répondent au magnum et à l'onciforme. La première a la forme d'une cuiller avec une queue étroite ou quelquefois une réduction antérieure et un élargissement biconcave en arrière plus ou moins coudé par rapport à la partie antérieure. La facette pour l'onciforme est large et moins profonde que la facette pour le magnum. Ces deux facettes forment un angle qui se place comme un coin entre les éléments carpaux distaux. La partie postérieure de l'os est plus basse que la partie antérieure et porte seulement l'articulation pour le magnum. En vue proximale elle a l'aspect d'un processus plus ou moins élargi vers l'arrière. Le semi-lunaire ne présente pas un grand nombre de différences constantes entre les tribus. Une prolongation postérieure de la facette distale pour le pyramidal distingue le semi-lunaire des Rhinocerotini du plan primitif. Il y a deux facettes proximales pour le radius et pour l'ulna chez les Rhinocerotinae, dont la première occupe presque toute la face proximale et est présente uniquement chez les deux tribus des Aceratheriinae. Les Teleoceratini comme les Rhinocerotini possèdent une troisième articulation entre le scaphoïde et le semi-lunaire située du côté proximo-médial du processus postérieur et pouvant être soudée à la facette proximale. Cette articulation est absente chez les Aceratherini plus modernes, de présence variable chez les plus primitifs. Chez les Aceratherini la facette pour le radius est plus aplatie et moins courbée que chez les Rhinocerotini. Chez ces derniers elle présente un bord antérieur à peu près vertical.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM ET LES ACÉRATHÈRES — Chez les acérathères, le semi-lunaire ne présente pas de grandes différences entre les genres, sauf dans ses proportions, qui affectent fortement l'aspect de la face dorsale. Chez *Hoploaceratherium tetractylum* cette face est haute et triangulaire, comme chez *Plesiaceratherium*. Elle est plus étroite chez *A. (Alicornops) simorreense* et plus étroite et plus basse chez *Aceratherium incisivum* et *Chilotherium*. Chez les deux derniers elle a un contour pentagonal. Le semi-lunaire de *Hoploaceratherium tetractylum* possède une facette proximale avec une faible courbure, qui est cependant un peu plus accentuée au sommet. Chez la plupart des autres acérathères cette facette est fortement recourbée au sommet et forme une extension courte et plane ou parfois concave vers l'arrière. Chez *H. tetractylum* et *Plesiaceratherium* cette extension est plus courte que chez *A. incisivum* et peut être convexe ou faiblement concave. Chez *Chilotherium* l'extension est concave ou plane si elle est raccourcie. Chez *H. tetractylum* la facette proximale pour le scaphoïde est plus large et plus oblique que chez *A. incisivum*, *A. (A.) simorreense* et *Chilotherium*. Chez *Plesiaceratherium* elle est comparable. La facette médio-distale ne présente plus qu'un vestige de son extension postérieure, qui est plus grande chez *A. incisivum*, ce que Hünemann (1989) décrit comme une facette distincte. Les autres acérathères montrent parfois un tel



FIGURES 97-111

97-102, *Hoploaceratherium tetradactylum*. **97-99**, semi-lunaire gauche, MNHN Sa 6441, en vue crâniale (97), vue proximale, côté dorsal vers le bas (98) et vue distale, côté dorsal vers le bas (99). **100-102**, semi-lunaire droit du squelette A, MNHN Sa 10170-30, en vue crâniale (100), vue proximale, côté dorsal vers le bas (101) et vue distale, côté dorsal vers le bas (102). **103-105**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Semi-lunaire gauche, MNHN Sa 5478, en vue crâniale (103), vue proximale, côté dorsal vers le bas (104) et vue distale, côté dorsal vers le bas (105). **106-108**, *Brachypotherium brachypus*. Semi-lunaire gauche, MNHN Sa 5484, en vue crâniale (106), vue proximale, côté dorsal vers le bas (107) et vue distale, côté dorsal vers le bas (108). **109-111**, *Lartetotherium sansaniense*. Semi-lunaire gauche, MNHN Sa 5544, en vue crâniale (109), vue proximale, côté dorsal vers le bas (110) et vue distale, côté dorsal vers le bas (111). Échelle = 20 mm.

97-102, *Hoploaceratherium tetradactylum*. **97-99**, left semilunar, MNHN Sa 6441, in cranial view (97), proximal view, dorsal side downward (98), and distal view, dorsal side downward (99). **100-102**, right semilunar of the skeleton A, MNHN Sa 10170-30, in cranial view (100), proximal view, dorsal side downward (101), and distal view, dorsal side downward (102). **103-105**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Left semilunar, MNHN Sa 5478, in cranial view (103), proximal view, dorsal side downward (104), and distal view, dorsal side downward (105). **106-108**, *Brachypotherium brachypus*. Left semilunar, MNHN Sa 5484, in cranial view (106), proximal view, dorsal side downward (107), and distal view, dorsal side downward (108). **109-111**, *Lartetotherium sansaniense*. Left semilunar, MNHN Sa 5544, in cranial view (109), proximal view, dorsal side downward (110), and distal view, dorsal side downward (111). Scale = 20 mm.

vestige. Les facettes pour le pyramidal sont uniformes chez les acérathères. Chez *H. tetradactylum* la facette pour le magnum a une queue antérieure relativement longue mais variable. La flexion entre les deux parties de la facette est nettement plus postérieure que chez *A. incisivum* et chez certaines espèces de *Chilotherium*. La queue est plus étroite chez *A. (A.) simorreense*. Chez tous les *Chilotherium* son inclinaison est presque la même que celle de la facette distale pour le scaphoïde. Chez les autres acérathères elle est plus ou moins horizontale. La facette pour l'onciforme est plus raide chez *H. tetradactylum* que chez les autres acérathères. Elle est plus large que chez *A. (A.) simorreense* et moins profonde que chez cette espèce, *A. incisivum* et *Chilotherium*. Chez *Plesiaceratherium* elle est semblable. L'échancrure postérieure qui la sépare de la facette pour le magnum est profonde et aiguë comme chez *Plesiaceratherium*. Chez les autres acérathères elle est plus ou moins rectangulaire.

BRACHYPOTHERIUM BRACHYPUS — Chez les Teleoceratini tous les caractères sont subordonnés au raccourcissement des membres. *Brachypotherium brachypus* n'atteint pas l'extrême de cette tendance. Le seul semi-lunaire provenant de Sansan et attribuable à cette espèce représente un individu relativement petit. Cet os est étroit et profond avec un contour antérieur triangulaire. Son axe sagittal forme un angle droit avec la face antérieure tandis qu'il est oblique chez *Teleoceras* et encore plus chez *Prosantorhinus*. La facette pour le radius est aplatie en avant et courbée vers l'arrière. Il n'y a pas d'extension postérieure, au contraire de *Teleoceras* et *Prosantorhinus*. La troisième facette pour le scaphoïde présente une position basse chez les Teleoceratini. Ici, comme chez *Teleoceras*, elle n'atteint pas l'extrémité du processus plantaire. Chez *Prosantorhinus* elle est située plus en arrière. La facette distale pour le scaphoïde est haute et triangulaire, comme chez les Teleoceratini en général. La facette proximale pour le scaphoïde est plus petite que chez *Teleoceras* et *Prosantorhinus*. La facette proximale pour le pyramidal est plus grande que chez les autres Teleoceratini, la facette distale plus étroite. La queue antérieure de la facette pour le magnum est large et longue. La facette pour l'onciforme est profonde et relativement étroite. Comme chez *Prosantorhinus* elle est faiblement convexe transversalement et un peu plus concave dans le sens antéro-postérieur. Comme chez *Teleoceras* il n'y a pas d'échancrure postérieure entre les deux facettes. Comme chez *Prosantorhinus* la facette pour le magnum atteint à peu près l'extrémité du processus plantaire.

TABLEAU / TABLE 24

Dimensions du semi-lunaire des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: fac.: facette; scaph.: scaphoïde. Dimensions of the semilunar of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: fac.: facet; scaph: scaphoid.

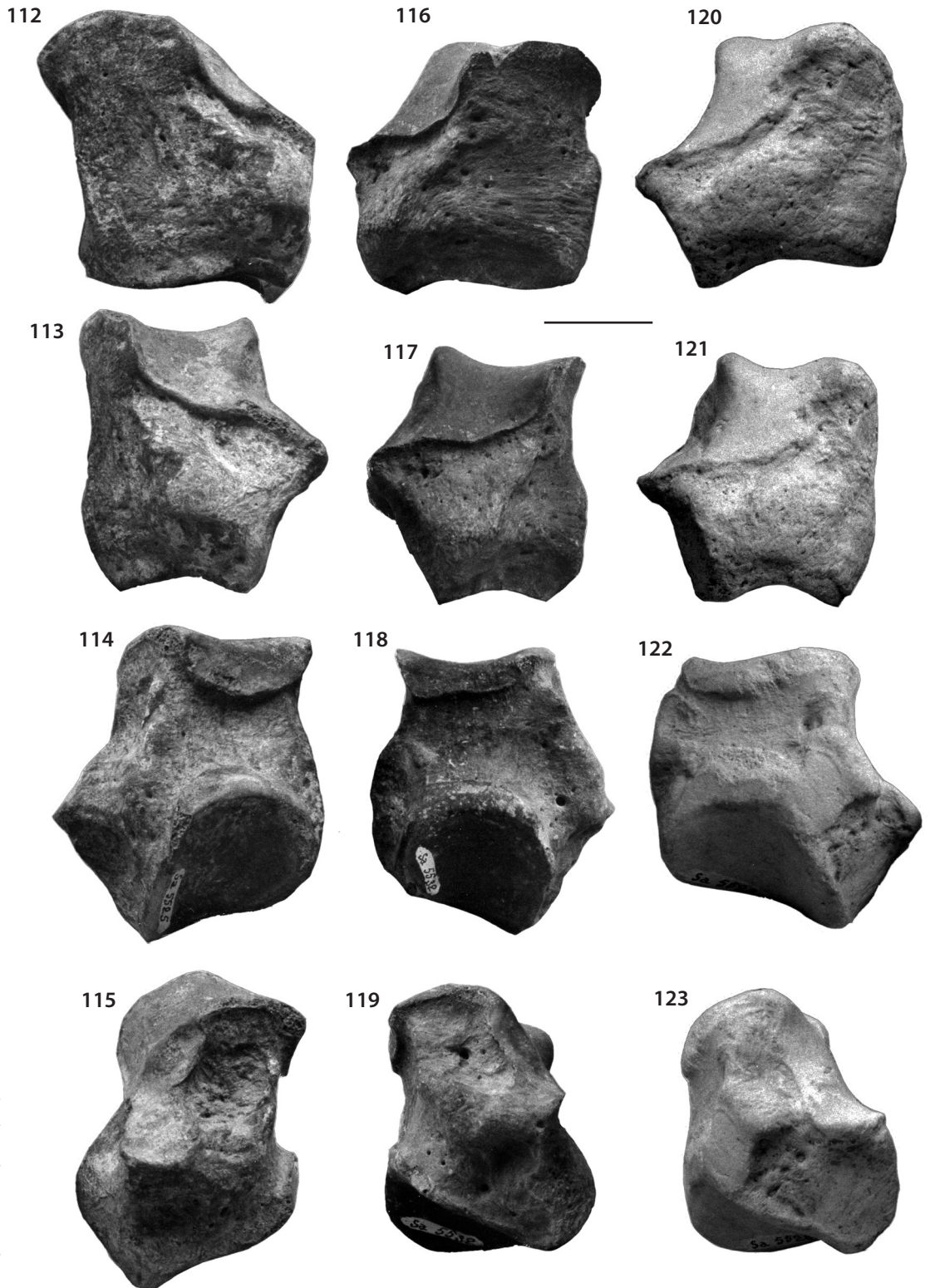
	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>							<i>A. (A.) simorreense</i>				<i>Lartetotherium sansaniense</i>				<i>B. brachypus</i>
	Sq A, dr	max	moy	min	n	écart type	v%	max	moy	min	n	max	moy	min	n	Sa 5484
DT maximal	44	51	42,8	(36)	28	3,5	8,2	38	37,1	36	4	46,5	43,5	42	5	44
DT dorso-distal	33,5	38,5	32,6	27,5	31	2,5	7,6	28,5	27,2	25	5	32	30,9	29	5	34
H dorsale	52	54	47,7	43	34	2,9	6	51,5	45,8	43	5	49,5	48,5	48	3	48,5
DAP maximal	64	67	60,5	56	30	2,9	4,8	64,5	60,5	57	3	63	60,3	58	4	70
DT postérieur	28,5	30,5	26,2	21,5	28	2,1	8,2	31,5	27,2	22	3	39,5	35,9	34	4	32
H postérieure	25	31	25,7	19	29	2,8	10,9	26	24,8	23,5	3	24	23	22	5	26,5
DT art. radius+ ulna	44	50	42,1	35	28	3,3	7,8	37,5	36,6	36	4	46	43,8	41	4	43
DAP art. radius	30	35	29,6	25	33	2,1	7,2	33,5	30	25,5	5	33,5	26,8	22	5	35
DT art. onciforme	26	34	24,3	21	33	2,6	10,5	22,5	20,4	19	4	26	24,8	24	5	25
DAP art. onciforme	33	35	29,5	23	31	2,5	8,4	32	27,6	25	5	34,5	33,2	32	3	42
DAP art. pyramidal dist.	25	29	24	18	29	2,5	10,3	26,5	22,3	20	4	35,5	34	32	4	28
Angle dors. entre fac. scaph.	65	75	58,8	45	30	7,5	12,8	50	46,3	40	4	60	54	45	5	45
Angle post. entre faces dist.	30	90	54,4	20	27	21,3	39,1	100	90	80	4	30	22,5	20	4	135
Inclinaison fac. onciforme	50	65	50,4	30	31	8	15,8	70	57	45	5	55	46,7	35	3	45
Angle fac. intercarp. prox.	60	90	62,4	50	27	8,1	13	45	38,3	30	3	65	55	45	5	45

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Au sein des Rhinocerotini, *Lartetotherium* représente un type généralisé. Les caractères du semi-lunaire sont partiellement semblables à ceux du semi-lunaire des rhinocéros actuels d'Asie, partiellement à ceux du semi-lunaire des rhinocéros actuels d'Afrique, mais toujours sans aucun trait graviportal. Chez les formes les plus grandes, on observe un processus plantaire élargi. Chez *R. sondaicus* il est au contraire plus étroit que chez *Lartetotherium* et arrondi à son extrémité. La facette pour l'ulna occupe une partie très étroite de la face proximale, comme chez *Coelodonta*. Elle est plus étroite que chez toutes les espèces actuelles sauf *R. sondaicus* où elle tend à disparaître. La facette pour le radius présente une extension variable vers l'arrière, indépendante de l'extension de la facette proximale pour le scaphoïde. Cette extension est fortement concave avec un aspect un peu réduit. La troisième facette postérieure pour le scaphoïde est isolée et dans une position variable, comme chez *R. sondaicus* et *Diceros* où elle a toujours une position haute. La facette distale pour le scaphoïde présente une petite extension postérieure fléchie vers l'arrière. La facette distale pour le pyramidal présente également une extension postérieure, ce qui est un caractère marquant des Rhinocerotini. Chez *R. sondaicus* seule cette extension est réduite; la facette entière est plus étroite, mais reste dans une position postérieure. La flexion entre les deux parties de la facette distale pour le magnum est un peu plus postérieure que chez la plupart des rhinocéros actuels. *R. unicornis* présente l'état le plus proche de la condition primitive, la flexion étant faible comme chez *Lartetotherium sansaniense*. La partie postérieure biconcave est séparée partiellement de la facette pour l'oncifforme par une échancrure postérieure qui, chez *L. sansaniense*, est plus profonde et plus aiguë que chez tous les autres Rhinocerotini. Cependant, la facette pour l'oncifforme est profonde comme chez tous les rhinocéros actuels sauf *D. sumatrensis*. Sa concavité antéro-postérieure augmente vers l'arrière.

PYRAMIDAL (Figures 112-123, Tableau 25)

Le pyramidal des rhinocéros est semblable à celui des autres ongulés. Il s'élève sur une base en forme de losange dont l'axe principal est proche du plan sagittal. Ainsi le plan des facettes médiales et les axes des facettes terminales forment un angle variable mais souvent proche de 45° par rapport à ce plan. La face dorsale forme un rectangle qui peut s'élargir légèrement vers le bas; cette face est limitée à la base par deux rugosités ou tubercules en position médio-dorsale et latéro-plantaire. Une faible courbure fait le lien entre la face dorsale et la face latérale dont la partie proximale est occupée par la partie latérale de la facette proximale. La partie distale est formée principalement par des tubercules et rugosités plus ou moins proéminents qui montrent une forte variation individuelle. La face proximale est occupée par une facette articulaire destinée principalement à l'ulna mais qui comprend, chez les acérathères et les Teleoceratinae, une bande étroite pour le radius. Elle est plus ou moins ensellée, avec une convexité descendant latéro-plantairement jusqu'à la verticale. La facette pour le pisiforme forme une bande concave, dirigée vers l'arrière, le long du bord postérieur de la partie latéro-plantaire de la facette proximale. Elle se termine distalement par un tubercule plantaire. Les deux facettes médiales pour le semi-lunaire forment des bandes subparallèles avec des courbures différentes. La face distale porte seulement une facette triangulaire pour l'oncifforme; cette facette est concave dans le sens antéro-postérieur et avec un axe principal oblique, descendant latéralement. Le pyramidal des Rhinocerotini et des Elasmotherini est dépourvu d'articulation pour le radius. Les Rhinocerotini se distinguent des autres tribus spécialement par leur pyramidal, dont la facette proximale a une courbure plus fortement convexe et dont l'appendice latéral est plus long et a une inclinaison presque verticale. C'est pourquoi la facette pour le pisiforme est également plus inclinée et le tubercule plantaire situé plus bas. L'angle entre les deux facettes est normalement plus aigu chez les acérathères et les brachyothères. Une caractéristique de la plupart des Rhinocerotini est le prolongement angulaire postérieur de la facette disto-médiale pour le semi-lunaire, un caractère mentionné aussi par Klaitz (1973: 319). Chez les formes fossiles avec des membres trapus, l'inclinaison de la facette distale est plus accentuée, un caractère qui affecte les Teleoceratini et aussi quelques Aceratherini, spécialement *Chilotherium*, mais pas *Ceratotherium simum*.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM ET LES ACÉRATHÈRES — Au sein des acérathères, le pyramidal de *H. tetradactylum* se caractérise par sa hauteur importante, qui reste cependant un peu inférieure à celle observée chez *Plesiaceratherium* et *Protaceratherium*. Le pyramidal d'*A. (Alicornops) simorreense* est plus petit, mais plus large, celui d'*A. incisivum* plus bas. La convexité de la facette proximale est plus faible que chez les Rhinocerotini. Le contour et la longueur de



FIGURES 112-123

112-115, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Pyramidal droit, MNHN Sa 5532, en vue crâniale (112), latérale (113), médiale (114) et caudale (115). **116-119**, pyramidal gauche, MNHN Sa 5525, en vue crâniale (116), latérale (117), médiale (118) et caudale (119). **120-123**, *Lartetotherium sansaniense*. Pyramidal droit, MNHN Sa 5528, en vue crâniale (120), latérale (121), médiale (122) et caudale (123). Échelle = 20 mm.

112-115, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right pyramidal, MNHN Sa 5532, in cranial (112), lateral (113), medial (114), and caudal (115) view. **116-119**, left pyramidal, MNHN Sa 5525, in cranial (116), lateral (117), medial (118), and caudal (119) view. **120-123**, *Lartetotherium sansaniense*. Right pyramidal, MNHN Sa 5528, in cranial (120), lateral (121), medial (122) and caudal (123) view. Scale = 20 mm.

l'appendice latéro-plantaire de cette face sont très variables. Une incision antérieure est souvent présente, alors qu'elle n'existe pas chez *A. incisivum* et *A. (A.) simorreense*. Comme chez la plupart des acérathères européens, la facette pour le pisiforme est concave, ce qui n'est pas le cas chez *Plesiaceratherium* et quelques espèces de *Chilotherium*. Son angle par rapport à la facette proximale et sa longueur sont variables. Elle ne présente pas de convexité. Son élargissement vers le bas est très variable et peut être nul. La facette distale est concave antéro-postérieurement, mais elle présente aussi une faible concavité le long de son axe principal; ce caractère est présent chez *Plesiaceratherium* mais pas chez *A. incisivum* et *A. (A.) simorreense*. Le pyramidal de *Chilotherium* présente parfois une faible convexité selon cette direction. Celui d'*A. (A.) simorreense* montre une facette distale plus large, mais moins profonde. Chez *A. incisivum* et *Chilotherium* le contour de la facette est arrondi, chez les autres acérathères il est clairement triangulaire. Sur la face médiale on observe une tendance à la réduction de la facette distale, qui est plus haute que la facette proximale chez *Plesiaceratherium*. Chez *Hoploaceratherium* et *A. (A.) simorreense*, elle constitue une bande plus basse, la facette proximale est un peu plus haute. Chez *Aceratherium* s. str. ces deux facettes sont étroites; la réduction des facettes médiales est encore plus forte chez *Chilotherium*. Les tubérosités des faces antérieure et postérieure sont trop variables pour constituer des caractères spécifiques distinctifs.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Le pyramidal de *L. sansaniense* est un peu plus bas que celui de *H. tetradactylum*. Une forte convexité de la face proximale se retrouve chez presque tous les Rhinocerotini. La partie latéro-plantaire de la facette est longue et étroite, comme chez *R. unicornis*. Elle est plus large chez *R. sondaicus* et encore plus chez *Diceros*. La facette pour le pisiforme l'accompagne sur le bord postérieur, mais sans former d'arête. Elle est convexe transversalement. Dans le sens vertical elle est fortement concave, sa partie inférieure élargie, dirigée vers le haut. Chez les formes actuelles les courbures sont en général plus faibles. Les facettes médiales sont inégales, la proximale étant la plus haute. L'extension postérieure de la facette distale est grande chez *L. sansaniense*, comme c'est le cas chez *Diceros* et *Dicerorhinus*. La partie dorsale de cette facette chez *L. sansaniense* est plus haute que chez les formes actuelles, *R. unicornis* excepté. La distance entre les deux facettes n'est pas corrélée aux proportions des membres. Chez *L. sansaniense*, une forme relativement grêle, cette distance est aussi grande que chez les deux espèces actuelles de *Rhinoceros*, qui pourtant sont plus lourdes. Chez *Dicerorhinus* et les espèces africaines, la partie dorsale de la facette distale de la face médiale n'est pas plus haute que la hauteur de la facette proximale, et chez *Coelodonta* elle est réduite presque à une fissure.

TABLEAU / TABLE 25

Dimensions du pyramidal des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 et 23 pour les abréviations.

Dimensions of the pyramidal of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 and 23 for abbreviations.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>							<i>A. (Alicornops) simorreense</i>						<i>Lartetotherium sansaniense</i>						<i>B. brach.</i>	
	max	moy	min	n	écart type	v%		max	moy	min	n	écart type	v%		max	moy	min	n	écart type	v%	dr
DT maximal	57	51	46,5	28	2,4	4,7	52	50,6	50	5	1,3	2,3	51,5	49,1	44	7	2	4,2		57,5	52
DAP maximal	44	38,1	34	29	2,3	6,2	37,5	36,3	35,5	4	0,9	2,6	43	35,7	33	8	3,1	8,6		41	44
H maximale	58	53,1	46	33	3,4	6,5	51	49,9	47	6	2,4	3,1	49,5	46,6	44	9	1,9	4,1		50,5	50,5
H mil. méd.	38	32,5	27	28	2,7	8,4	37	31,1	28	4	17,5	13,5	34,5	29,3	26,5	6	2,8	9,6		27	(28)
DT axial art. dist.	37,5	32,5	27	32	2,9	8,8	37,5	35,3	33	5	3,7	5,5	37	33,9	31,5	7	2,1	6,4		35,5	36
DAP art. dist.	32,5	28,7	25	27	1,8	6,4	29,5	28	27	3	1,8	4,8	30	28,1	26,5	8	1,3	4,7		32	35
Angle entre art. dist. et fac. méd.	40	25,7	20	28	4,6	17,8	30	27	25	5	7,5	10,1	30	24,2	15	6	5,8	24,2		30	30

BRACHYPOTHERIUM BRACHYPUS — J'ai trouvé dans les collections du MNHN deux spécimens de cette espèce portant le label « Sansan ». Il s'agit d'individus adultes de taille moyenne. Comme chez les Teleoceratini en général, le pyramidal est court et trapu. La convexité de la facette proximale est plus forte que chez les autres Teleoceratini, mais plus faible que chez les acérathères. La facette pour le pisiforme est étirée vers l'arrière, comme chez les Teleoceratini en général, mais on n'observe pas de courbures comme chez *Teleoceras*. La plate-forme présente sur le grand tubercule latéral est plus étroite que chez la plupart des Teleoceratini. L'axe de la facette distale est fortement incliné, comme chez les Teleoceratini en général. Cette facette a un contour presque triangulaire et elle est moins arrondie que chez les autres Teleoceratini. Ses courbures sont faibles. Sur la face médiale, chez tous les Teleoceratini, la facette distale est extrêmement réduite et la facette proximale de forme variable : elle est rectangulaire et, comparée à celle des autres Teleoceratini, haute. La distance entre les deux facettes, dont la distale est plus saillante médialement, est courte.

PISIFORME (Figures 124-132, Tableau 26)

Cet os plat est composé d'un processus postérieur aplati entouré d'une rugosité marginale et d'une tête proximale plus épaisse qui peut être plus ou moins limitée par un col. Les deux facettes articulaires forment un coin qui s'insère entre l'ulna et le pyramidal ; elles sont entourées par des tubercules variables. Le pisiforme offre peu de caractères distinctifs et sa forme est relativement constante. De plus cet os est rare dans les collections ; même dans les rares mains articulées connues, il n'est pas souvent conservé. Généralement le pisiforme est un os plus allongé chez les Rhinocerotini ; il est plus haut chez les acérathères et brachyothères. Le processus postérieur est plus plat chez les acérathères et brachyothères que chez *Rhinoceros*. Le col est le plus prononcé chez les brachyothères ; il l'est peu chez la plupart des acérathères et Rhinocerotini. Les tubercules de la tête sont plus aigus chez les acérathères, plus larges et obtus chez les Rhinocerotini.

Aucun pisiforme de *Brachypotherium* n'est connu à Sansan.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM ET LES ACÉRATHERES — Les pisiformes de *Hoploaceratherium tetradactylum* et *A. (Alicornops) simorreense* se distinguent aisément de celui de *Lartetotherium sansaniense* par la présence d'un tubercule médial au niveau de la tête qui forme un talon sous la facette pour le pyramidal. Chez *Lartetotherium sansaniense* ce tubercule est situé plus proximale dans l'angle entre les deux facettes et ne se prolonge pas distalement. L'angle formé par les facettes est plus obtus que chez *Lartetotherium*. Le seul pisiforme étudié attribué à *A. (A.) simorreense* est moins haut que celui de *H. tetradactylum* et sans véritable col. Chez *H. tetradactylum* celui-ci peut aussi ne pas être marqué mais il est fréquemment distinct sur la face supérieure de l'os ; il n'est pas distinct sur la face inférieure où se trouve fréquemment un tubercule. Quelquefois une arête peu marquée s'étend de ce tubercule sur la face latérale jusqu'à la face postéro-proximale. A ce niveau une pointe élevée proximale est souvent présente, comme chez *Aceratherium incisivum*. Le pisiforme de cette dernière espèce est très semblable mais plus court antéro-postérieurement. Chez *Plesiaceratherium* spp. le bord gonflé du processus est plus épais que chez les autres espèces. La tête porte deux facettes articulaires dont celle pour l'ulna est la plus grande. Elle est concave et couvre la partie proximale de la tête. La facette pour le pyramidal est plus étroite et souvent divisée par une échancrure en deux branches, l'une le long de la crête commune, l'autre plus latérale et étirée distalement. Cette facette présente une faible concavité dans l'axe diagonal. Chez *A. (A.) simorreense* et les autres acérathères l'échancrure est plus faible et la branche latérale plus courte. Chez *H. tetradactylum* le tubercule médial est peu variable. Le tubercule latéral peut être absent ; quand il existe, il est accolé à la facette pour l'ulna. Ce tubercule est faiblement développé chez *A. (Alicornops)* où il est séparé de cette articulation.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Chez *L. sansaniense* le pisiforme est long, épais et ne montre pas de col ; chez les formes actuelles, il est plus raccourci et le col est marqué sur la face proximale (*R. sondaicus*) ou sur les deux côtés. Chez *L. sansaniense* le corps est moins aplati que chez les acérathères, plus élargi que chez *A. (Alicornops)* mais moins que chez *Hoploaceratherium tetradactylum*. Deux morphotypes existent chez les formes actuelles. L'un, représenté par les espèces de *Rhinoceros*, possède un corps aplati, mais fortement plus élargi que chez *L. sansaniense* ; l'autre morphotype (*Diceros* et *Dicerorhinus*) montre un corps raccourci, très épais et non élargi. Chez ces derniers

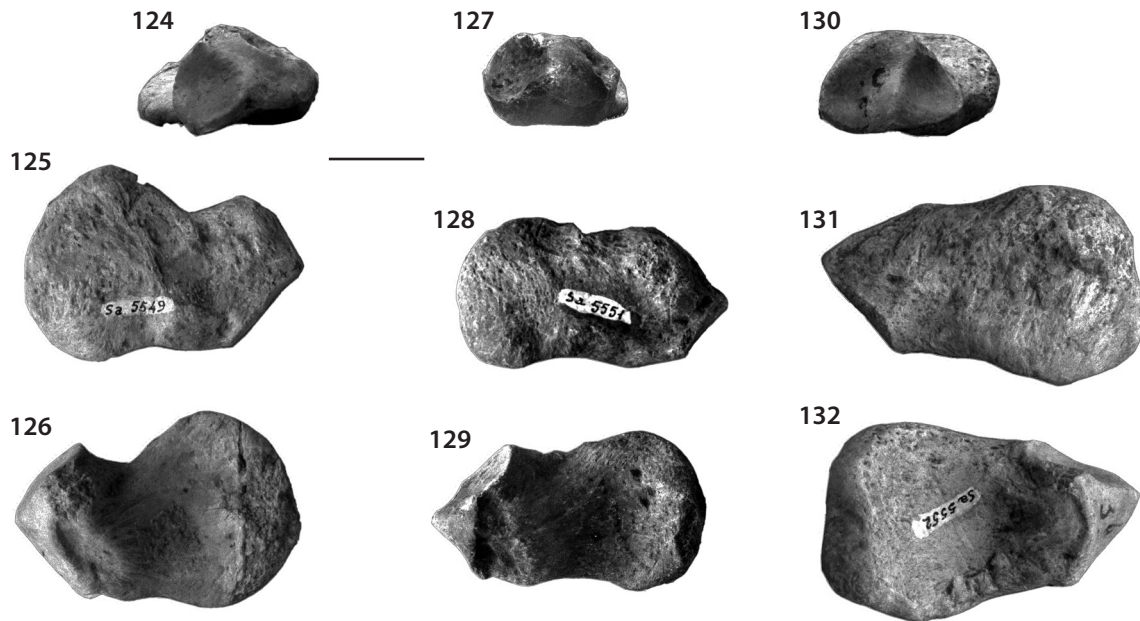
taxons, le col a une section non aplatie mais triangulaire. Le sillon plus ou moins net sur la face latérale qui marque le col chez les formes actuelles est absent chez *L. sansaniense* comme chez les acérathères. L'angle que font les facettes articulaires est plus aigu que chez les acérathères, en particulier du côté latéral. La facette pour l'ulna est plus concave, celle pour le pyramidal est convexe dans le sens diagonal et concave dans le sens vertical. Son bord médial forme un arc sur le tubercule médial qui est situé au centre, sans prolongation distale. L'angle des facettes est aussi aigu chez les formes actuelles, à l'exception de *Dicerorhinus* où il est plus obtus. Le tubercule latéral, fort chez *Dicerorhinus*, est aplati ou est absent chez les autres Rhinocerotini, comme chez *L. sansaniense*.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>						<i>A. (A.) simorrense</i>	<i>L. sansaniense</i>	
	max	moy	min	n	écart type	v%	Sa 5551, dr	Sa 5552, g	San 263, dr
DAP	61	59,3	58	7	1	1,7	57	68,5	61
H Caput	35	30,7	26	7	2,9	9,3	29	32	26,5
H Collum	36	29	23	7	4,5	22,7	26	31,5	27
H Corps	46,5	41,1	36	6	3,6	8,8	34	41,5	(36)
DT Caput	27	23,2	21	6	2,3	10	20	24	25
DT Collum	15	13	11	6	1,7	12,9	12	18	14,5
DT Corps	20,5	16,8	14	6	2,5	15	14	19	21

TABLEAU / TABLE 26

Dimensions du pisiforme des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes pour les abréviations.

Dimensions of the pisiform of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods for abbreviations.



FIGURES 124-132

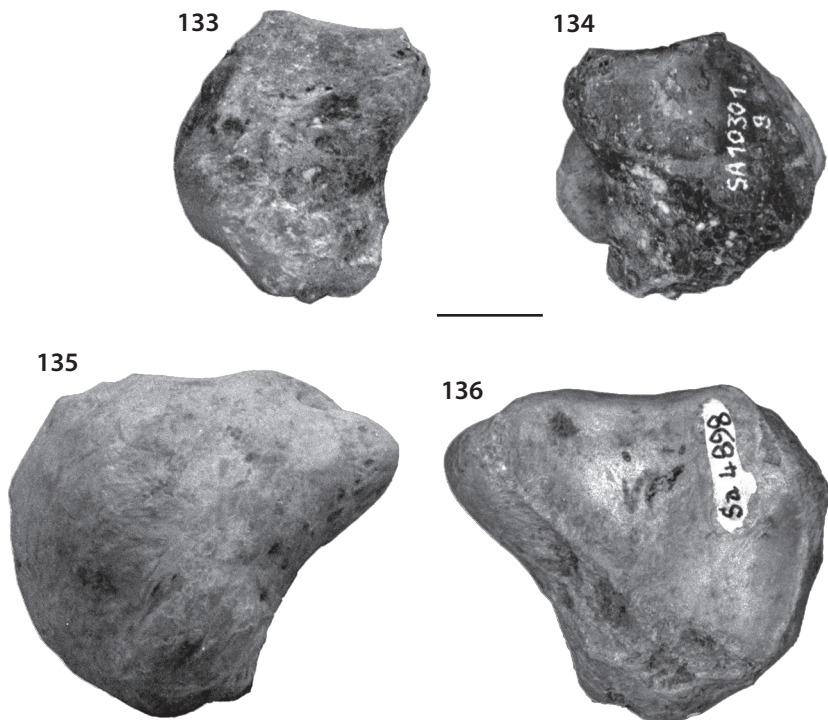
124-126, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Pisiforme gauche, MNHN Sa 5549, en vue proximale (124), latérale (125) et médiale (126). **127-129**, *Aceratherium (Alicornops) simorrense*. Pisiforme gauche, MNHN Sa 5551, en vue proximale (127), latérale (128) et médiale (129). **130-132**, *Lartetotherium sansaniense*. Pisiforme droit, MNHN Sa 5552, en vue proximale (130), latérale (131) et médiale (132). Échelle = 20 mm.

124-126, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Left pisiform, MNHN Sa 5549, in proximal (124), lateral (125), and medial (126) view. **127-129**, *Aceratherium (Alicornops) simorrense*. Left pisiform, MNHN Sa 5551, in proximal (127), lateral (128), and medial (129) view. **130-132**, *Lartetotherium sansaniense*. Right pisiform, MNHN Sa 5552, in proximal (130), lateral (131), and medial (132) view. Scale = 20 mm.

TRAPÈZE (Figures 133-136, Tableau 27)

Les trapèzes sont rares dans les collections, comme Guérin (1980: 100) l'a déjà mentionné. Ils sont très souvent confondus avec les sésamoïdes. La description de cet os est par conséquent relativement rare chez les formes fossiles. La forme du trapèze varie d'une forme triangulaire latéralement aplatie à une forme plus ou moins hémisphérique. La crête formée par les deux facettes articulaires a une position plus verticale que sagittale, si bien qu'elle constitue une bonne indication de l'axe vertical de l'os. La facette pour le scaphoïde est orientée médio-proximale. Elle est généralement convexe transversalement, peu concave dans le sens longitudinal. La facette latérale a une position verticale et peut être légèrement concave. Elle comprend l'articulation avec le trapézoïde et très souvent aussi celle avec le deuxième métacarpien. Ni les variations de cet os, ni les différences entre tribus ne sont déterminables.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM ET LES ACÉRATHÈRES — Je ne dispose que d'un spécimen appartenant à l'acérathère de Sansan, qui est du type hémisphérique comme chez l'actuel *D. sumatrensis*. La crête entre les deux facettes est rectiligne. La facette articulaire la plus petite est celle pour le scaphoïde: elle est convexe transversalement et concave verticalement, cette concavité n'existant pas chez *D. sumatrensis*. Chez *H. tetradactylum* la plus grande facette latérale s'étend aussi sur le deuxième métacarpien au contraire de celle du trapèze de *D. sumatrensis*. Elle est convexe et se prolonge distalement, la division en deux parties étant peu marquée. Trois tubérosités sont présentes: un petit tubercule du côté médial de la petite facette médio-proximale, et deux plus épais en position caudale et disto-médiale, avec pour conséquence un élargissement considérable de la partie distale de l'os. Le trapèze d'*A. incisivum* diffère fortement de celui de *H. tetradactylum*. Sa forme, modifiée par un tubercule distal proéminent, est plus proche de celle d'un triangle, sans être aplati latéralement. La facette pour le scaphoïde est plus grande que celle pour le trapézoïde, un trait unique chez les rhinocéros. Le trapèze des espèces de *Plesiaceratherium* est différent d'une espèce à l'autre. Le trapèze de *P. fahlbuschi* est semblable à celui de *H. tetradactylum*, à l'exception des tubérosités qui sont réunies pour former un gonflement postérieur, alors que le trapèze de *P. gracile* ressemble davantage à celui d'*Aceratherium incisivum*.



FIGURES 133-136

133-134, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Trapèze droit, MNHN Sa 10301g, en vue médiale (133) et latérale (134). **135-136**, *Lartetotherium sansaniense*. Trapèze droit, MNHN Sa 4898, en vue médiale (135) et latérale (136). Échelle = 10 mm.

133-134, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right trapezium, MNHN Sa 10301g, in medial (133) and lateral (134) view. **135-136**, *Lartetotherium sansaniense*. Right trapezium, MNHN Sa 4898, in medial (135) and lateral (136) view. Scale = 10 mm.

TABLEAU / TABLE 27

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

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

	<i>H. tetradactylum</i> Sa 10301g, dr	<i>L. sansaniense</i> Sa 4898, dr
H	21	34
DT	16,5	20
DAP	(25)	30

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Le contour du trapèze de *L. sansaniense* ressemble le plus à celui de *R. sondaicus*: il est triangulaire avec un tubercule proximal proéminent, mais il est moins aplati latéralement. La facette proximale est étroite et fortement convexe. La facette latérale pour le trapézoïde est grande et forme un angle. Elle est absente chez *D. sumatrensis* et *Diceros bicornis*. Le tubercule principal est dirigé distalement. Il a une position plus postérieure chez *R. sondaicus* et encore plus chez *Diceros bicornis*. Il se prolonge sur la face médiale comme un gonflement uniforme qui n'est pas étendu vers l'arrière.

TRAPÉZOÏDE (Figures 137-146, Tableau 28)

Quatre des faces de cet os parallélépipédique portent des facettes articulaires. Les facettes proximale et distale sont concaves antéro-postérieurement. Les facettes latérale et médiale sont plus ou moins plates, mais la partie postérieure de la facette latérale peut se courber vers le bas, ce qui réduit la largeur de la face inférieure. Le diamètre antéro-postérieur de l'os dépasse à peine celui des facettes. La face dorsale est normalement carrée; elle présente des tubérosités ou un renflement général. La face postérieure est haute et étroite. Le rétrécissement de la partie inférieure de l'os dépend du degré de courbure de la facette latérale. On trouve peu de différences constantes entre les tribus, la plupart des caractères de cet os étant liés aux proportions des os voisins. Un trait peu visible mais invariable est la concavité de la facette proximale qui caractérise les Rhinocerotini, tandis que cette facette est aplatie dans sa partie dorsale chez les acérathères et les brachyothères. La partie postérieure de la facette latérale est plus étendue et plus recourbée chez les acérathères que chez les Rhinocerotini, chez lesquels elle n'affecte pratiquement pas le contour de la face postérieure. Chez les Teleoceratini toute la facette latérale est oblique, dirigée latéro-distalement. La face postérieure est en forme de losange chez les Rhinocerotini, plus rétrécie vers le bas chez les acérathères et irrégulière chez les Teleoceratini. Le diamètre antéro-postérieur est fréquemment plus grand chez les Rhinocerotini que chez les acérathères, à l'exception de *Dicerorhinus sumatrensis* qui possède un trapézoïde haut et court.



FIGURES 137-146

137-140, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Trapézoïde droit du squelette A, MNHN Sa 10170-33, en vue crâniale (137) et latérale (138). Trapézoïde gauche, MNHN Sa 6444, en vue crâniale (139) et latérale (140). **141-142**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Trapézoïde droit, MNHN Sa 5569, en vue crâniale (141) et latérale (142). **143-144**, *Brachypotherium brachypus*. Trapézoïde gauche, MNHN Sa 5571, en vue crâniale (143) et latérale (144). **145-146**, *Lartetotherium sansaniense*. Trapézoïde gauche, MNHN Sa 5564, en vue crâniale (145) et latérale (146). Échelle = 20 mm.

137-140, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right trapezoid of the skeleton A, MNHN Sa 10170-33, in cranial (137) and lateral (138) view. Left trapezoid, MNHN Sa 6444, in cranial (139) and lateral (140) view. **141-142**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Right trapezoid, MNHN Sa 5569, in cranial (141) and lateral (142) view. **143-144**, *Brachypotherium brachypus*. Left trapezoid, MNHN Sa 5571, in cranial (143) and lateral (144) view. **145-146**, *Lartetotherium sansaniense*. Left trapezoid, MNHN Sa 5564, in cranial (145) and lateral (146) view. Scale = 20 mm.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Le trapézoïde de *Lartetotherium sansaniense* est bas, étroit et long, semblable à celui de *Coelodonta*, mais plus étroit que chez les espèces actuelles. La face dorsale a un contour irrégulier; elle est plus large proximale que distale. Le tubercule antérieur est un peu plus pointu que chez *H. tetradactylum* et plus fort que chez les espèces actuelles. La facette proximale est plus large que la facette distale, comme chez la plupart des rhinocéros actuels excepté *R. sondaicus*. Elle est ensellée mais sa courbure transversale est plus brève que chez *H. tetradactylum* et la plupart des espèces actuelles. Elle ressemble le plus à celle de *D. sumatrensis*. La facette ne se prolonge pas sur la face médiale. La concavité ne s'estompe pas vers le bord antérieur qui est haut et arqué. La facette distale est étroite et plus étirée vers l'arrière que chez les rhinocéros actuels. Sa concavité est moins forte que chez *H. tetradactylum* mais plus forte que chez les espèces actuelles. La convexité transversale est concentrée dans une carène étroite accompagnée par une faible concavité transversale sur les deux côtés ou seulement du côté médial. Cette condition est semblable à celle de certains acérathères et des rhinocéros actuels chez lesquels la convexité est plus étendue mais moins marquée. La facette pour le trapèze occupe plus de la moitié postérieure de la face médiale. La face latérale est occupée par la grande facette pour le magnum, dont la partie distale est fortement étirée vers l'arrière. Son bord postérieur est le point le plus plantaire de l'os. La facette est plate, seule la prolongation postérieure est légèrement courbée. Cette condition est proche de celle observée chez les espèces de *Rhinoceros* et *Dicerorhinus* chez lesquelles la partie postérieure de la grande facette est plus petite et toujours angulaire. La face postérieure est moins haute que la face dorsale, tandis que sa hauteur est presque égale voire un peu supérieure chez *H. tetradactylum* et chez la plupart des espèces vivantes. Seul *R. unicornis* montre une condition comparable. Cette face est inclinée de la même manière que chez *Coelodonta* et *Rhinoceros*.

BRACHYPOTHERIUM BRACHYPUS — Le trapézoïde de *Brachypotherium brachypus* est fortement comprimé proximo-distalement, sans présenter la condition extrême observée au sein de la tribu. Chez cette espèce, le trapézoïde est plus étroit que chez les autres brachyothères. La face dorsale est un peu plus large que haute, arrondie et bombée. La facette proximale est fortement courbée et en forme de selle. La concavité se transforme en une faible convexité vers l'avant. La courbure transversale est fortement convexe et se prolonge sur la face médiale jusqu'à atteindre la facette distale; la facette médiale pour le trapèze est donc absente. La facette distale est dépourvue d'arête; elle montre une convexité transversale forte et constante, et une faible concavité. La facette latérale est fortement inclinée, dirigée vers le bas à 45° antérieurement et à 30° en arrière, déplaçant partiellement la facette distale. La face plantaire verticale a par conséquent un contour en forme de lentille presque transversale.

RHINOCEROTIDAE INDÉTERMINÉ — Les collections du MNHN comprennent un spécimen, Sa 5568, qui ne peut être attribué à aucune des quatre espèces identifiées jusqu'à présent à Sansan. Ses dimensions sont clairement supérieures à celles des rhinocéros européens du Miocène moyen. Son grand diamètre antéro-postérieur rappelle le trapézoïde de *Lartetotherium sansaniense*, mais ce spécimen est plus large, se rapprochant en cela des Rhinocerotini modernes, spécialement de *R. sondaicus*. Chez la plus grande des espèces de Sansan, *Brachypotherium brachypus*, le trapézoïde est considérablement moins haut. La morphologie des facettes de ce spécimen indéterminé est comparable à celle des facettes du trapézoïde des Rhinocerotini modernes. En raison de ses différences avec toutes les espèces de Sansan, il est vraisemblable que ce spécimen ne provienne pas de Sansan, mais d'une localité du Miocène supérieur ou même du Pleistocène.

MAGNUM (Figures 147-158, Tableau 29)

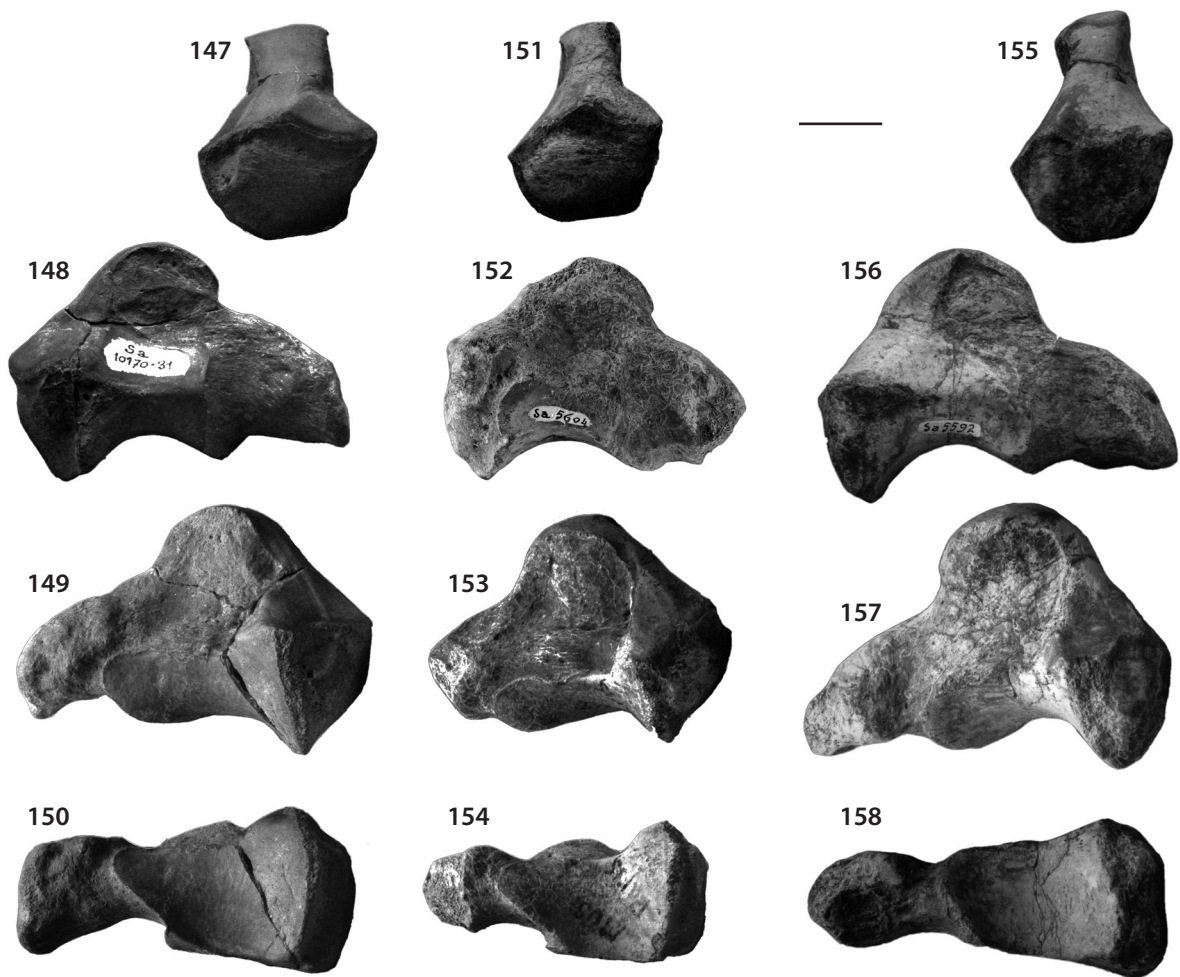
Le magnum est caractérisé par un processus plantaire long et par une bosse proximale portant la facette principale pour le semi-lunaire. Sa partie dorsale est basse et comprend six facettes articulaires distinctes. Le contour de la face dorsale varie selon le degré de raccourcissement de la patte. La facette scaphoïdienne occupe la plus grande partie du bord supérieur de la face dorsale. Elle a un contour triangulaire et est convexe antéro-postérieurement. Elle se prolonge parfois un peu sur la bosse proximale. La facette pour le semi-lunaire, qui occupe la bosse proximale, se prolonge vers l'avant par une bande étroite et tournée qui forme avec la facette scaphoïdienne une carène rectangulaire ou obtuse au

bord dorsal. Elle est séparée seulement par une ligne peu marquée de la facette pour l'onciforme, avec laquelle elle forme un plan oblique. La facette pour l'onciforme est peu profonde et orientée latéro-proximale. La facette médiale pour le trapézoïde forme une bande basse, située derrière la facette pour le scaphoïde qu'elle surmonte par une arête oblique. Elle est concave antéro-postérieurement et orientée légèrement vers le haut. Elle forme une arête indistincte ou bien marquée avec la facette pour le deuxième métacarpien (Mc II), qu'elle borde sur toute sa profondeur. La facette pour le Mc II forme une bande basse et profonde, très souvent convexe. Les extrémités des facettes sont donc souvent séparées par des incisions en avant et en arrière. La grande facette pour le Mc III occupe seule la face distale. Elle est plus profonde que toutes les autres facettes, excepté celle pour le semi-lunaire qui est d'égale profondeur. Elle occupe les deux tiers de la profondeur de l'os. Le tiers plantaire est formé par un processus étroit qui pointe en direction disto-plantaire et dont la forme est variable. Cet os est peu différent d'une tribu à l'autre. Chez les acérathères la profondeur des facettes médiales et distales est généralement un peu inférieure à ce qui est observé chez les Rhinocerotini. La facette pour le scaphoïde est plus large chez les Rhinocerotini. Les brachypothères sont caractérisés par une face dorsale carrée, plus large que haute. Aucun des spécimens de Sansan étudiés n'a pu être attribué à *B. brachypus*.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM ET LES ACÉRATHÈRES — Le magnum de *Hoploaceratherium* ne montre pas les traits les plus évolués des acérathères. La face dorsale est étroite avec un angle à peu près rectangulaire entre les bords antérieurs des facettes pour le scaphoïde et le semi-lunaire. Le contour dorsal est pentagonal, aussi haut que large. Chez *Plesiaceratherium* spp. la hauteur est supérieure. Chez les espèces d'*Aceratherium* et *Chilotherium* la face dorsale du magnum est basse, avec un angle supérieur obtus. Les tubérosités de la face dorsale sont variables en forme et nombre, mais comportent très souvent un gros tubercule latéral, parfois aussi un plus petit dans l'angle médio-proximal. Chez la plupart des autres acérathères ce petit tubercule est situé plus bas. Chez *Hoploaceratherium tetractylum* la facette pour le scaphoïde est petite avec une faible concavité transversale. L'axe de la courbure convexe descend médialement selon un angle d'environ 20°. Son extension du côté de la bosse est plus étroite et plus courte que chez tous les autres acérathères. La facette pour le semi-lunaire est très profonde, comme chez *Plesiaceratherium*. Chez les genres plus modernes elle est raccourcie à l'arrière et sa courbure est plus marquée et comparable à ce qui est observé chez les brachypothères. La facette pour l'onciforme est moins inclinée que chez *Plesiaceratherium*. Elle forme un plan commun avec la partie antérieure de la facette pour le semi-lunaire, tandis que ces facettes forment un angle obtus chez *Aceratherium*. La profondeur de la facette est variable, égale ou supérieure à celle observée chez *Plesiaceratherium*, inférieure à celle de la facette pour l'onciforme du magnum d'*Aceratherium* et *Chilotherium*. La facette médiale pour le trapézoïde est courte et haute, formant une extension proximale du côté médial de la bosse; celle-ci est plus haute que chez tous les autres acérathères. Elle est concave dans le sens antéro-postérieur. Dans le sens vertical seule l'extension proximale est concave. Comme chez *Plesiaceratherium* le bord distal est moins coudé contre la facette pour le Mc II que chez *Aceratherium* et *Chilotherium*. Les facettes sont séparées antérieurement par une incision plus profonde que chez *Plesiaceratherium*, moins forte que chez *Aceratherium*. La facette pour le Mc II est presque verticale et sans courbure comme chez la plupart des acérathères. La grande facette pour le Mc III est plus large que chez *Plesiaceratherium*, mais plus étroite que chez les acérathères plus évolués. Elle possède deux indentations sur le bord postérieur des facettes médiale et latérale. La facette est fortement concave antéro-postérieurement. Sa convexité transversale est moins forte. Elle ne disparaît pas vers l'arrière comme chez la plupart des autres acérathères. La partie postérieure se tourne légèrement en direction latérale. Le processus est large et bas. Sa surface proximale forme une tubérosité aplatie, séparée de la bosse par un sillon. Ses bords médial et plantaire sont plus épais que chez les autres acérathères.

ACERATHERIUM (ALICORNOPS) SIMORRENSE — Trois spécimens sont attribués à cette espèce, sur la base d'une taille plus faible et un angle plus accentué entre les facettes médiales que chez *Hoploaceratherium*. La facette pour le scaphoïde a une prolongation postérieure plus large et plus longue, qui ne fait pas d'angle avec la partie antérieure. Par ces caractères *A. (A.) simorrense* se rapproche d'*Aceratherium incisivum*. Le processus plantaire n'a pas de sillon entre la bosse et le gonflement proximo-plantaire. Les autres caractères sont semblables à ceux de *Hoploaceratherium tetractylum*.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Le magnum de *Lartetotherium sansaniense*, un des Rhinocerotini les plus primitifs, diffère peu de celui de *Hoploaceratherium tetradactylum*. La face dorsale est pentagonale, un peu plus large que haute, comparable à ce que l'on observe chez *Coelodonta*. La facette pour le scaphoïde est plus large que chez *H. tetradactylum*. Son appendice postérieur est orienté plus médialement que chez ce genre. Au sein des rhinocéros actuels, seul *D. sumatrensis* a un magnum pourvu d'un appendice dirigé plus dorsalement comme chez les acérathères. La faible concavité transversale de la facette est plus accentuée chez les formes actuelles. La facette pour le semi-lunaire est profonde, descendant en arrière jusqu'à la base de la bosse. Sa partie dorsale est orientée latéro-proximale. La facette pour l'onciforme a un contour de losange et n'est pas courbée. Sa profondeur varie légèrement, comme chez les espèces actuelles. Les facettes médiales sont plus profondes que chez les espèces actuelles, comparables en cela à *Coelodonta*.



FIGURES 147-158

147-150, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Magnum droit du squelette A, MNHN Sa 10170-31, en vue crâniale (147), médiale (148), latérale (149) et distale (150). 151-154, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Magnum droit, MNHN Sa 5604, en vue crâniale (151), médiale (152), latérale (153) et distale (154). 155-158, *Lartetotherium sansaniense*. Magnum droit, MNHN Sa 5592, en vue crâniale (155), médiale (156), latérale (157) et distale (158). Échelle = 20 mm.

147-150, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right magnum of the skeleton A, MNHN Sa 10170-31, in cranial (147), medial (148), lateral (149), and distal (150) view. 151-154, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Right magnum, MNHN Sa 5604, in cranial (151), medial (152), lateral (153), and distal (154) view. 155-158, *Lartetotherium sansaniense*. Right magnum, MNHN Sa 5592, in cranial (155), medial (156), lateral (157), and distal (158) view. Scale = 20 mm.

TABLEAU / TABLE 29

Dimensions du magnum des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 et 23 pour les abréviations.

Dimensions of the magnum of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 and 23 for abbreviations.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>							<i>A. (A.) simorreense</i>			<i>Lartetotherium sansaniense</i>					
	Sq A Sa 10170-31					écart type	v%	Sa 5579	Sa 13490	Sa 5604					écart type	v%
	dr.	max	moy	min	n			dr	g	dr	max	moy	min	n		
DAP maximal	80,5	88,5	80,6	73	15	4,8	5,9	81	82,5	-	84,5	81,7	80	6	1,8	2,2
H maximale	55	63	56,1	48	14	4,1	7,3	53	54,5	-	60	56,4	52,5	5	3,1	5,5
H articulation	54,5	61	55,3	48	19	3,3	6,1	52,5	51,5	50	58	53,5	50	7	3	5,6
H dorsale	35,5	40	35,1	31	26	2,3	6,6	33	33,5	33	35	32,6	31	9	1,3	4,1
DT dorsal	42,5	46	40,5	37	23	2,6	6,3	39	39	37	41	38,7	35	9	2,3	5,9
DT processus	31,5	38,5	28,8	24	12	4	13,9	(24)	25	(21)	27	25,6	24	5	1,3	5,7
DT fac. dist.	39	42	35,6	29,5	23	2,9	8,1	33	32,5	35	36	33,2	31,5	9	1,8	4,9
DAP fac. dist.	50	50	40,6	34	22	4,2	10,4	43	43	41	42,5	40,4	37,5	8	2,4	5,9
DAP fac. trap.	36	38	32,3	25	21	3,4	10,3	33	33,5	33	40	37,4	35	8	1,7	4,4
DAP fac. MC II	33	33,5	28,6	24,5	25	2,4	8,3	27	29	29,5	40,5	36,6	33	8	2,7	7,4

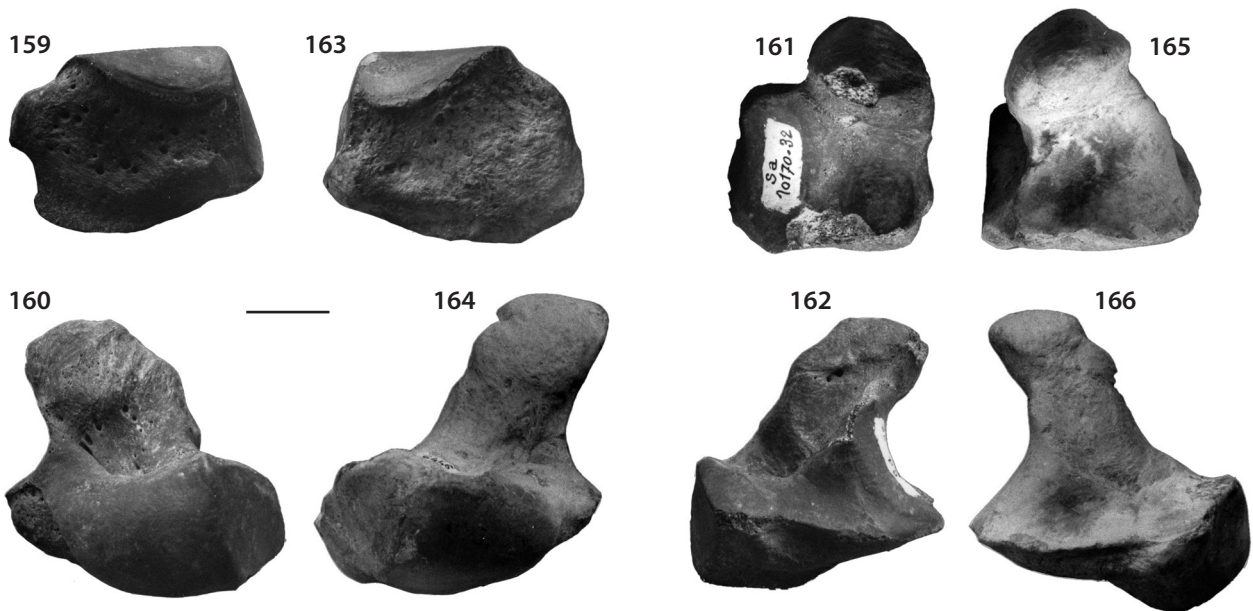
La concavité de la facette pour le trapézoïde est un peu plus accentuée que chez les formes actuelles. Une échancrure profonde du bord antérieur sépare les extrémités antérieures des facettes ne formant pas d'arête au niveau de leur bord commun. Chez les formes actuelles cette échancrure est peu profonde sauf chez *D. sumatrensis*, dont les facettes forment un angle comme chez les acérathères évolués. La facette pour le Mc II s'étend plus fortement vers l'arrière que celle pour le trapézoïde, comme chez *Coelodonta* et *Diceros*. Chez les autres formes elle ne dépasse pas la facette pour le trapézoïde. Comme chez *Dicerorhinus* sa convexité antéro-postérieure est moins forte que chez *Rhinoceros* et *Diceros*. La facette distale pour le Mc III est plus profonde que chez les acérathères et la plupart des formes vivantes. La convexité transversale est moins forte que chez *Hoploaceratherium*, *Dicerorhinus* et *Rhinoceros*. Elle s'estompe vers l'arrière comme chez *Diceros*. Comme chez les Rhinocerotini en général, il existe une indentation latérale sous le bord postérieur de la facette pour l'onciforme. La partie postérieure est orientée un peu plus latéralement que chez *Hoploaceratherium*, mais moins que chez *Dicerorhinus*. Le processus postérieur a une crête marginale plus aiguë que chez *Hoploaceratherium*. Son gonflement est élargi et aplati comme chez *Hoploaceratherium* et *R. sondaicus*. Toutes les autres formes actuelles ont un processus arrondi et plus étroit. Un sillon est présent entre ce gonflement et la bosse seulement chez *Lartetotherium* et *Dicerorhinus*.

ONCIFORME (Figures 159-166, Tableau 30)

L'onciforme a une grande tête entourée de facettes articulaires. Les facettes présentes sur la face proximale s'articulent au semi-lunaire et au pyramidal, celles présentes sur la face distale sont destinées au magnum et aux trois métacarpiens latéraux. La facette principale supérieure pour le pyramidal est triangulaire avec un angle latéral arrondi. Elle est plus large que profonde et présente une courbure cylindrique avec un axe transversal descendant plus ou moins vers l'extérieur. La facette peut se prolonger par une bande étroite et concave jusqu'au bord latéral, où elle entre en contact avec la facette pour le Mc V. La facette mineure pour le semi-lunaire a un contour en forme de losange et est peu convexe; elle peut être faiblement concave transversalement. Les deux facettes forment un angle droit ou obtus. Les facettes distales forment une surface continue. Dans la partie médiale la facette pour le magnum, en forme de losange, est plate. Sa surface se poursuit par la facette pour le Mc III, également peu profonde; elle est concave transversalement, parfois formant un talon abrupt. La facette pour le Mc IV est la plus grande; elle est courbée en forme de selle, convexe dans le sens transversal et concave dans le sens antéro-postérieur. Elle est plus profonde que large. La facette pour le Mc V est plus étroite, mais à la

même profondeur que la précédente. Elle est fortement concave, mais sans courbure transversale. Les deux facettes sont séparées très souvent par un large sillon. La face dorsale peut porter deux tubercules, un petit, médial, et un plus grand, latéral. La face postérieure porte un processus plus ou moins bombé, étiré selon une direction disto-plantaire. Il est moins long que celui du magnum. L'onciforme est l'os le plus uniforme du carpe. Aucun de ses caractères ne reflète la diversité observée concernant la réduction du métacarpien latéral. La crête entre les facettes proximales est plus obtuse et plus courbée chez les Rhinocerotinae que chez les Aceratheriinae, mais il existe des exceptions comme *D. sumatrensis*. Un caractère très variable est la formation de l'extension latérale de la facette pour le pyramidal, observée plus souvent chez les Rhinocerotini que chez les Aceratheriinae. Les tubercules de la face dorsale sont moins développés chez la plupart des Rhinocerotini que chez les Aceratheriinae.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM ET LES ACERATHERINI — L'onciforme de *Hoploaceratherium* préserve les caractères les plus primitifs connus chez les acérathères. Ainsi les facettes proximales sont fortement anguleuses, la facette médiale plus oblique et moins concave que chez les acérathères évolués (e.g., *Aceratherium* et *Chilotherium*). Comme chez *Aceratherium* la facette pour le pyramidal est plus large que chez *Plesiaceratherium*, tandis qu'elle est plus étroite chez *Chilotherium*. L'extension latérale est rarement présente, comme chez *Aceratherium*; elle n'existe pas chez la plupart des acérathères. Transversalement cette surface est rectiligne ou faiblement convexe. La facette pour le magnum est très étroite. Le contact avec le Mc III est faiblement développé. La concavité de la facette pour le Mc III



FIGURES 159-166

159-162, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Onciforme droit du squelette A, MNHN Sa 10170-32, en vue crâniale (159), vue proximale, côté crânial vers la bas (160), vue latéro-distale, côté crânial vers le bas (161) et vue médio-distale, côté crânial vers le bas (162). **163-166**, *Lartetotherium sansaniense*. Onciforme gauche, MNHN Sa 6446, en vue crâniale (163), vue proximale, côté crânial vers la bas (164), vue latéro-distale, côté crânial vers le bas (165) et vue médio-distale, côté crânial vers le bas (166). Échelle= 20 mm.

159-162, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right unciform of the skeleton A, MNHN Sa 10170-32, in cranial view (159), proximal view, cranial side downward (160), laterodistal view, cranial side downward (161), and mediolateral view, cranial side downward (162). **163-166**, *Lartetotherium sansaniense*. Left unciform, MNHN Sa 6446, in cranial view (163), proximal view, cranial side downward (164), laterodistal view, cranial side downward (165), and mediolateral view, cranial side downward (166). Scale = 20 mm.

est moins marquée que chez *Plesiaceratherium* mais plus marquée que chez *Lartetotherium sansaniense* et tous les acérathères plus récents. La facette distale principale pour le Mc IV est plus fortement convexe transversalement que chez les autres acérathères, mais moins fortement que chez *L. sansaniense*. Elle est concave dans le sens antéro-postérieur, cette concavité diminuant vers l'avant où la facette devient même légèrement convexe. Chez *Aceratherium* et *Chilotherium* cette concavité est limitée à la partie postérieure de la facette; chez *Plesiaceratherium* sa présence et son extension sont plus constantes. Une large dépression sépare la facette pour le Mc V de la précédente. Elle est fortement concave dans le sens antéro-postérieur mais ne montre aucune courbure transversale. Elle est aussi profonde que la précédente mais située un peu plus en arrière et dirigée latéro-distalement. Son bord médial est parallèle à la partie latérale de la facette voisine comme chez *Plesiaceratherium*, tandis qu'elle est plus inclinée vers l'extérieur chez *Aceratherium* et *Chilotherium*. Chez ces genres elle est plus étroite et moins concave que chez *Hoploaceratherium*. La face dorsale porte deux tubercules, dont le médial est situé plus bas que chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium*, comparable à *Chilotherium*. Le tubercule latéral est gonflé comme chez *Plesiaceratherium*, mais il est plus variable. Le processus plantaire est plus court et plus large que chez *Plesiaceratherium*. Son extrémité libre est moins profonde que la moitié de la facette distale. Sa surface proximale forme une arête rugueuse qui se dirige vers l'angle entre les deux facettes proximales. Chez les acérathères plus modernes le processus est plus pointu et étroit. L'arête proximale est absente chez *Aceratherium*.

ACERATHERIUM (ALICORNOPS) SIMORRENSE — Les différences morphologiques entre les deux acérathères de Sansan ne sont pas suffisantes pour distinguer clairement les oncifomes de l'une de ceux de l'autre espèce. J'ai cependant attribué provisoirement à *A. (Alicornops) simorrense* quelques spécimens pourvus d'une facette pour le semi-lunaire plus convexe et d'une facette pour le pyramidal plus large que chez *H. tetradactylum*. Compte tenu de la variabilité, je considère que les autres caractères relevés sur ces spécimens sont semblables à ceux des oncifomes de *H. tetradactylum*. Leur taille est également semblable.

TABLEAU / TABLE 30

Dimensions de l'oncifome des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: fac.: facette; semi.: semi-lunaire; pyr.: pyramidal.
 Dimensions of the unciform of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: fac. facet; semi.: semilunar; pyr.: pyramidal.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>							<i>A. (A.) simorrense</i> ou <i>H. tetradactylum</i>						<i>Lartetotherium sansaniense</i>						<i>B. brachypus</i> Sa 5625
	Sq A																	g		
	Sa 10170-32	max	moy	min	n	écart type	v%	max	moy	min	n	écart type	v%	max	moy	min	n	écart type	v%	
DAP absolu	71	78,5	71,4	67	15	2,4	3,8	76,5	74,2	72	3	2,3	3	83	77,9	71,5	7	3,5	4,5	-
DAP anatomique	55,5	60,5	54,4	48	16	3	5,5	58	54,8	51,5	4	2,9	5,2	63	59,1	53	7	3,2	5,4	-
DT dorsal	62,5	68	59,3	54	24	2,7	4,5	62	58,8	55	5	3	5,1	65	60,2	55,5	10	3,5	5,8	59,5
H dorsale	45,5	54	47,7	43,5	25	2,8	5,9	49,5	48	47	5	0,9	1,9	56	48	44	11	3,8	8	44
DT fac. pyr.	38,5	42	34,9	31	21	2,9	6,5	41	36	33	5	3,2	8,9	40	34,5	31	8	3,8	11,1	38
DAP fac. pyr.	31	31	28,2	25	21	2,7	6	29	27,6	26	4	1,6	5	30,5	28,5	25	9	1,9	6,6	36,5
DT fac. semi.	31	33	28,5	24	23	2,1	7,5	30	29,3	28,5	4	0,9	3	35	28,7	24,5	9	3,2	11,3	26
DAP fac. semi.	31	31	27,5	24,5	22	1,7	6,8	29,5	28	26,5	3	1,5	5,4	31,5	28,4	25,5	8	2,4	8,6	33
DT fac. MC IV	23,5	30,5	25,4	20	23	3	11,8	27,5	25,9	23,5	5	1,7	6,6	35,5	30,1	25	9	4	13,4	-
DAP fac. MC IV	36	38	32,7	24,5	16	3,4	10,3	37,5	35,3	33,5	4	1,8	5,2	38	33,4	29	8	3,2	9,7	-
DT fac. MCV	20,5	23,5	18,8	13,5	20	2,7	14,1	19	17	15	4	1,8	10,7	22	16,6	14,5	9	2,6	15,9	-
DAP fac. MCV	26	32	27,1	16	16	3,5	12,9	29	28,8	28,5	3	0,3	1	32	26,1	21,5	7	3,1	12	-

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Sur l'onciforme de *L. sansaniense*, la facette pour le pyramidal porte généralement un processus latéro-plantaire qui s'étend jusqu'au bord proximal des facettes distales. C'est un caractère bien marqué mais variable puisque le processus est absent sur certains spécimens. La facette pour le pyramidal est plane transversalement ou légèrement concave comme chez les formes actuelles. La convexité antéro-postérieure est forte. La facette pour le semi-lunaire est moins convexe que la précédente et faiblement concave transversalement près du bord antérieur. Vers le bord postérieur la convexité augmente fortement. Chez la plupart des formes plus récentes cette facette est plus large et moins profonde, avec une concavité dorsale. La facette distale pour le magnum n'offre pas des caractères distinctifs. Celle pour le Mc III n'est pas concave dans le sens transversal mais dans le sens antéro-postérieur, comme chez *Dicerorhinus*. Chez les autres Rhinocerotini la concavité est diagonale, comme chez les acérathères. La facette principale pour le Mc IV est fortement convexe transversalement, comme chez la plupart des formes plus récentes, sauf *Dicerorhinus*. Sa concavité est forte vers l'arrière mais disparaît dans la moitié dorsale. C'est le type de courbure que l'on trouve chez *Rhinoceros unicornis* et *Stephanorhinus*. Chez les autres formes modernes elle est généralement peu concave. La facette pour le rudiment de Mc V est orientée latéralement. Elle peut être complète et profonde avec une forte concavité antéro-postérieure ou, moins souvent, réduite à sa partie dorsale et sans courbure. Elle est large et bien séparée de la facette voisine par une dépression plus petite que chez *Hoploaceratherium*. La partie postérieure de la facette n'est complètement conservée que chez *Diceros*. La face dorsale présente un tubercule latéral plus petit que chez *Hoploaceratherium* et bien séparé des facettes proximales et distales. Le tubercule médial est dans une position haute, dans l'angle médial entre les facettes proximales et distales. Le processus plantaire est plus étroit et plus long que chez *Hoploaceratherium tetradactylum*. Son arête proximale est moins forte que chez cette dernière et située plus médialement. Elle est plus faible chez *Diceros* et presque absente chez les autres formes modernes.

BRACHYPOTHERIUM BRACHYPUS — Dans le matériel étudié de Sansan, l'onciforme de cette espèce n'est représentée que par un fragment dorsal. Il montre la morphologie générale des brachypothères avec deux facettes proximales concaves transversalement et formant un angle droit. Cet angle est plus obtus chez les autres Teleoceratini. Les facettes sont moins larges et plus profondes que chez les autres tribus. Leur convexité est faible, mais plus forte que chez *Teleoceras*. Il n'existe pas d'extension latérale de la facette pour le pyramidal. Les facettes distales forment une courbure convexe continue, sans concavité ou talon. Seule la facette pour le Mc V forme un angle avec celle pour le Mc IV. Les deux facettes médiales sont plus profondes que chez les autres tribus. La face dorsale est plus haute que chez les Teleoceratini contemporains ou plus récents. Le tubercule médial est plus marqué, le latéral est moins renflé que chez les autres Teleoceratini et les autres tribus.

MÉTACARPE

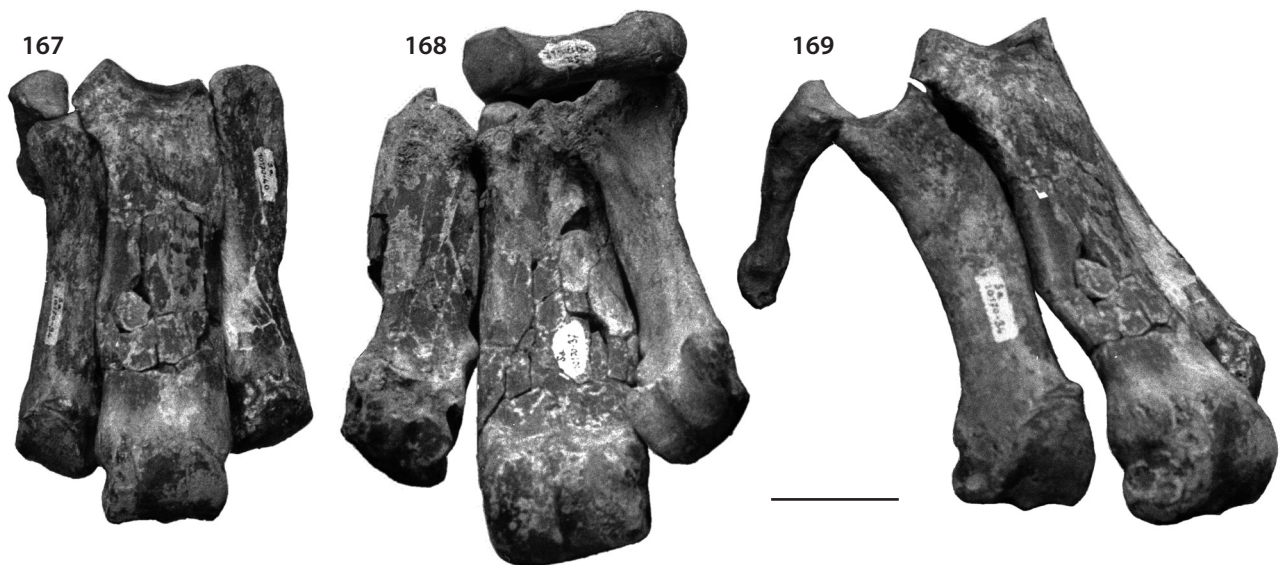
Les métacarpiens sont bien conservés à Sansan alors qu'ils sont souvent fragmentaires dans d'autres localités. Ses parties proximales sont faciles à déterminer et comparables aux os du carpe, mais ses corps et épiphyses distaux n'offrent que des caractères peu distinctifs. Pendant le Miocène moyen coexistaient en Europe des rhinocéros avec des pattes antérieures à quatre doigts et d'autres à pattes tridactyles. Seules des formes tridactyles ont survécu jusqu'à aujourd'hui. Les acérathères du Miocène moyen sont tétradactyles, les Rhinocerotini tridactyles et les Teleoceratini comprennent des espèces des deux types. Chez les formes tridactyles, le cinquième métacarpien est réduit à un bouton sans facette articulaire distale. Il ne sert que de surface d'attache pour des muscles et tendons. Ses facettes proximales sont aussi développées que chez les Mc V complets : la forme de ces facettes ne permet donc pas de déterminer si une forme a trois ou quatre doigts. L'hypothèse selon laquelle les premiers rhinocéros vrais étaient tridactyles est fondée sur la forme d'un quatrième métacarpien provenant de l'Éocène d'Amérique du Nord et décrit par Prothero *et al.* (1986). Cette hypothèse est en contradiction avec la Loi de Dollo sur l'irréversibilité de l'évolution ; il n'y a donc pas de raison de l'accepter. Parmi les rhinocéros du Miocène d'Europe occidentale on ne trouve pas de formes présentant une tendance plus accentuée de monodactylie. Chez toutes les formes miocènes, les métapodes forment un arc ouvert. Le deuxième et le quatrième métapodes sont peu tournés vers arrière et la patte est large. C'est la condition primitive des pattes.

DEUXIÈME MÉTACARPIEN (Figures 167-180, Tableau 31)

Le métacarpien médial, Mc II, est plus long et plus grêle que le latéral (Mc IV), mais plus court que le troisième. Il est peu courbé. Son extrémité proximale dépasse proximale de la face proximale du Mc III. La facette proximale a un contour trapézoïdale, le côté latéral étant le plus long. Cette facette est concave transversalement et convexe d'avant en arrière. La face médiale porte parfois une petite articulation avec le trapèze. Deux facettes profondes sont présentes sur la face latérale pour le magnum et le Mc III. Elles forment un plan commun ou un angle obtus. La surface dorsale du Mc II porte deux tubercules proximaux, dont le médial est fort, le latéral plus faible ou parfois absent. Le bord latéral est rugueux et épais, ce qui résulte des insertions tendineuses. Le bord médial forme une arête plus ou moins aiguë, qui commence au bord médial du tubercule médial et descend vers l'arrière, formant une crête proéminente dans l'angle médio-plantaire de la trochlée distale. La surface plantaire est dominée par un tubercule plantaire proximal prolongé par une ou deux crêtes longitudinales qui disparaissent distalement. La section du corps est triangulaire proximale, ovale distale. La trochlée distale est asymétrique et un peu inclinée. Son bord antérieur monte plus haut du côté médial. La crête sagittale sépare la partie médiale large de la partie latérale plus étroite et moins concave transversalement. La forte convexité décrit au maximum un demi-cercle. L'épicondyle latéral forme une dépression entourée de tubercules rugueux. L'épicondyle médial est plus variable et présente très souvent une dépression plus faible. Tous deux peuvent présenter des crêtes sur leur surface plantaire. Les caractères d'intérêt systématique sont situés sur la partie proximale. La forme du corps et de la trochlée reflète les proportions. On trouve la facette proximale la plus courbée chez les Rhinocerotinae, tandis que chez les Teleoceratini elle a tendance à perdre sa convexité. Le contour primitif formant un quadrilatère irrégulier est perdu chez les Teleoceratini évolués et chez *Chilotherium*. La facette pour le magnum varie dans son degré d'inclinaison. Elle est presque verticale ou orientée un peu proximale chez les Rhinocerotini. Chez les acérathères elle est plutôt oblique et peut être subparallèle à la facette proximale chez *Chilotherium*. Ce caractère apparaît plus tôt chez les Teleoceratini. Cette surface forme à l'origine une bande profonde. Son angle avec la facette distale pour le métacarpien voisin est très obtus ou nul. Chez la plupart des Rhinocerotini l'angle est moins obtus, mais chez les acérathères et les Teleoceratini l'angle peut être droit ou même aigu. La facette pour le Mc III peut être verticale ou orientée un peu vers le bas. Elle est moins profonde que la facette voisine, mais son bord dorsal s'étend plus en avant. Les Rhinocerotini montrent une tendance à la réduction de la partie postérieure de la facette et l'augmentation de la hauteur dans sa partie antérieure. Chez les acérathères la facette peut être réduite en hauteur, mais ne perd pas de sa profondeur. Chez les Teleoceratini elle peut être divisée en deux par une échancrure. La partie postérieure peut être réduite. La facette pour le trapèze varie d'une tribu à l'autre. Les rugosités de la face dorsale sont séparées par une distance étroite chez les acérathères et les Teleoceratini. Chez les Rhinocerotini elles sont plus distantes. La trochlée est plus convexe chez les Rhinocerotini que chez les acérathères et brachypothères.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM ET LES ACÉRATHÈRES — Le Mc II de *Hoploaceratherium tetractylum* a des proportions intermédiaires entre celui de *Plesiaceratherium*, plus long et plus grêle, et celui d'*Aceratherium*, qui est un peu plus court et plus trapu. Bien que correspondant à une tendance générale des acérathères, cela ne reflète pas une parenté directe. La facette terminale est concavo-convexe comme chez les deux genres mentionnés, le degré de courbure étant intermédiaire; on note une légère tendance à l'aplatissement. La dépression sagittale est courbée plus fortement en arrière qu'en avant. Le contour, plus profond que large, est presque carré, comme chez les deux genres comparés. Une petite facette pour le trapèze en forme de bordure étroite est souvent présente, alors qu'elle n'existe pas du tout chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium* et qu'elle est grande chez *A. (Alicornops)*. La facette latérale pour le magnum est plus oblique que chez *Plesiaceratherium*, mais très proche de celle du Mc II d'*Aceratherium incisivum*. Chez *A. (Alicornops)* elle est plus oblique, dirigée proximo-latéralement. La facette pour le Mc III est très variable. Elle forme un angle obtus avec la précédente et s'en distingue par une moindre profondeur. Sa hauteur est variable. Sa courbure est concave dans le sens antéro-postérieur. Ces caractères sont semblables chez les espèces d'*Aceratherium*, chez lesquelles on trouve, comme parfois chez *Hoploaceratherium*, une échancrure divisant la facette. Chez *Plesiaceratherium* la facette est réduite à une étroite bordure située dans le même plan que la facette pour le magnum ou est totalement absente.

Les deux tubérosités de la face dorsale sont séparées par un sillon étroit. La tubérosité latérale, dans une position haute, est au contact des facettes articulaires; la tubérosité médiale est étirée vers le bas et son bord proximal forme un fort tubercule dirigé vers l'extérieur, qui est plus bas que le bord de la facette proximale. On trouve des rugosités semblables chez les autres acérathères, mais leur division est moins prononcée chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium*. Le tubercule plantaire est variable; il peut être plus proéminent que chez *Aceratherium* et *Plesiaceratherium*. Il est souvent plus proche de la facette proximale. Il ne possède pas d'arêtes du côté médial, mais il peut être soudé aux rugosités latérales. Il est semblable chez *Plesiaceratherium*, mais porte une forte crête médiane qui se termine sous le milieu du corps chez *Aceratherium*. Cette région porte quelques rugosités isolées chez *Hoploaceratherium*. Les rugosités latérales sont variables selon l'âge et la robustesse de l'individu. Elles s'interrompent dans la moitié distale du corps, aux deux tiers de la longueur environ. Chez *Plesiaceratherium* elles sont souvent continues, chez *Aceratherium* et *Chilotherium* l'intervalle où elles sont présentes est situé plus haut sur le corps. Dans la moitié proximale du corps, un petit foramen nourricier est souvent présent au bord postérieur de ces rugosités; ce foramen est également fréquent chez les autres acérathères. La marge médiale est épaisse et rugueuse dans la moitié proximale de l'os, aiguë dans la moitié distale où elle prend la forme d'une crête prononcée qui prend fin dans l'angle postéro-médial de la trochlée, où elle rencontre une crête horizontale de l'épicondyle médial. On trouve une morphologie semblable chez les autres acérathères, mais la crête de l'épicondyle y est moins distincte. La trochlée distale s'élargit graduellement vers l'arrière. Elle présente une courbure irrégulière. Elle est plus convexe en arrière où elle est orientée verticalement. Dans cette partie elle porte une carène obtuse s'écartant très peu du milieu de la trochlée. Les facettes pour les sésamoïdes sont bien distinctes. La facette médiale est plus allongée vers l'avant que la facette latérale. Le bord postérieur est coupé en travers, avec une incision médiale. Cette condition est semblable chez *Plesiaceratherium*. La partie antérieure de la trochlée est moins convexe que la partie postérieure et son bord antérieur n'atteint pas une direction verticale. Elle est plus large que chez la plupart des acérathères, chez lesquels elle est prolongée par une pointe arrondie proéminente latéralement. L'épicondyle médial est peu saillant. Il est formé d'une arête horizontale sur une dépression peu profonde, comme chez *Plesiaceratherium*, mais qui est plus marquée



FIGURES 167-169

Hoploaceratherium tetradactylum. Métacarpe droit du squelette A, MNHN Sa 10170, en vue crâniale (167), caudale (168) et crâniolatérale (169). Échelle = 50 mm.
Hoploaceratherium tetradactylum. Right metacarpus of the skeleton A, MNHN Sa 10170, in cranial (167), caudal (168), and craniolateral (169) view. Scale = 50 mm.

chez la plupart des autres acérathères. L'épicondyle latéral est largement occupé par une dépression centrale, surmontée de rugosités ou tubercules plus ou moins développés. Cette condition est semblable chez *Plesiaceratherium*. La face postérieure est moins creusée que chez *Aceratherium* ou encore moins que chez *Chilotherium*; elle est comparable chez *Plesiaceratherium*. Le bord antérieur de la trochlée surmonte davantage la face dorsale de l'os que chez les autres acérathères. Comme chez *Plesiaceratherium*, cette face est dépourvue de rugosités dans sa partie distale.

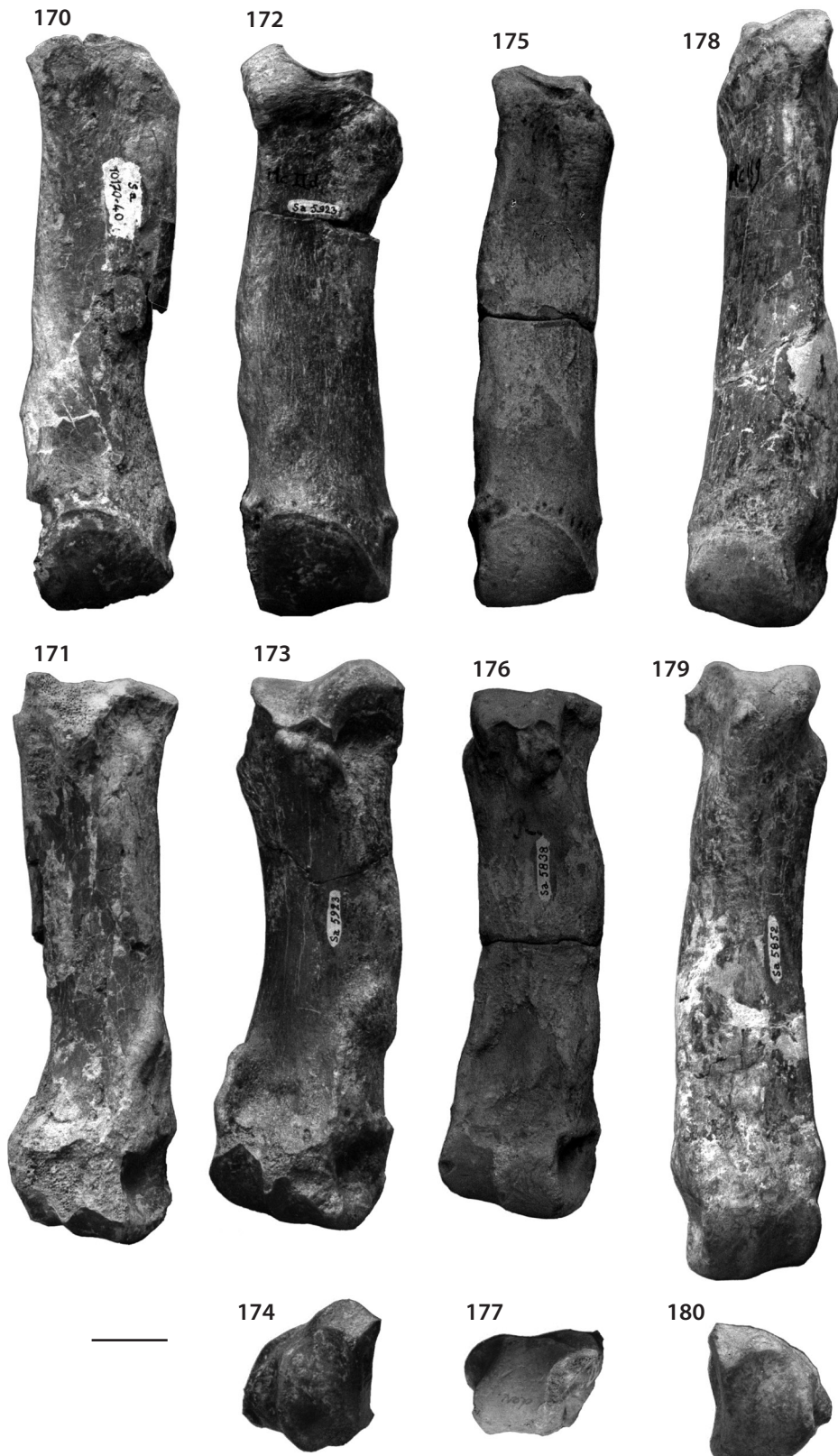
ACERATHERIUM (ALICORNOPS) SIMORRENSE — Le Mc II d'A. (*A.*) *simorrense* se distingue peu de celui de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Les deux spécimens attribués à l'espèce en diffèrent principalement par la forme des facettes proximales. La facette terminale est peu profonde. Son bord postérieur est coupé transversalement par des incisions sur les bords latéral et médial. La facette médiale pour le trapèze est grande et fortement déplacée vers l'arrière, surmontant le bord postérieur de la facette terminale. Cette condition est semblable chez *Mesaceratherium*. La facette pour le magnum est étirée plus en arrière que la facette terminale. Elle est plus oblique et plus étroite que chez *H. tetradactylum*, avec un angle peu obtus avec la facette pour le Mc III. Celle-ci est divisée par une échancrure distale, comme sur quelques spécimens de *H. tetradactylum*. Le tubercule médial de la face dorsale est un peu plus haut et le tubercule plantaire est sensiblement plus distant de la facette terminale que chez cette espèce. Ce dernier tubercule porte une faible arête médiane sur l'un des spécimens, comme chez *Aceratherium incisivum*. Les autres caractères sont dans les limites de variation observées chez *H. tetradactylum*. Le Mc II Sa 15633 montre une morphologie intermédiaire entre celle du Mc II d'A. (*Alicornops*) et celle du Mc II de *Hoploaceratherium*. Sa facette terminale a un bord postérieur élevé, différant de ce qu'on observe d'ordinaire chez ces deux genres. De convexe, cette facette devient concave vers l'arrière, une condition unique chez les Rhinocerotidae. La facette pour le magnum est très étroite et, malgré son bord distal fortement angulaire, présente une orientation proche de la verticale. La facette pour le troisième métacarpien est haute et non divisée.

TABLEAU / TABLE 31

Dimensions du Mc II des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: fac.: facette.

Dimensions of the Mc II of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: fac.: facet.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>							<i>A. (A.) simorrense</i>		<i>Lartetotherium sansaniense</i>					
	Sq A, dr Sa 10170-40	max	moy	min	n	écart type	v%	Sa 5839 dr	Sa 5838 dr	max	moy	min	n	écart type	v%
L maximale	-	158	150,3	145	13	3,9	2,6	-	-	164	163	162	2	1	0,6
L anatomique	-	153	145,2	140	14	4	2,8	146	141,5	160,5	160,3	160	2	0,25	0,2
DT proximal	42,5	48	43,6	40,5	18	1,9	4,4	40	38	43,5	39,5	37	5	2,7	6,8
DAP proximal	(32)	34,5	32,6	30	18	1,3	4,1	-	29	36,5	34,7	32	5	1,8	5,2
DT fac. prox.	-	33	30,3	25	17	2,3	7,7	(25)	30	31	29,6	28	5	1,2	4
DAP fac. prox.	-	33	31,4	27,5	15	1,6	5,3	-	28,5	36,5	34,3	31,5	5	2	5,9
DAP fac. magnum	-	34	30	26	15	2,3	7,8	-	26,5	36,5	34,5	33	4	1,6	4,6
H fac. magnum	-	16,5	13,1	11	17	1,6	12,1	9,5	8	13,5	12,1	11	5	1	7,9
DAP fac. Mc III	-	28,5	23,6	13	15	4,7	19,8	-	25	19,5	17,5	14,5	5	2,2	12,3
H fac. Mc III	-	12	8,6	2,5	18	2,2	25,6	8	8,5	14	12	10	5	1,4	11,8
H fac. trapèze	-	7,5	2,5	0	14	2	78,4	13,5	10	9,5	8,6	7,5	4	0,9	9,9
DT diaphyse	-	40	35,6	33	17	1,9	5,5	35	32,5	32	31,8	31	4	0,5	1,8
DAP diaphyse	17,5	18	16,3	15	17	1	6,3	17	14	19	18,5	18	2	0,7	3,8
DT distal	41	48	43,4	39,5	14	2,8	6,4	44	42	43,5	42,2	41	3	1,4	3,3
DT trochlée	34	37	35,3	32,5	14	1,4	3,9	34	33	33,5	32,3	31	3	1,3	3,9
DAP trochlée	-	41	37,9	33,5	14	2,4	6,3	-	39	38	38	38	3	-	-



FIGURES 170-180

170-174, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Métacarpien II droit du squelette A, MNHN Sa 10170-40, en vue crâniale (170) et caudale (171). Métacarpien II droit, MNHN Sa 5923, en vue crâniale (172), caudale (173) et proximale (174). **175-177**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Métacarpien II droit, MNHN Sa 5838, en vue crâniale (175), caudale (176) et proximale (177). **178-180**, *Lartetotherium sansaniense*. Métacarpien II gauche, MNHN Sa 5852, en vue crâniale (178), caudale (179) et proximale (180). Échelle = 20 mm.

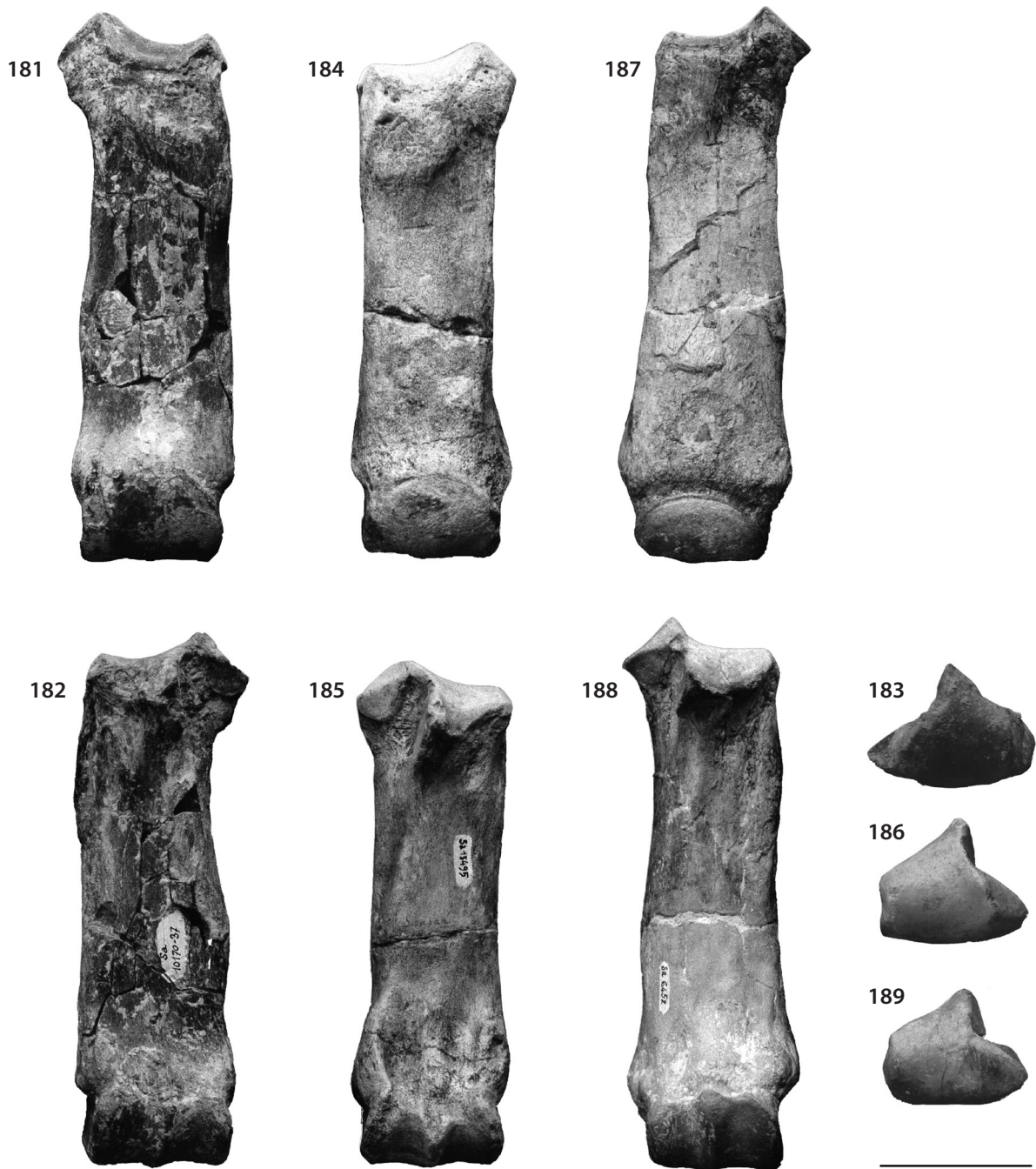
170-174, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right metacarpal II of the skeleton A, MNHN Sa 10170-40, in cranial (170) and caudal (171) view. Right metacarpal II, MNHN Sa 5923, in cranial (172), caudal (173), and proximal (174) view. **175-177**, *Aceratherium (Alicornops) simorreense*. Right metacarpal II, MNHN Sa 5838, in cranial (175), caudal (176), and proximal (177) view. **178-180**, *Lartetotherium sansaniense*. Left metacarpal II, MNHN Sa 5852, in cranial (178), caudal (179), and proximal (180) view. Scale = 20 mm.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Comme c'est le cas des autres métapodes, le Mc II de *Lartetotherium sansaniense* est plus long et plus grêle que chez *Hoploaceratherium tetradactylum*. La facette terminale est plus étroite et plus profonde. Son extension postérieure est réduite par une incision médiale proche du bord postérieur de la facette médiale. Sa dépression sagittale est courbée dans un plan oblique, entourant un renflement médial convexe transversalement. Les Rhinocerotini plus modernes ont des métapodes plus courts et plus épais, avec une facette terminale moins courbée. La facette médiale verticale est grande et a un contour triangulaire. C'est une différence avec *Hoploaceratherium* que Klaitz (1973: 321) a déjà mentionnée. Cette facette est située au-dessus et un peu en arrière du tubercule médial. On observe la même condition chez *Rhinoceros*. La facette latérale pour le magnum est concave dans le sens antéro-postérieur, au contraire des acérathères. Elle est inclinée et plus profonde que chez ceux-ci. Son angle par rapport à la facette plus distale est obtus. Chez la plupart de formes modernes la facette est semblable. La facette pour le Mc III est concave dans deux directions. Comme chez *R. unicornis* et *Ceratotherium neumayri* une seule facette antérieure haute est présente. Elle se termine en arrière par une incision distale qui entaille un peu la facette pour le magnum. Les rugosités de la face dorsale sont moins hautes que chez *Hoploaceratherium*. Un tubercule médial fort et gonflé est situé bas et bien séparé des facettes proximales. De là s'étend une bande rugueuse sur la face dorsale jusqu'au tubercule latéral aplati dans l'angle compris entre la facette terminale et les facettes latérales. Les formes plus modernes ont des tubercules séparés, dont le latéral est plus grand et le médial moins gonflé que chez *Lartetotherium sansaniense*. Le tubercule plantaire est peu proéminent et ne surmonte pas son toit, formé par les facettes proximales, dont il est séparé par un sillon oblique. Il est long et se prolonge par une arête paramédiane obtuse qui s'étend jusqu'à une courte lacune proche de la trochlée distale. Le corps a une section peu aplatie, presque triangulaire. Chez les espèces modernes le tubercule plantaire est plus proche des facettes proximales, dont il forme souvent la base. Les marges du corps ne diffèrent pas beaucoup de ce qu'on connaît chez *Hoploaceratherium*. Le trou nourricier de la face plantaire a une position plus proximale et plus médiane. La crête du bord médial est moins marquée au-dessus de la trochlée. Il faut cependant noter que ces caractères sont très variables. Il en est de même chez les formes actuelles qui ne sont pas si différentes des acérathères en ce qui concerne ces caractères. La trochlée distale a des flancs parallèles: elle ne s'élargit donc pas vers l'arrière. Elle est plus étroite que chez *Hoploaceratherium*. Sa courbure est plus régulière, formant un demi-cercle complet. La crête est plus forte et les facettes pour les sésamoïdes plus profondes. Le bord postérieur ne présente pas d'incisions marquées. Chez les formes plus modernes, la trochlée est généralement plus asymétrique, avec une crête moins forte. Le bord postérieur peut être rectiligne, comme chez *Diceros*, ou présenter une incision médiale et une petite pointe sur la crête. Comme chez presque tous les Rhinocerotini la face plantaire est moins creusée que chez *Hoploaceratherium*. La crête de la trochlée se prolonge vers le haut par une arête qui s'étend, après une courte interruption, jusqu'à l'arête médiane de l'os. L'épicondyle médial est occupé par une dépression large et peu profonde, surmontée par un renflement léger et rugueux. L'épicondyle latéral présente un renflement semblable et une dépression plus large et un peu plus profonde. On n'observe aucune différence interspécifique concernant ce caractère. Le minuscule tubercule latéral situé sur la face dorsale se retrouve chez *Rhinoceros* et les formes africaines.

TROISIÈME MÉTACARPIEN (Figures 167-169, 181-189, Tableau 32)

Le métacarpien central est plus fort et plus long que les autres métapodes. Sa trochlée est presque symétrique avec une partie latérale légèrement plus large que la partie médiale. Deux facettes articulaires sont présentes sur la face proximale. La grande facette pour le magnum est en forme de selle, convexe dans le sens antéro-postérieur, concave transversalement. Latéralement elle est limitée par une crête proéminente qui la sépare de la facette pour l'onciforme. Celle-ci est plus petite et moins étirée vers l'arrière et orientée proximo-latéralement. Il y a généralement une petite facette pour le Mc II et deux plus grandes pour le Mc IV. Le troisième métacarpien est l'os le plus uniforme du métacarpe. On ne trouve guère de différences intertribales, excepté un raccourcissement considérable de cet os chez les Teleoceratini.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM ET LES ACERATHERINI — Il est parfois difficile de distinguer les métacarpiens centraux de *Hoploaceratherium tetradactylum* de ceux de *Lartetotherium sansaniense* lorsque les deux principales différences ne sont pas préservées. L'une est la facette plantaire pour le Mc IV, généralement ovale, mais dont l'axe principal



FIGURES 181-189

181-186, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Métacarpien III droit du squelette A, MNHN Sa 10170-37, en vue crâniale (181), caudale (182) et proximale (183). Métacarpien III gauche, MNHN Sa 13495, en vue crâniale (184), caudale (185) et proximale (186). **187-189**, *Lartetotherium sansaniense*. Métacarpien III gauche, MNHN Sa 5852, en vue crâniale (187), caudale (188) et proximale (189). Échelle = 50 mm.

181-186, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right metacarpal III of the skeleton A, MNHN Sa 10170-37, in cranial (181), caudal (182), and proximal (183) view. Left metacarpal III, MNHN Sa 13495, in cranial (184), caudal (185), and proximal (186) view. **187-189**, *Lartetotherium sansaniense*. Left metacarpal III, MNHN Sa 5852, in cranial (187), caudal (188), and proximal (189) view. Scale = 50 mm.

est à peu près vertical chez *H. tetradactylum* alors qu'il est incliné chez *L. sansaniense*. Je n'ai pas trouvé de différences concernant la forme de cette facette, *contra* Klaitz (1973 : 322). Le second caractère distinguant ces deux espèces concerne la courbure de la trochlée, plus forte, plus constante et en forme de demi-cercle chez *L. sansaniense*, moins marquée du côté dorsal chez *H. tetradactylum*. De plus, l'axe de la trochlée est situé un peu plus en arrière chez *H. tetradactylum* que chez *L. sansaniense*. La courbure de la grande facette proximale est moins constante chez *H. tetradactylum*. La fissure plantaire entre les deux facettes proximales y est plus étroite, alors qu'elle est plus ouverte, souvent rectangulaire chez *L. sansaniense*. Enfin, les crêtes présentes sur la face plantaire de la trochlée sont plus longues mais moins proéminentes chez *L. sansaniense*. Comparé aux divers *Aceratherini*, *H. tetradactylum* a un Mc III fort et relativement long. Tous les acérathères du Miocène supérieur ont des métapodes plus courts ; chez *Plesiaceratherium* ils sont un peu plus grêles. Comparé avec ceux d'*Aceratherium incisivum*, la plupart des os de *H. tetradactylum* sont plus forts et considérablement plus longs. Chez cette espèce la facette proximale du Mc III a un diamètre dorso-plantaire supérieur, ce qui la fait paraître plus étroite. Les rugosités proximales de la face dorsale sont plus accentuées chez *Aceratherium* et séparées par un sillon marqué, qui manque chez *Hoploaceratherium* et *Plesiaceratherium*.

Je n'ai pas trouvé dans le matériel de Sansan de spécimens attribuables avec certitude à *A. (Alicornops) simorreense*. Néanmoins deux des Mc III étudiés ont des dimensions relativement faibles. Leur facette médiale pour le Mc II est moins inclinée et un peu plus grande que chez *H. tetradactylum* chez qui elle est parfois presque verticale.

LARTETOTHERIUM ET LES RHINOCEROTINI — Comparé aux rhinocéros modernes *Lartetotherium sansaniense* a un métacarpien central plus long et presque grêle. La facette médiale est un peu plus petite que chez les espèces actuelles. La facette pour l'onciforme est semblable à la plupart de ces espèces, mais plus grande que chez *Rhinoceros*. La facette plantaire pour le Mc IV est plus oblique chez les formes récentes de grande taille, plus verticale chez *Lartetotherium sansaniense*, *Dicerorhinus* et *Coelodonta*. Chez *L. sansaniense*, comme chez la plupart des espèces actuelles, elle est en contact avec la facette pour le magnum tandis que chez *Dicerorhinus* ces facettes sont séparées par une distance considérable. La faible dépression qui tend à séparer les rugosités proximales de la face dorsale est moins accentuée que chez la plupart des formes modernes.

TABLEAU / TABLE 32

Dimensions du Mc III des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et : fac. : facette.

Dimensions of the Mc III of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: fac.: facet.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>							<i>A. (A.) simorr?</i>		<i>L. sansaniense</i>				<i>B. brachypus</i>
	Sq A Sa 10170	max	moy	min	n	écart type	v %	Sa 5863	Sa 5869	Sa 5852	Sa 13493	San 6452	San 171	San 240
L maximale	181	186	175,7	168	20	5,3	3	165,5	168,5	182,5	185	172	-	-
L anatomique	170	175	165,3	157	24	4,8	3	157,5	159,5	173	175	168	-	-
L médiale	171,5	176	164	157	21	4,7	2,8	155	159	171	174	-	-	-
DT proximal	58	65	55,2	48	25	4,2	7,6	52	54,5	-	52	-	-	65
DAP proximal	45,5	50,5	44,6	38	24	2,9	6,6	40	47,5	42,5	42	-	-	-
DT fac. magnum	38	42,5	36,3	31,5	25	2,6	7,2	38,5	37	32	33,5	-	-	48
DAP fac. magnum	44,5	50	44,1	38	24	2,8	6,3	40	45,5	42,5	42	-	-	-
DT fac. onciforme	20	24,5	21,1	16	24	2	9,3	20	21	-	22,5	-	-	21
DAP fac. onciforme	21,5	26,5	21,9	18	23	2,4	10,9	18,5	21,5	-	24	-	-	30
DT diaphyse	45,5	50,5	43,2	36,5	26	3,3	7,6	41,5	41,5	41	42,5	-	42	-
DAP diaphyse	20	24,5	19,8	16,5	23	2,5	12,6	18	18,5	19,5	19	-	22	-
DT distal	53,5	64	52,9	48	25	3,8	7,2	47,5	52	56	57,5	51	48,5	-
DT trochlée	47,5	55	47,7	40,5	26	2,7	5,6	44	44	44	43,5	44	44,5	-
DAP trochlée	42	47,5	43,4	39	20	2,1	4,8	39	42	41	40	38,5	40,5	-

BRACHYPOTHERIUM BRACHYPUS — Dans le matériel étudié, le Mc III de cette espèce n'est connue que par un fragment proximal conservé au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse. Il est plus fort que le Mc III des autres espèces de Sansan. La facette pour le magnum est aplatie médialement. La facette pour l'onciforme est étroite mais étirée vers l'arrière. Elle surpasse la facette dorsale pour le Mc IV, qui est large et présente un contour rectangulaire. Les tubérosités plantaires ne s'étendent pas sur la face plantaire. Sur la face dorsale les rugosités forment une bande saillante médialement séparée par un sillon vertical d'une bosse latérale située plus haut.

QUATRIÈME MÉTACARPIEN (Figures 167-169, 190-197, Tableau 33)

Le métacarpien latéral est fortement courbé vers l'extérieur. Sa face proximale porte une seule facette pour l'onciforme; elle est concave transversalement et faiblement convexe ou partiellement concave dans le sens dorso-plantaire. La partie plantaire de la facette est fortement recourbée vers le bas. Le contour de cette facette offre l'un des meilleurs caractères distinctifs entre les tribus. Elle peut être pentagonale et étroite, plus large et quadrangulaire ou large et triangulaire, comme chez tous les rhinocéros actuels. Les deux facettes médiales sont inclinées selon des plans différents et généralement bien séparées. Elles sont parfois en contact avec la facette proximale, même si la facette postérieure reste généralement séparée. Il existe une facette latérale pour le Mc V. Cependant, ni la morphologie de cette facette, ni la hauteur du bord latéral de la facette proximale ou le degré de courbure de l'os ne permettent de déduire si le Mc V était complet (dans le cas d'une main tétradactyle) ou extrêmement réduit (dans le cas d'une main tridactyle). Le corps a une section ovale ou triangulaire; elle est moins aplatie que celle du métacarpien central. La trochlée est orientée obliquement par rapport à l'axe de la diaphyse, i.e., seulement légèrement par rapport à l'axe sagittal. Elle est très étroite en avant et s'élargit considérablement vers l'arrière. La quille est parallèle au bord médial. Le caractère le plus discriminant du Mc IV des rhinocéros est la forme de la facette proximale. Sur le morphotype primitif cette facette a un contour triangulaire; c'est le cas chez la plupart des rhinocéros actuels; sur le morphotype dérivé, le contour est pentagonal, comme chez les *Aceratheriinae*. Un morphotype caractérisé par un contour carré existe également; il serait apparu au moins deux fois et de manière indépendante à partir du morphotype primitif. A noter que Klaitz (1973: pl. 5, figs 1, 2, 4, 5) et Guérin (1980: figs 43A, D) ont confondu les Mc IV des deux espèces dominantes de Sansan (*L. sansaniense* et *H. tetradactylum*). Guérin n'était d'ailleurs pas sûr de ses déterminations concernant les os appendiculaires en général; il figure par ailleurs le moulage d'un Mt IV d'*Aceratherium incisivum* comme métacarpien (Guérin 1980: fig. 43). Les différences relatives aux autres caractères sont moins constantes et donc peu fiables. On peut néanmoins relever une tendance chez les *Aceratheriini* à la formation de rugosités proximales sur la face dorsale; ces rugosités sont plus faibles chez les *Rhinocerotini*.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM ET LES ACERATHERIINI — Le Mc IV de *Hoploaceratherium tetradactylum* est long et grêle, mais reste plus fort que chez *Plesiaceratherium*. Celui d'*Aceratherium* spp. a une taille intermédiaire entre celui de ces genres et celui de *Chilotherium* qui est raccourci. La courbure de l'os est moins accentuée chez *Hoploaceratherium* que chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium*. Elle varie d'une courbure modérée constante à une courbure forte dans la partie proximale de l'os mais faible dans la partie distale. Comme chez *Aceratherium* la facette proximale du Mc IV de *Hoploaceratherium*, clairement pentagonale, est plus large que chez *Plesiaceratherium*. Sa concavité transversale est un peu moins marquée tandis que sa convexité dorso-plantaire est forte en arrière et s'estompe en avant comme chez *Plesiaceratherium*. Sur l'un des spécimens étudiés la facette est biconcave en avant comme chez *Aceratherium*. La facette la plus dorsale des facettes médiales forme un angle droit avec la face dorsale. Elle est presque verticale, inclinée un peu vers le haut comme chez *Aceratherium*. Chez *Plesiaceratherium* elle est verticale. La facette plantaire, loin de la facette dorsale, est ovale avec un axe long presque vertical, à la différence de *Lartetotherium sansaniense* et de tous les autres *Aceratheriini*. Son contact avec la facette proximale est normalement très limité ou nul. Elle est dirigée un peu vers le bas et vers l'arrière. Ce caractère ne varie guère chez les *Aceratheriini*. La petite facette latérale pour le Mc V est très variable en taille, contour, courbure et position. Elle n'est généralement pas en contact avec la face dorsale. Elle est souvent située près du bord latéral de la facette proximale. Le corps a une section ovale comme chez *Aceratherium*; il est plus aplati que chez *Plesiaceratherium*. Le long de ses rugosités médiales on observe souvent dans la partie distale le sillon

190



194



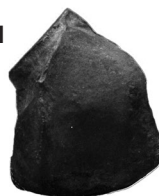
FIGURES 190-197

190-193, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Métacarpien IV gauche du squelette A, MNHN Sa 10170-44, en vue crâniale (190), vue proximale de l'épiphyse proximale (191), vue médiale (192) et latérale (193). **194-197**, *Lartetotherium sansaniense*. Métacarpien IV gauche, MNHN Sa 13496, en vue crâniale (194), vue proximale de l'épiphyse proximale (195), vue médiale (196) et latérale (197). Échelle = 50 mm.

190-193, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Left metacarpal IV of the skeleton A, MNHN Sa 10170-44, in cranial view (190), proximal view of the proximal epiphysis (191), medial (192) and lateral (193) view.

194-197, *Lartetotherium sansaniense*. Left metacarpal IV, MNHN Sa 13496, in cranial view (194), proximal view of the proximal epiphysis (195), medial (196) and lateral (197) view. Scale = 50 mm.

191



195



192



196



193



197



TABLEAU / TABLE 33

Dimensions du Mc IV des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: fac.: facette.

Dimensions of the Mc IV of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: fac.: facet.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>								<i>Lartetotherium sansaniense</i>						<i>B. brachypus</i>						
	sq A, g		sq A, dr						max		moy		min		n		écart type		v%		g
	Sa 10170-44	Sa 10170-34	max	moy	min	n	écart type	v%	max	moy	min	n	écart type	v%							
L maximale	146,5	145	148,5	143,4	138,5	22	3	2,1	151,5	149,7	148	5	1,3	0,8	-						
L anatomique	141	139,5	144,5	139	134	21	3	2,2	146	144,9	144	5	0,7	0,5	-						
L latérale	135	137	144	134,6	126,5	22	5,1	3,8	143	141,7	140,5	5	1	0,7	-						
DT proximal	34	33	38	32,5	27	29	2,5	7,6	39,5	36,3	32	10	2,6	6,6	55,5						
DAP proximal	41,5	-	45	37,6	34	28	2,7	7,3	40	38,4	36,5	8	1,4	3,7	42						
DT fac. onciforme	30	27	32	26,6	22	29	2,5	9,4	34	30,6	26,5	10	2,4	8	47,5						
DAP fac. onciforme	38,5	30	38,5	35,4	30	31	2,5	6,6	39	36,3	34	8	1,5	4,2	33						
H fac. dors. Mc III	11	12,5	15	11	7	30	1,8	16,4	11	9,8	8,5	8	1	10,3	15						
DAP fac. dors. Mc III	24	21,5	30,5	24,1	20	28	2,7	11,3	26	24,1	20	8	2,2	8,9	-						
H fac. plantaire Mc III	21	20	24,5	21,1	17	29	2	8,4	22	19,6	18	7	1,3	6,5	-						
DAP fac. plantaire Mc III	20	14	23	17,7	13,5	23	1,9	10,8	16	15,2	15	7	0,4	5,5	-						
Dist. entre fac. Mc III	11	12,5	13	10,2	7	27	1,7	16,8	6	4,4	3	7	1,1	23,9	7						
DT min. diaphyse	29,5	29	35	30,6	28,5	26	2,1	6,7	32	30,1	27	7	1,7	5,5	-						
DAP min. diaphyse	18	15,5	21	19	15,5	23	1,6	8,4	21	18,4	16,5	7	1,7	9,2	-						
DT distal	38,5	35,5	42,5	38,9	34,5	20	2,6	6,7	36,5	35	33	5	1,4	3,9	-						
DT trochlée	38	35,5	38,5	35	31	22	2,1	5,9	34	31,7	30,5	5	1,7	4,4	-						
DAP trochlée	39,5	37,5	45	38,7	34,5	21	2,8	7,1	38,5	36,5	35	5	1,4	3,8	-						

d'un vaisseau qui traverse les rugosités vers l'arrière au-dessus de l'épicondyle médial. Chez *Plesiaceratherium* seules les rugosités médiales sont absentes dans le tiers distal de la diaphyse. Les rugosités proximales de la face dorsale sont comparables à celles d'*Aceratherium* et de *Plesiaceratherium*. Elles sont séparées de la facette proximale par un faible sillon dans la moitié médiale. Un pilier latéral un peu proéminent atteint cette facette. Une petite arête est souvent présente au milieu de la face plantaire; un tubercule plat peut être présent à son extrémité distale, un caractère très répandu chez les *Aceratheriini*. La trochlée est plus large en avant que chez *Plesiaceratherium*. Elle est dépourvue du sillon latéral qui s'étend sur la partie dorsale chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium*. Le bord plantaire de la trochlée saille plus fortement que chez *Lartetotherium sansaniense*. Sa crête ne surmonte pas le niveau des bords comme chez cette espèce. Le bord plantaire montre une incision latérale, absente chez *Aceratherium*, tandis que chez *Plesiaceratherium* deux incisions sont présentes. Les piliers postérieurs des épicondyles sont plus courts que chez *Plesiaceratherium*. Les deux spécimens attribués précédemment au squelette incomplet « A » (Sa 10170) sont tellement différents qu'il est évident que le Mc IV droit doit être attribué au second squelette, dit « B » (Sa 10172).

Il n'est pas possible d'attribuer avec certitude des Mc IV à *A. (Alicornops) simorreense*.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Le Mc IV de *Lartetotherium sansaniense* est aussi long mais moins fort que celui des rhinocéros actuels. A la différence des acérathères, la facette proximale est triangulaire, plus large et avec une faible concavité comme chez *Rhinoceros*. Son bord latéro-plantaire est fortement convexe et se termine presque verticalement au niveau du milieu de la facette médio-plantaire. Cette flexion est un caractère primitif et commun à presque tous les rhinocéros, sauf *Dicerorhinus*. Sur la face médiale, la facette dorsale pour le Mc III n'est pas verticale mais légèrement dirigée vers le haut comme chez *Hoploaceratherium tetradactylum*. Son angle avec la face

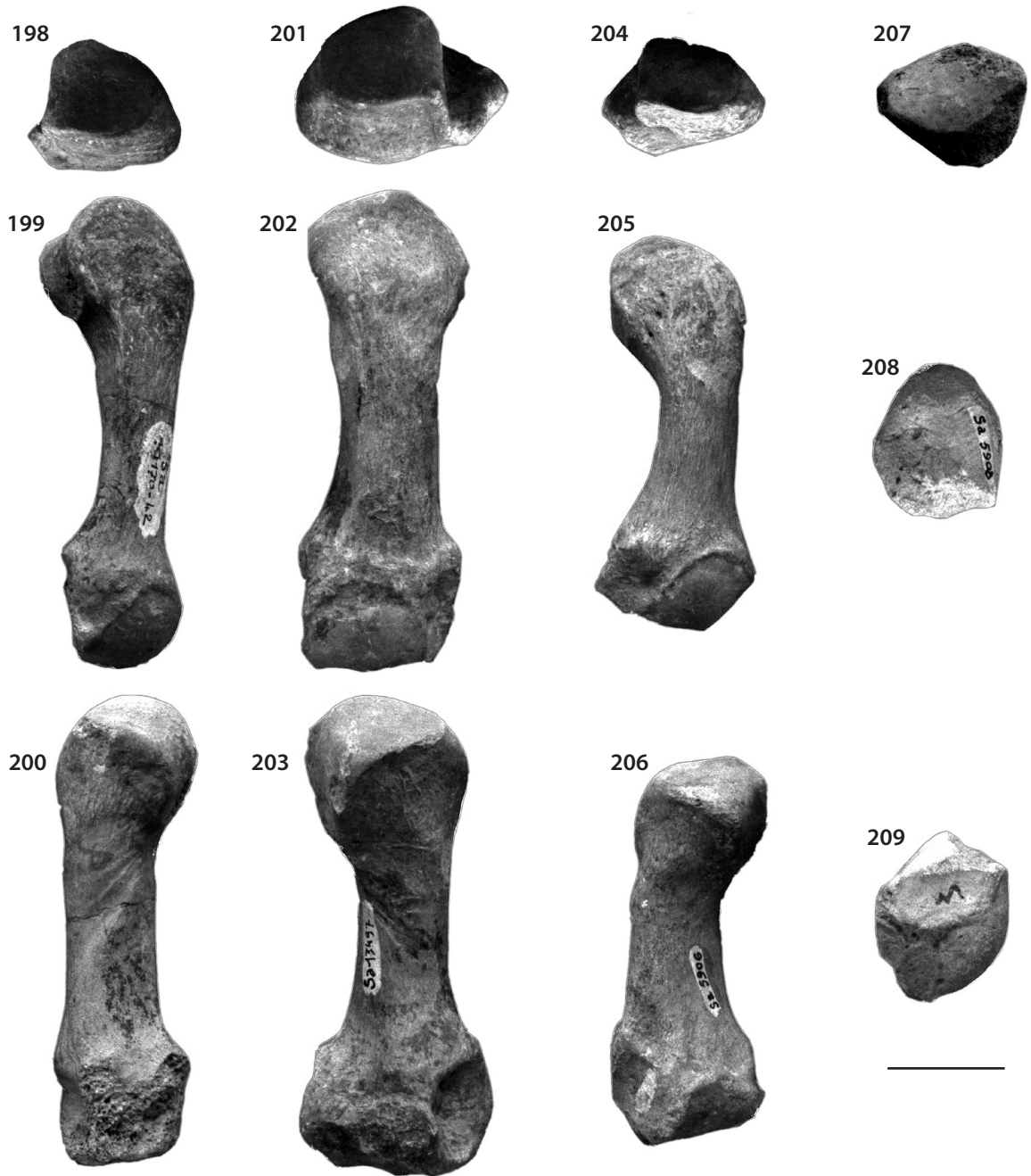
dorsale de l'os est obtus. La facette médio-plantaire, proche de la facette dorsale comme chez la plupart des Rhinocerotini, présente un faible contact avec la facette proximale; elle forme un ovale orienté médio-plantairement comme chez *Dicerorhinus* et dont le grand axe est vertical. La facette latérale pour le Mc V est plus large et située plus en avant que chez *Hoploaceratherium tetradactylum*. La crête qu'elle forme avec le bord latéral de la facette proximale est plus haute chez *Hoploaceratherium tetradactylum*. Elle est inclinée selon un angle d'environ 45°, comme chez *Rhinoceros unicornis*, tandis que cet angle est plus obtus chez les autres rhinocéros actuels. La face dorsale de l'os montre des rugosités moins développées que chez les acérathères, ce qui est comparable aux rhinocéros actuels. Le corps est plus fortement courbé dans sa partie proximale que dans sa partie distale, comme chez la plupart des Rhinocerotini. Sa section forme un triangle peu aplati comme chez la plupart des rhinocéros actuels. La face médiale est rugueuse sur les deux tiers proximaux de l'os, tandis qu'elle l'est sur une plus courte distance chez les rhinocéros actuels d'Asie. Une rugosité est parfois présente sur la face latérale, pouvant s'étendre sur la moitié proximale de l'os. Chez les rhinocéros actuels, cette zone rugueuse est plus courte et quelquefois indistincte. Le bord plantaire de la trochlée est plus saillant que sur les autres métacarpiens, mais moins que chez *Hoploaceratherium*. La crête est plus proéminente que les bords médiaux et latéraux. Contrairement à la plupart des rhinocéros actuels et *Hoploaceratherium*, ces bords sont parallèles et seule la partie dorsale est un peu plus étroite. Sur la face plantaire, deux ou trois piliers s'élèvent sur la trochlée.

BRACHYPOTHERIUM BRACHYPUS — Les collections de Sansan du MNHN renferment un fragment proximal de Mc IV de cette espèce. Sa facette proximale est moins courbée que chez les autres espèces. Sa forme est intermédiaire entre le type pentagonal des acérathères et le type triangulaire des rhinocéros vrais. Les facettes médiales sont peu inclinées l'une contre l'autre, toutes les deux étant presque verticales. Il n'y a pas de facette latérale chez cet individu. Les fortes rugosités dorsales forment une plate-forme saillante sur la face dorsale. Comparé aux autres Teleoceratinae, seul *Prosantorhinus germanicus* a gardé le type pentagonal. Les formes plus anciennes du Miocène inférieur ont le même type de courbure, mais le contour de la facette proximale est plutôt semblable à ce qu'on observe chez *Brachypotherium*. Les formes tétradactyles, *Prosantorhinus germanicus* inclus, montrent une facette latérale bien différenciée.

CINQUIÈME MÉTACRAPIEN (Figures 167-169, 198-209, Tableau 34)

La forme du Mc V diffère selon le type de main (*i.e.* tri- ou tétradactyle). Seule la facette proximale pour l'onciforme est semblable dans les deux types. Elle est angulaire ou courbée fortement dans le sens dorso-plantaire. Il existe une facette médiale, verticale, pour le Mc IV, dont la taille est très variable. La face dorsale est bombée et souvent rugueuse dans sa partie proximale. Chez les formes tridactyles la portion distale de l'os est réduite à une pointe courte qui dépasse à peine le gonflement dorsal. Chez les formes tétradactyles le corps, plus ou moins faiblement développé, forme un angle par rapport à la partie proximale de l'os. L'asymétrie de la trochlée est très variable, mais, comme les autres métapodes, elle porte des facettes pour deux sésamoïdes qui sont parfois soudés. Dans toutes les sous-familles, Rhinocerotinae excepté, la main est primitivement tétradactyle. La transition vers un type tridactyle s'est produite au moins trois fois indépendamment. Parmi les formes tétradactyles, les Teleoceratini montrent une facette proximale longue et étroite à courbure forte et presque constante; chez les autres formes tétradactyles, la facette est courte et large. Sa partie proximale est plate ou légèrement concave. Vers l'arrière la facette présente une courbure abrupte située dans un plan vertical. Chez les formes tridactyles, la partie distale de l'os est réduite à un nodule avec ou sans pointe distale et toujours dépourvu de trochlée distale.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM ET LES ACERATHERIINI — Comme tous les Aceratherini, sauf *Chilotherium anderssoni*, *Hoploaceratherium tetradactylum* possède une main tétradactyle. Néanmoins, le Mc V n'a guère que la moitié de la longueur du Mc IV, même si ce paramètre est très variable. D'après les autres os du squelette, le Mc V n'est pas parallèle aux autres métacarpiens. Son axe principal est dirigé plus vers l'arrière et plus horizontalement que chez *Aceratherium* (*vide* Hünemann 1989: fig. 79). L'angle avec le plan horizontal est d'environ 30-40°. La facette proximale est large et longue. Sa partie proximale est inclinée médialement et faiblement concave transversalement. Sa convexité dans le sens dorso-plantaire est faible, plus forte vers l'arrière. Dans sa partie plantaire la courbure est encore faible et la



FIGURES 198-209

198-203, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Métacarpien V droit du squelette A, MNHN Sa 10170-42, en vue proximale, face dorsale vers le haut (198), vue latérocrâniale (199) et médiale (200). Métacarpien V gauche, MNHN Sa 13497, en vue proximale, face dorsale vers le haut (201), vue crâniale (202) et médiale (203). **204-206**, *Aceratherium (Alicornops) simorrense*? Métacarpien V droit, MNHN Sa 5906, en vue proximale, face dorsale vers le haut (204), vue latérocrâniale (205) et médiale (206). **207-209**, *Lartetotherium sansaniense*. Métacarpien V gauche, MNHN Sa 5908, en vue proximale, face dorsale vers le haut (207), vue latérocrâniale (208) et médiale (209). Échelle = 20 mm.

198-203, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right metacarpal V of the skeleton A, MNHN Sa 10170-42, in proximal view, dorsal face upward (198), laterocranial (199) and medial (200) view. Left metacarpal V, MNHN Sa 13497, in proximal view, dorsal face upward (201), cranial (202) and medial (203) view. **204-206**, *Aceratherium (Alicornops) simorrense*? Right metacarpal V, MNHN Sa 5906 in proximal view, dorsal face upward (204), laterocranial (205) and medial (206) view. **207-209**, *Lartetotherium sansaniense*. Left metacarpal V, MNHN Sa 5908, in proximal view, dorsal face upward (207), laterocranial (208) and medial (209) view. Scale = 20 mm.

TABLEAU / TABLE 34

Dimensions du Mc V des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: fac.: facette.

Dimensions of the Mc V of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: fac.: facet.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>							<i>A. (A.) sim.?</i>	<i>L. sansaniense</i>	
	Sq A Sa 10170-42, g	max	moy	min	n	écart-type	v%	Sa 5906 dr	Sa 5908 g	San sans n° g
L	79,5	83,5	77,3	71,5	8	4,3	5,6	68	28	29
DT proximal	20,5	27	21,5	17	13	2,9	13,7	15	26	22,5
DAP proximal	24,5	26	22,6	18,5	13	2,3	10,3	22,5	23	27
DAP fac. oncifforme	18,5	23	18,9	16	13	2,2	11,9	18,5	22	27
H fac. Mc IV	17	17	8,9	0	11	5,1	57,8	5	11	10
DAP fac. Mc IV	11,5	15,5	8,7	0	9	4,2	48,2	10	20	21
DT min. diaphyse	15,5	18	16,2	10	13	1,2	7,5	16,5	-	-
DAP min. diaphyse	10	15	11,7	9,5	14	1,4	11,7	11	-	-
DT distal	-	29,5	26,5	22	11	2,1	8	24,5	-	-
DT axial trochlée	-	28	23,8	18	8	3	12,5	-	-	-
DAP trochlée	-	23,5	21	19	10	1,6	7,8	22,5	-	-

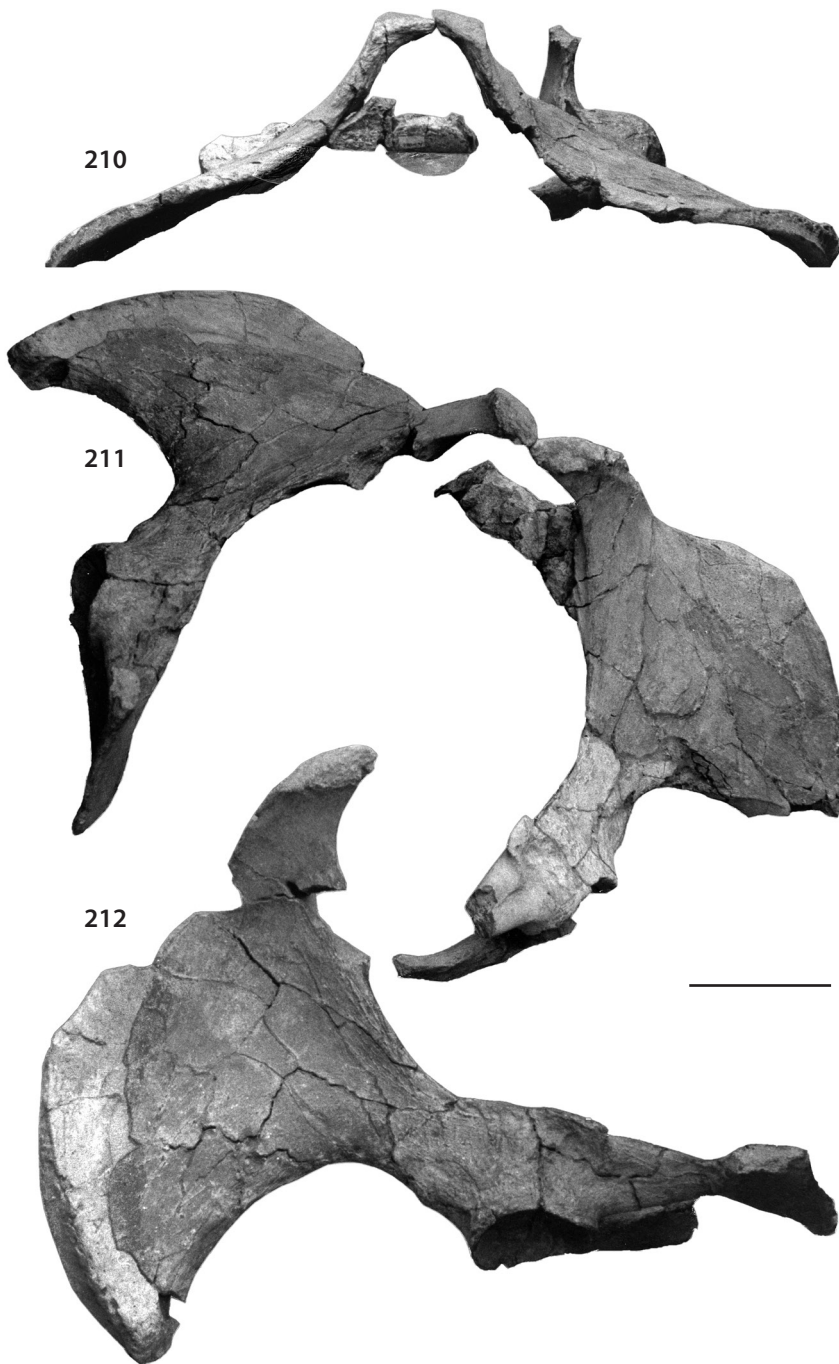
direction est verticale. Chez *Plesiaceratherium* la courbure est plus abrupte et la partie principale peut être biconcave, comme c'est également le cas chez *Aceratherium incisivum*. La facette médiale pour le Mc IV est très petite et se situe du côté plantaire, au bord de la facette proximale; elle peut également être totalement absente, comme chez *Plesiaceratherium*. Les rugosités dorsales sont variables, souvent peu élevées et s'étendent sur la moitié proximale de l'os. Leur bosse dorsale est peu accentuée – comme chez *Aceratherium* – et n'affecte guère l'orientation du corps. Les rugosités intermétacarpales sont faibles et courtes, comme chez *Aceratherium* et *Plesiaceratherium*. La trochlée est haute en avant et basse en arrière. Elle est plus large que la diaphyse. Son profil distal est légèrement concave avec une carène mince et basse. Dans son axe on trouve une grande dépression médiale, surmontée d'un tubercule. Du côté latéral se trouvent un tubercule plus aigu en position plus basse ou deux tubercules séparés par un sillon vertical. J'ai retenu provisoirement le plus court des Mc V étudiés de Sansan comme appartenant probablement à *A. (Alicornops) simorreense*, mais la plupart de ses proportions ne sont pas inférieures à celles du Mc V de *Hoploaceratherium tetradactylum* et sa morphologie est très semblable à celle des Mc V attribués ici à cette espèce.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — Chez *Lartetotherium sansaniense* le Mc V est réduit à un nodule dont la face distale varie entre une pointe aiguë et une bosse large. Chez les rhinocéros actuels d'Asie le corps de l'os est arrondi distalement; seul chez *Diceros* il montre une pointe distale moins aiguë que chez *Lartetotherium sansaniense*. La facette proximale est plate dans sa partie dorsale, courbée vers l'arrière. Sa partie plantaire est très courte.

BASSIN (Figures 210-212, Tableau 35)

Le bassin est l'os le plus incomplet du registre fossile des rhinocéros. Guérin (1980) l'excluait d'ailleurs de son étude. Dans la collection de Sansan un seul bassin est partiellement conservé, et appartient au squelette « A ». Seules les parties antérieures sont complètes. La description de *Hoploaceratherium tetradactylum* est donc fondée sur cet unique exemplaire. Les rares mentions de cet os dans la littérature sont insuffisantes pour évaluer les différences entre les tribus.

En raison de l'état fragmentaire du pubis et du sacrum, l'orientation des grandes ailes reste difficile à déterminer. Les mensurations du bassin complet sont estimées en additionnant le diamètre transversal du sacrum et la distance entre la surface auriculaire et le tubercule iliaque. Les plans des ailes crânielles (*ala ossis ilium*) et caudales (*tabula ossis ischium*)



FIGURES 210-212

Hoploaceratherium tetradactylum. Bassin du squelette A, MNHN Sa 10170-86/87, en vue crâniale, combiné avec le sacrum (210), vue caudo-dorsale (211) et latéro-dorsale (212). Échelle = 100 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum. Hip of the skeleton A, MNHN Sa 10170-86/87, in cranial view, combined with the sacrum (210), caudodorsal (211) and laterodorsal (212) view. Scale = 100 mm.

ne forment pas un angle droit, ce qui n'est pas habituel chez les mammifères. Cela est probablement dû à une déformation post-mortem modérée de l'os. La cavité cotyloïde est presque ronde avec une lèvre haute et continue. La cicatrice centrale est étroite et peu profonde, mais plus grande que chez *Diceros* et *Dicerorhinus*. L'os iliaque forme un triangle équilatéral avec un côté crânial surtout convexe et des côtés dorsal et ventral fortement concaves. Le bord crânial forme une crête iliaque fortement gonflée, spécialement aux extrémités dorso-médiale et latéro-ventrale, le tubercule sacral et le tubercule de la hanche. Une constriction proche du tubercule sacral lui donne la forme d'un processus individualisé qui est plus aigu que chez *Diceros* et *Dicerorhinus*. Le tubercule de la hanche est simple, non bifide comme chez *Diceros* et *Dicerorhinus*. La face dorsale est plutôt concave mais bordée par des parties convexes aux bords médial et latéral. Une crête aiguë part du sommet du tubercule sacral et se prolonge sur le corps de l'ilium, dont elle forme le contour dorsal, l'épine sciatique. Comme chez les rhinocéros actuels, elle se termine abruptement au-dessus du bord caudal de la cavité cotyloïde, formant la petite échancrure sciatique mineure. La section du corps iliaque est triangulaire avec la crête citée précédemment comme sommet et les autres angles arrondis, dont l'arête ventro-latérale se termine par un tubercule bas. Il s'agit de l'origine du muscle droit du fémur qui se trouve à une grande distance en avant de la cavité cotyloïde. Entre le tubercule et le bord de la cavité se trouve une cicatrice triangulaire un peu excavée au-dessus du bord arrondi qui prolonge l'arête ventro-latérale. Cette cicatrice fait partie de l'aire musculaire mentionnée ci-dessus. L'arête ventro-médiale se transforme graduellement vers l'arrière en crête du pubis. Elle prend la

TABLEAU / TABLE 35

Dimensions du bassin de *Hoploaceratherium tetradactylum* de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: fac.: facette.

Dimensions of the hip of Hoploaceratherium tetradactylum from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: fac.: facet.

	Sq A	
	Sa 10170-87	Sa 10170-86
	dr	g
DAP cavité cotyloïde	70	75
H cavité cotyloïde	71	70
D min fac. articulaire	41	39
D cicatrice centrale	28	18
H minimale corps ilium	60	66
DT à la même section	38	35
DT maximal ilium	395	402
Epaisseur tub. hanche	-	45
Epaisseur tub. sacral	21,5	29
Distance fac. sacr. – tub. hanche	(240)	257
DAP face pour le rattachement du sacrum	104	94
H face pour le rattachement du sacrum	70	87
Distance tub. hanche – cav. cotylienne	-	222
Distance tub. sacral – fin épine ischiad.	291	270
DAP min. branche lat. pubis	31	33,5
H branche lat. pub. même section	19	24
H min. corps ischiaque	31	30
DT corps isch. même section	20	22
DT bassin entier, estimé	670	-

forme d'une faible ligne sur le bord ventral de la surface auriculaire, puis devient plus forte; elle porte un tubercule du muscle petit psoas. Elle passe au-dessous de la cavité cotyloïde au niveau du bord antérieur du pubis. Chez *Dicerorhinus* la situation est comparable, tandis que chez *Diceros* l'arête commence plus en arrière de la surface auriculaire. Les fragments du pubis et d'ischion sont grêles comme chez *Dicerorhinus*; ces os sont plus courts et épais chez *Diceros*.

FÉMUR (Figures 213-220, Tableau 36)

Les fémurs sont rares, probablement en raison des grandes dimensions de cet os qui augmentent le risque de ruptures pendant le transport fluvial. À Sansan, les fémurs des deux squelettes fragmentaires et quelques spécimens isolés sont connus. La plupart des caractères de cet os sont influencés par les proportions de l'ensemble du squelette. Il présente peu de caractères spécifiques. Chez tous les rhinocéros le col n'est pas très prononcé; un trochanter peu élevé, un trochantin long et un 3^e trochanter très saillant sont présents. Comme chez tous les périssodactyles le bord caudal du trochanter et le trochantin ne convergent pas vers le bas. La diaphyse est plate au-dessus du 3^e trochanter. C'est également la partie de l'os le plus souvent brisée. En dessous du 3^e trochanter la section est triangulaire ou carrée. La trochlée de la rotule a une lèvre médiale au bord arrondi, plus haute et plus forte que la lèvre latérale dont le bord est aigu. Les condyles sont dirigés vers l'arrière et séparés par une fosse intercondylienne étroite et profonde. L'épicondyle médial est plus haut et plus saillant que l'épicondyle latéral.

Aucun fémur de *Brachypotherium brachypus* ou d'*Aceratherium (Alicornops) simorreense* n'a pu être identifié dans la collection de Sansan.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM — La description du fémur est basée surtout sur trois spécimens appartenant aux squelettes partiels trouvés à Sansan. Chez cette espèce le col du fémur est peu marqué. La tête est hémisphérique, sans différence dans la longueur des axes alors que chez les rhinocéros actuels l'axe transversal est sensiblement plus long que l'axe sagittal. Le bord caudal est plus bas que le bord crânial. La fosse ligamenteuse est étroite et haute. Le grand trochanter atteint à peu près le même niveau que la tête. Il est plus large que long et divisé en une pointe mousse caudale et une plate-forme crâniale, oblique et plus basse. Entre les deux une cicatrice un peu excavée est présente sur le bord médial; son bord crânial se termine par un tubercule médial qui resserre le col. Ce tubercule est également présent chez *Dicerorhinus*. La saillie latérale du trochanter sur le bord de la diaphyse est importante. Sur la face crâniale le trochanter est délimité distalement par une forte arête oblique qui se termine avec un cône disto-latéral saillant. De là une crête s'étend vers le bas sur la face crâniale et s'estompe rapidement ou, parfois, prend la forme d'une faible ligne jusqu'au bord supérieur du 3^e trochanter. Cette ligne est absente chez les rhinocéros actuels. Une autre arête prend son origine au bord distal de la face latérale du grand trochanter et forme la crête supérieure du 3^e trochanter. Elle est verticale et fortement concave sur le bord supérieur du 3^e trochanter. La fosse trochantérienne est courte et peu profonde. Elle est surmontée par la crête trochantérienne qui descend verticalement et ne forme pas de crête intertrochantérienne. Le trochantin forme une crête basse et longue qui commence immédiatement sous la

tête et se termine distalement au niveau de la moitié proximale du 3^e trochanter comme chez *Dicerorhinus* et *Diceros*, tandis qu'elle atteint un niveau plus distal chez *Aceratherium* et *Plesiaceratherium*. La partie proximale de la diaphyse est plate mais moins large que chez *Aceratherium* et *Lartetotherium*. Sa face crâniale porte, dans la partie médiale, une arête rugueuse verticale qui se prolonge jusqu'à la lèvre médiale de la trochlée. Cette ligne est plus médiale chez la plupart des rhinocéros. Le 3^e trochanter, très saillant, est situé un peu au-dessus du milieu de la diaphyse. Il est plus large que chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium* qui ressemblent aux tapirs actuels par ce caractère. Son bord latéral gonflé est plus étiré vers le bas que vers le haut et moins orienté antérieurement que chez les rhinocéros actuels. La partie distale de la diaphyse est plus étroite et plus forte que la partie proximale. Sur la face crâniale on trouve deux arêtes mouses sur les deux lèvres de la trochlée qui sont proches entre elles. La section de la diaphyse forme un trapèze. Elle s'élargit graduellement jusqu'aux épicondyles de l'épiphyse distale. Du côté médio-caudale une grande



FIGURES 213-220

213-218, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Fémur gauche du squelette A, MNHN Sa 10170-66, en vue proximale (213) et crâniale (214). Fémur droit du squelette A, partie distale, MNHN Sa 10170-48, en vue caudale (215) et distale (216). Fémur gauche, MNHN Sa 6292, en vue médiale (217). Fémur droit du squelette B, MNHN Sa 10172-k, en vue caudale (218). **219-220**, *Lartetotherium sansaniense*. Fémur droit, MNHN Sa 15635, en vue proximale (219) et crâniale (220). Échelle = 100 mm.

213-218, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Left femur of the skeleton A, MNHN Sa 10170-66, in proximal (213) and cranial (214) view. Right femur of the skeleton A, distal part, MNHN Sa 10170-48, in caudal (215) and distal (216) view. Left femur, MNHN Sa 6292, in medial view (217). Right femur of the skeleton B, MNHN Sa 10172-k, in caudal view (218). **219-220**, *Lartetotherium sansaniense*. Right femur, MNHN Sa 15635, in proximal (219) and cranial (220) view. Scale= 100 mm.

zone rugueuse pour l'insertion de l'adducteur de la cuisse est présente et s'étend distalement depuis le niveau du bord inférieur du 3^e trochanter; un foramen nourricier est présent à proximité de l'extrémité distale. Chez les rhinocéros actuels, ce foramen est situé plus haut. La face immédiatement au-dessus des condyles est lisse. L'épicondyle médial saille plus haut sur le condyle que l'épicondyle latéral, moins saillant et situé plus bas. La trochlée est large et fortement asymétrique, avec une lèvre médiale haute et proéminente. Les arêtes qui s'élèvent sur les lèvres de la trochlée forment entre elles une fosse courte et profonde. L'arête médiale continue jusqu'à la partie proximale de l'os. L'arête latérale est courte. La facette articulaire de la trochlée peut être liée avec celle du condyle latéral. Elle est toujours séparée du condyle médial par une fosse étroite et profonde correspondant à une extension de la fosse intercondylienne, également étroite et profonde. Le condyle latéral est aplati médialement tandis que le condyle médial est convexe transversalement.

TABLEAU / TABLE 36

Dimensions du fémur des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: fac.: facette.

Dimensions of the femur of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: fac.: facet.

	<i>Hoploacetherium tetradactylum</i>									<i>L. sansaniense</i>		
	Sq A		Sq B							Sa 5362	Sa 15635	
	Sa 10170-66	Sa 10170-48	Sa 10172-k	Sa 6292	Sa 5363	Sa 5365	Sa 5364	Sa 15638	Sa 4936			dr
g	dr	dr	g	dr	dr	dr	dr	dr	dr	dr	dr	
L anatomique	498	(485)	497	495	-	-	-	-	-	-	482	522
L latérale	484	(485)	489	496	-	-	-	-	-	-	(489)	512
DT tête	75	72	78	76	71	68,5	73	-	-	-	83	79
DAP tête	74	73,5	78	73	(70)	73	73	-	-	-	72	78
H col	77	77	77	74	72	72	71	-	-	-	-	81
DAP col	43,5	(48)	46	44	(45)	44	40	-	-	-	-	50
DT proximal	172	174	171	161	157	(170)	183	-	-	-	(203)	186
DAP grand trochanter	83	-	99	100	(85)	-	91	-	-	-	-	95
H grand trochanter crân.	-	-	82	66	65	-	62	-	-	-	-	69
H grand trochanter caud.	95,5	-	118	84	-	-	81	-	-	-	-	106
DT diaphyse trochantin	104	-	106	79	-	98	-	94	-	-	116	120
DT diaph. 3e trochanter	125	-	126	-	-	-	-	113	(126)	-	133	152
DT diaphyse minimal	(74)	54,5	(70)	52	-	(70)	-	55	(78)	-	74	72
DAP diaphyse minimal	(45)	52	-	52	-	-	-	60	-	-	-	48,5
DT distal	(98)	125	130	118	-	-	-	-	128	-	-	134
DAP distal	138	142	145	139	-	-	-	139	-	-	-	158
DT max. sur condyles	(92)	109	108	103	-	-	-	112	-	-	-	121
DT condyle médial	52	47	51	-	53,5	-	-	49	(47)	-	50	48
DAP condyle médial	68,5	70	73	(71)	75	-	-	78	70	-	73	77
DT fosse entre condyles	(8)	11,5	12	-	-	-	-	12	-	-	-	17,5
DT condyle latéral	50	46	49	-	-	-	-	45	47	-	45	52
DAP condyle latéral	75	76	74,5	65	-	-	-	69	-	-	75	78
DT trochlée	66	68,5	(76)	-	(67)	-	-	81	(68)	-	(80)	80
H trochlée médiale	(106)	104	104	(96)	-	-	-	(105)	96	-	92	102
H trochlée latérale	87	85	84	-	-	-	-	(78)	74,5	-	85	91
L trochanter au 3e troch.	239	(250)	265	247	(240)	-	-	-	-	-	259	259
L 3e troch. au cond. lat.	304	308	288	316	-	-	-	285	304	-	312	321

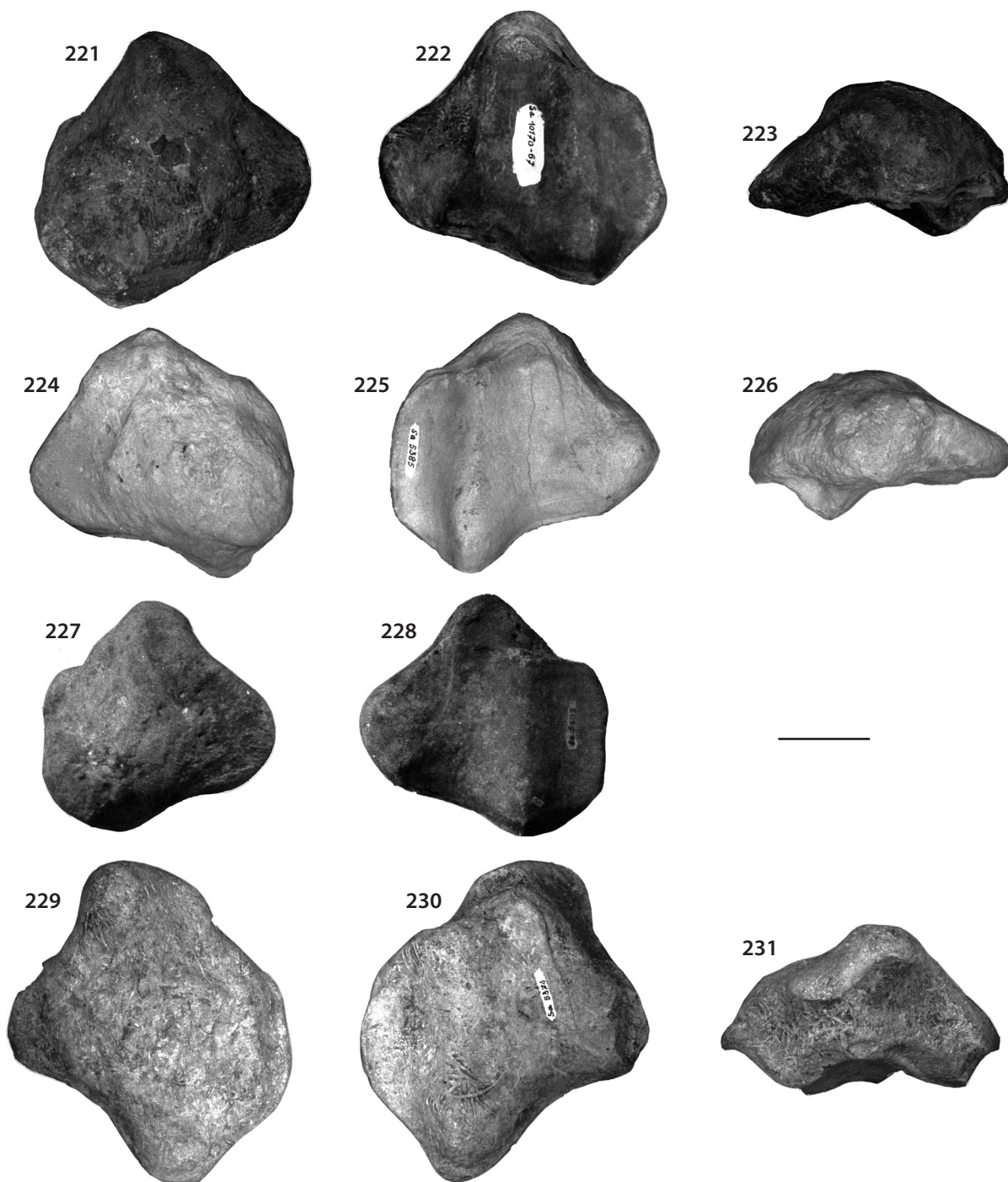
LARTETOTHERIUM SANSANIENSE — Seuls deux fémurs sont attribuables à cette espèce. Leur taille est à peu près la même que celle du fémur de *Hoploaceratherium tetradactylum*; il existe néanmoins des différences mineures dans les proportions. Chez *L. sansaniense*, le bord crânial de la tête est plus bas que le caudal. La cicatrice est moins profonde que chez *Hoploaceratherium tetradactylum* mais plus profonde que chez les rhinocéros actuels. Le trochanter est moins divisé que chez *Hoploaceratherium tetradactylum* et sa pointe caudale est située plus bas, une configuration proche de celle observée chez les rhinocéros vivants. La plate-forme du trochanter est moins inclinée que chez les acérathères. L'os est globalement plus large que chez *H. tetradactylum*. Ainsi la partie proximale est plus plate et le 3^e trochanter est plus saillant. Sa position plus haute que chez *H. tetradactylum* est aussi une différence avec tous les rhinocéros actuels. Son bord supérieur se détache moins abruptement du corps de l'os que chez *H. tetradactylum* et les rhinocéros actuels. Il est plus semblable dans ce caractère à *Plesiaceratherium* et *Aceratherium*. La crête trochantérienne se prolonge directement dans le 3^e trochanter. La trochlée est plus large et dirigée plus vers le bas. Les deux arêtes qui surmontent ses deux lèvres sont longues et enferment une gouttière plus longue que chez *H. tetradactylum*. La fosse plantaire est peu excavée. La configuration des condyles n'offre pas de différences. Comme chez *H. tetradactylum* le condyle médial est lié à la face articulaire de la trochlée. La fosse intercondylienne est dépourvue d'extension médiale.

ROTULE (Figures 221-231, Tableau 37)

La rotule des rhinocéros est un os compact et très large comparé à celle des autres mammifères. Son contour forme un losange ou un carré. Toute la face antérieure, rugueuse, est une zone d'insertions musculaires/tendineuses. La face postérieure est occupée essentiellement par la grande facette articulaire pour le fémur. Seule une partie du processus médial, qui porte le cartilage médial, n'est pas occupée par cette facette. L'os est moins épais sur ses bords qu'en son centre. L'extrémité distale est en forme de pointe. La face articulaire, concave proximo-distalement, est fortement asymétrique. Son arête longitudinale, mousse, est située latéralement par rapport à l'axe de l'os. Elle sépare une partie latérale étroite d'une partie médiale plus large. Ces deux parties sont plus ou moins concaves transversalement. Le contour de la facette est irrégulièrement quadrangulaire et varie considérablement dans les populations. La pointe distale de l'os forme l'extrémité de l'arête principale de l'articulation. L'extension la plus proximale de la facette correspond à la gouttière médiale de la facette et est surmontée par la pointe proximale de l'os. Les différences concernant la rotule se manifestent plus entre les sous-familles qu'entre les tribus. Elle est plus épaisse chez les Rhinocerotinae que chez les autres Rhinocerotidae. Cependant, chez *Dicerorhinus sumatrensis* elle est plus plate et rappelle la forme de la rotule des acérathères. Les bords proximal et distal de la facette articulaire sont plutôt droits ou peu concaves chez les Rhinocerotinae, concaves chez les Aceratheriinae. Le processus médial est plus proéminent et plus individualisé chez les Aceratheriinae. La partie latérale de la facette articulaire est plus concave chez les Aceratheriinae, faiblement ou non concave chez les Rhinocerotinae.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM ET LES ACERATHERIINI — Parmi les acérathères *Hoploaceratherium tetradactylum* a une rotule très large mais aussi épaisse que celle d'*Aceratherium* et *Plesiaceratherium*. La face crâniale est convexe dans les deux directions. La partie latéro-caudale est rugueuse. Très souvent les parties latérale et médiale sont séparées par une ligne ou crête verticale qui porte quelques foramens nourriciers. La facette articulaire est faiblement concave, mais plus que chez *Aceratherium* et moins que chez *Plesiaceratherium*. Sa partie latérale est un peu plus large et nettement plus concave que chez ces genres. Son contour trapézoïdal est caractérisé par des bords supérieurs concaves des deux côtés de l'arête et entre la pointe distale et le processus médial, mais la concavité est moins forte que chez *Plesiaceratherium*, plus semblable à ce qui est observé chez *Aceratherium*. Comparable à ce qu'on observe chez *Plesiaceratherium*, la pointe proximale de l'os est plus proche de la facette articulaire que chez *Aceratherium*. Le processus médial est très étiré et présente une face postérieure non articulaire plus grande que chez ces deux genres.

ACERATHERIUM (ALICORNOPS) SIMORRENSE — Six spécimens plus petits et plus plats que les autres rotules d'acérathères pourraient appartenir à cette espèce. Cependant, ils pourraient également appartenir à de jeunes individus de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Par rapport aux autres acérathères, ces rotules sont plus larges et ont une partie médiale de



FIGURES 221-231

221-226, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Rotule droite du squelette A, MNHN Sa 10170-67, en vue crâniale (221), caudale (222) et proximale (223). Rotule gauche, MNHN Sa 5385, en vue crâniale (224), caudale (225) et proximale (226). **227-228**, *Aceratherium (Alicornops) simorrensis*. Rotule droite, MNHN Sa 5405, en vue crâniale (227) et caudale (228). **229-231**, *Lartetotherium sansaniense*. Rotule gauche, MNHN Sa 5374, en vue crâniale (229), caudale (230) et proximale (231). Échelle = 30 mm.

221-226, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right patella of the skeleton A, MNHN Sa 10170-67, in cranial (221), caudal (222), and proximal (223) view. Left patella, MNHN Sa 5385, in cranial (224), caudal (225), and proximal (226) view. **227-228**, *Aceratherium (Alicornops) simorrensis*. Right patella, MNHN Sa 5405, in cranial (227) and caudal (228) view. **229-231**, *Lartetotherium sansaniense*. Left patella, MNHN Sa 5374, in cranial (229), caudal (230), and proximal (231) view. Scale = 30 mm.

la facette articulaire moins élargie médialement, ce qui laisse une surface non articulaire plus grande sur le processus médial. Il n'y a pas de ligne sur la face postérieure séparant le processus de la partie latéro-centrale.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE — La rotule de *Lartetotherium sansaniense* est plus étroite et plus épaisse que celle de *Hoploaceratherium tetradactylum*. La facette articulaire a des bords moins concaves et une partie latérale plus étroite avec un bord arrondi faiblement concave. La concavité proximo-distale est également plus faible que chez *Hoploaceratherium tetradactylum*. La pointe proximale de l'os, plus éloignée de la face articulaire, est large et entaillée sur la face postérieure par une gouttière verticale. La base de l'os est plus étendue. Sur la face antérieure on observe des zones d'insertions musculaires distinctes mais pas de séparation du processus médial. Parmi les rhinocéros actuels la rotule de *Dicerorhinus sumatrensis* montre les plus grandes similarités avec celle de *Lartetotherium sansaniense*, comme la forme étroite de l'os, la base étendue, le processus court et la gouttière antérieure sur la pointe proximale. D'autre part, l'os est moins épais et les concavités de la facette articulaire sont plus accentuées dans les deux directions. Les bords rentrants rappellent aussi la forme de la rotule des acérathères. Les rotules des autres espèces actuelles sont plus généralisées mais possèdent des caractères comparables avec celle de *Lartetotherium sansaniense*.

TABLEAU / TABLE 37

Dimensions de la rotule des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes pour abréviations.

Dimensions of the patella of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods for abbreviations.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>							<i>A.(A.) simorreense ?</i>						<i>Lartetotherium sansaniense</i>					
	Sq A Sa 10170-67							Sa 5372	Sa 5409	Sa 5376	Sa 5381	Sa 5368	SS 389						
	dr	max	moy	min	n	écart type	v%	dr	g	dr	dr	g	g	max	moy	min	n	écart type	v%
H	89	91,5	84,3	80	24	2,9	3,5	77	78	78	73	74	75	104	96,1	90	7	5,4	5,6
DT	88	94	85,8	78	24	3,7	4,3	82	80	79	84	79	74	106	92,3	86	7	6,9	7,5
DAP	48	50	45,6	42	24	2,4	5,2	43	44	42	42	40	40	56	50,9	46	7	3,4	6,8
H articulation	76	82	70,8	63	24	4,6	6,5	57	57	65	62	57	(63)	88	83	8	7	3,1	3,7
DT articulation	70	76	71,4	66	24	2,6	3,6	60	65	62	68	63	58	89	81	77	7	4,3	5,3

TIBIA (Figures 232-245, Tableau 38)

Le tibia des rhinocéros est un os massif, plus court que le fémur. L'épiphyse proximale est triangulaire et plus étendue dans toutes les directions que la section de la diaphyse. Sa face proximale est occupée essentiellement par deux facettes articulaires concaves pour les condyles du fémur. Ces facettes sont toujours séparées par une paire de tubercules qui entourent un faible sillon central. En avant de la facette latérale, la tubérosité du tibia saille fortement vers l'avant. Elle porte la cicatrice pour le grand tendon de la rotule, qui est très variable entre les espèces. L'échancrure latérale et la fosse digitale ont également des morphologies très variées. L'incisure poplitée à l'arrière de l'épiphyse est profonde. Elle est plus ou moins rétrécie par un tubercule sur son bord médial. La diaphyse à section triangulaire porte une crête mousse qui peut s'étendre plus ou moins vers le bas, parfois jusqu'à la malléole médiale. Le bord postéro-médial de l'os présente aussi une crête aiguë en dessous de l'épiphyse proximale, qui s'estompe vers le bas jusqu'à une vaste aire musculaire. Plus distalement, le côté médial est arrondi. Sur le bord latéral on trouve des crêtes proximale et distale pour l'articulation avec la fibula. La crête proximale est plus courte que la crête distale. Sur la crête proximale le cartilage d'articulation peut être perdu, tandis qu'à l'extrémité distale une facette articulaire est toujours présente. La crête interosseuse distale occupe environ les deux tiers de la diaphyse. Juste en arrière de son extrémité proximale se trouve un foramen nourricier. L'épiphyse distale présente un contour carré. L'articulation avec l'astragale est composée de deux gorges. La gorge médiale est étroite et fermée médialement par la malléole; la gorge latérale est ouverte et large, interrompue latéralement par la

petite facette articulaire pour la fibula. L'arête basse qui sépare les deux parties est concave antéro-postérieurement et oblique. Les proportions et le contour de l'articulation distale sont très différents d'un genre à l'autre. Des tubérosités sont présentes sur l'épiphyse distale. Sur le bord médial de la malléole un gonflement horizontal est présent ; il peut être bordé par un sillon postérieur vertical. Sur le bord caudal une bosse massive forme la pointe la plus distale de l'os. Enfin, le bord crânial présente des rugosités plates. Le tibia offre très peu de caractères d'intérêt systématique. La cicatrice de la tubérosité du tibia est située très près du bord médial de la tubérosité chez la plupart des Rhinocerotini, plus en son centre chez les Aceratheriini. La face rugueuse pour le rattachement de la fibula est dépourvue de facette articulaire chez la plupart des Rhinocerotini et les Teleoceratini évolués, tandis que celle-ci est préservée chez les Aceratheriini. La fosse digitale est plutôt plus profonde et plus étroite chez les Aceratheriini et les Teleoceratini que chez les Rhinocerotini. En général l'épiphyse distale est plus large chez les Aceratheriini, plus épaisse chez les Rhinocerotini. Chez la plupart des Aceratheriini le bord latéral de la facette distale est plus élevé que chez les Rhinocerotini.



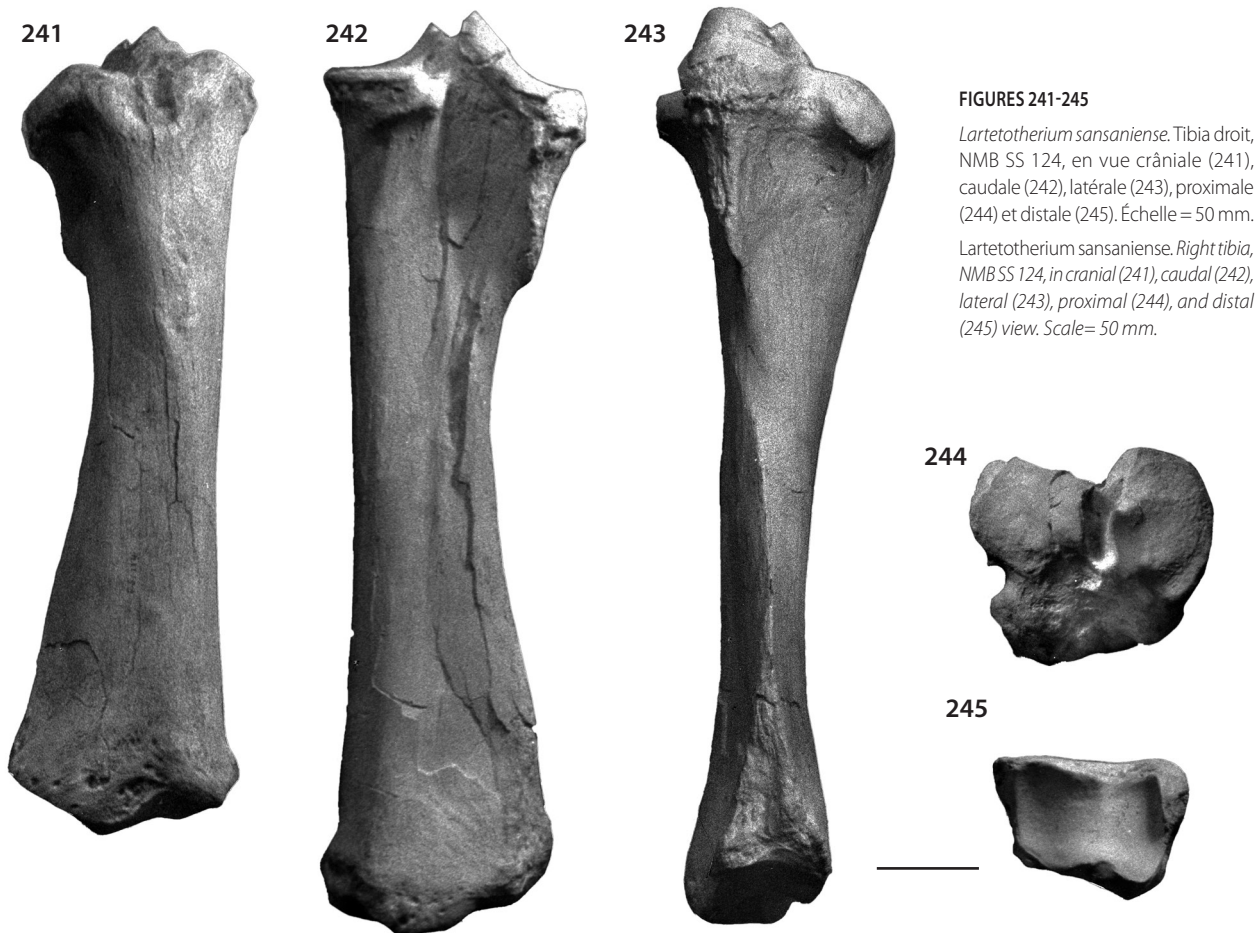
FIGURES 232-240

Hoploaceratherium tetradactylum. Tibia gauche du squelette A, MNHN Sa 10170-68, en vue crâniale (232) et caudale (233). Tibia droit du squelette A, MNHN Sa 10170-49, en vue proximale (234). Tibia gauche du squelette B, MNHN Sa 10172-m, en vue distale (235). Tibia droit, NMB SS 4937, en vue crâniale (236), caudale (237), latérale (238), proximale (239) et distale (240). Échelle = 50 mm.

Hoploaceratherium tetradactylum. Left tibia of the skeleton A, MNHN Sa 10170-68 in cranial (232) and caudal (233) view. Right tibia of the skeleton A, MNHN Sa 10170-49, in proximal view (234). Left tibia of the skeleton B, MNHN Sa 10172-m, in distal view (235). Right tibia, NMB SS 4937, in cranial (236), caudal (237), lateral (238), proximal (239), and distal (240) view. Scale = 50 mm.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM — Dans l'ensemble des tibias plus ou moins déformés ou fragmentaires attribués à cette espèce, il est impossible de dire si certains spécimens de jeunes individus appartiennent en fait à *A. (Alicornops) simorreense*. Cette confusion, déjà soulignée dans le cas d'autres éléments du squelette post-crânien, est, dans le cas du tibia en particulier, probablement due à la variabilité exceptionnelle de cet os.

Chez *Hoploaceratherium tetradactylum*, le tibia est massif; il est un peu plus long que chez *Aceratherium* et beaucoup plus massif que chez *Plesiaceratherium* dont le tibia a pourtant une longueur semblable. La surface proximale est très grande comparée à la section de la diaphyse. Les deux facettes articulaires proximales sont concaves transversalement. Elles s'étendent jusqu'aux sommets des tubercules intercondyliens. La facette latérale est convexe dans le sens antéro-postérieur, plus particulièrement dans sa partie médiale où la facette est presque verticale caudalement. La facette médiale est concave et forme une grande surface horizontale plate dans sa partie médiale. Les limites de l'articulation du fémur et d'un ménisque y sont parfois distinctes. Le tubercule intercondylien latéral est le plus proéminent des tubercules intercondyliens. En avant de ceux-ci, la fosse intercondylienne est traversée par une arête. La tubérosité du tibia est divisée par une cicatrice profonde et plus large que chez *Aceratherium* et *Plesiaceratherium*, dont le fond est incliné à 45° environ vers l'avant par rapport à l'axe principal de la diaphyse. Le bord inférieur de cette cicatrice forme une ligne nette légèrement proéminente. La partie latérale de la tubérosité du tibia forme un renflement développé; la partie médiale est moins saillante. La tubérosité se prolonge distalement; la crête du tibia, aiguë dans le tiers proximal de l'os, lui fait suite. Une grande zone d'insertion musculaire est présente dans la moitié proximale de l'os, sur la face médiale de cette



crête. Plus distalement la crête est nettement moins prononcée, arrondie, mais peut être distincte jusqu'à la malléole. La profondeur de la fosse digitale est variable et peut être très importante. L'articulation avec la fibula est dominée par une grande face rugueuse triangulaire sous le toit de la facette proximale qui est dirigée obliquement vers le bas. Proche de son bord proximal se trouve le reste d'une petite facette lisse. Elle est plus proche de la facette proximale que chez *Aceratherium*, plus éloignée que chez *Plesiaceratherium*. Sur la diaphyse des rugosités tendent à dissimuler l'extension de l'espace interosseux dans son tiers proximal. La crête interosseuse commence près du trou nourricier et s'étend jusqu'à la zone d'attache du muscle péroné distal. La facette articulaire distale est bilobée et dépourvue d'échancrures ou d'incisions. Son bord latéral est un peu élevé et aigu malgré l'inclinaison de la facette articulaire pour la fibula; il est plus élevé que chez *Plesiaceratherium*. Les tubérosités médiales de la malléole sont limitées à l'arrière par un sillon qui monte obliquement vers l'arrière. Un deuxième sillon est parfois présent un peu en avant.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE — La taille et les proportions du tibia de *Lartetotherium sansaniense* ne diffèrent guère de celles du tibia de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Les tubercules intercondyliens sont un peu plus élevés, l'arête entre ces tubercules est moins forte et située plus en avant. La cicatrice de la tubérosité du tibia est plus large et plus inclinée vers l'avant. Elle n'est pas limitée par un bord inférieur et sa position est plus médiale. La partie médiale de la tubérosité est donc réduite à une crête étroite. La fosse digitale est aussi profonde que chez *H. tetradactylum*, au contraire des rhinocéros actuels. La face rugueuse proximale pour l'attache du péroné est plus courte et ne présente pas de facette lisse.

TABLEAU / TABLE 38

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

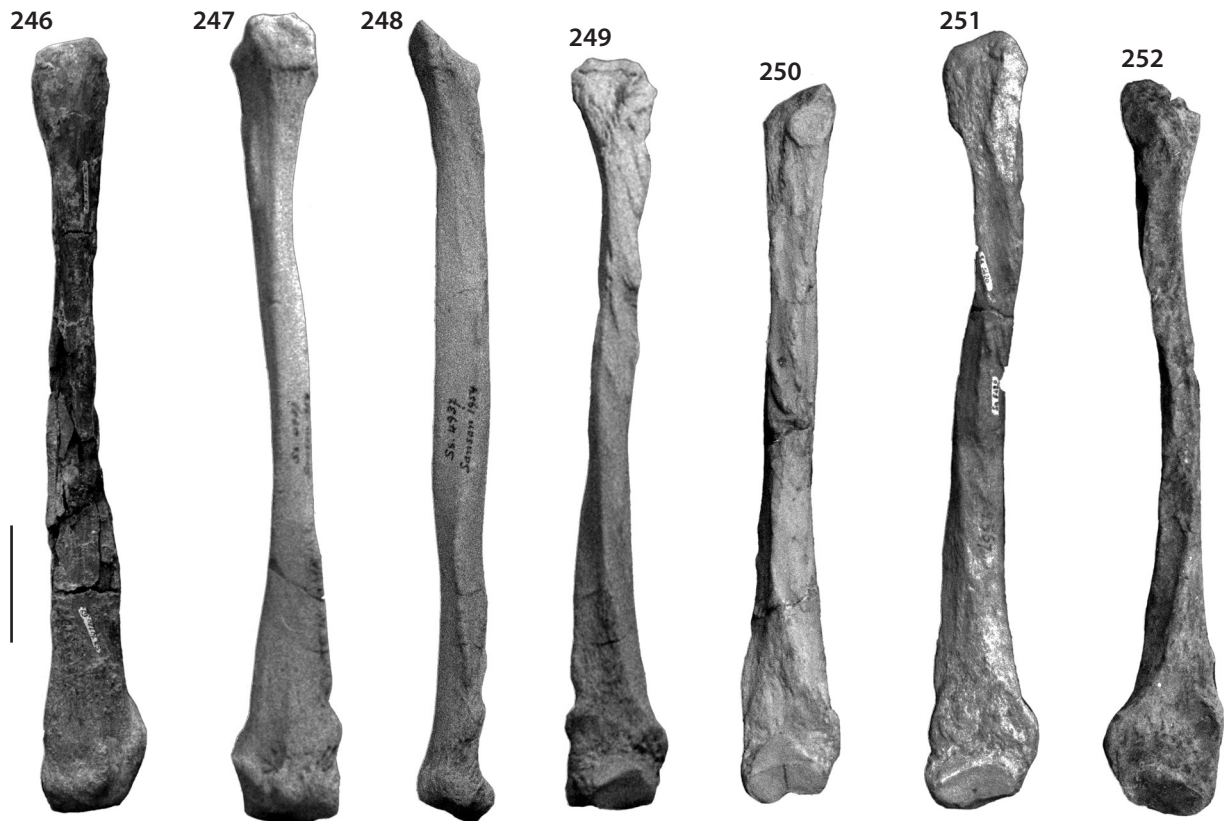
Dimensions of the tibia of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>						<i>Lartetotherium sansaniense</i>		
	max	moy	min	n	écart type	v%	Sa 5417	Sa 5416	Sa 15639
L maximale	389	368,7	343	15	12,1	3,3	398	408	353
L anatomique	349	334,2	316	15	10,1	3	359	356	319
DT proximal	118	112,2	103	14	3,7	3,3	113	116	118
DAP proximal	116	104,6	94	14	6,7	6,4	112	(112)	112
DT condyle latéral	62,5	57,2	42	9	5,9	10,3	57	51	62
DAP condyle latéral	69	59,2	51	10	6	10,2	72	(64)	57
DT condyle médial	65	55,6	49	12	3,9	7	49	-	55
DAP condyle médial	72,5	64,4	52	11	6,8	10,5	71	-	77
H rattachement fibula proximal	84	73,3	59	14	7	9,6	100	83	-
DT minimal diaphyse	57,5	51,3	47	14	3,6	7,1	57	53	49
DAP minimal diaphyse	48,5	41,3	35	14	3,5	8,6	49	63	39
L espace interosseux	55	41,2	28	11	8,5	20,7	-	57	-
DT distal	96	89,3	81	14	4	4,5	94	96	93
DAP distal médial	71	64	60	16	3	4,7	64,5	70	68
DAP distal latéral	58	52,6	48,5	15	2,9	5,6	57	60	53
DT articulation dist. partie médiale	33	31	28	12	1,6	5,1	28	36	31,5
DT articulation dist. partie latérale	45	38,1	33	16	3,2	8,3	41	40	39
H facette distale fibula	15	12,5	8	12	3,1	24,5	17	17	18
DAP facette distale fibula	29	24,1	18	12	3,3	13,7	27	23	21
DAP dist. articulation latérale	54	47,4	44	15	2,7	5,7	50	55	50
DAP dist. articulation médiale	54	50,5	45	12	3,4	6,7	(50)	60	53

Elle est en contact avec la facette articulaire proximale et dirigée vers l'arrière et un peu vers le bas. Chez la plupart des rhinocéros actuels, elle est située plus bas. Le trou nourricier qui marque à peu près l'extrémité de la crête interosseuse, est situé plus bas que chez *H. tetradactylum*. Celle-ci est moins aiguë que chez cette même espèce. L'articulation distale est plus ouverte du côté latéral. Son bord n'est pas élevé et la facette articulaire pour la fibula est plus inclinée vers le bas. Le sillon médial est plus fort et situé plus en avant. Chez la plupart des rhinocéros actuels ce sillon est plus faible mais occupe la même position que chez *H. tetradactylum*; il peut être absent.

FIBULA (Figures 246-252, Tableau 39)

La fibula des rhinocéros est un os rare à l'état fossile, étant mince et fragile. La plupart des fragments conservés, peu diagnostiques, sont souvent confondus avec des fragments de côtes; il arrive aussi que ces fragments ne soient pas du tout collectés lors des fouilles. Nos connaissances relatives à cet os et sur les différences morphologiques entre groupes systématiques sont donc pauvres. Ni la fibula d'*Aceratherium (Alicornops) simorreense* ni celle de *Brachypotherium brachypus* ne sont représentées dans le matériel étudié de Sansan.



FIGURES 246-252

246-251, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Fibula gauche du squelette A, MNHN Sa 10170-69, en vue latérale (246). Fibula droite, NMB SS 4937, en vue latérale (247), médiale (248) et crâniale (249). Fibula droite, MNHN Sa 6317, en vue médiale (250). Fibula droite, MNHN Sa 5420, en vue médiale (251). **252**, *Lartetotherium sansaniense*. Fibula gauche, MNHN Sa 6318, en vue médiale. Échelle = 50 mm.

246-251, *Hoploaceratherium tetradactylum*. Left fibula of the skeleton A, MNHN Sa 10170-69, in lateral view (246). Right fibula, NMB SS 4937, in lateral (247), medial (248), and cranial (249) view. Right fibula, MNHN Sa 6317, in medial view (250). Right fibula, MNHN Sa 5420, in medial view (251). **252**, *Lartetotherium sansaniense*. Left fibula, MNHN Sa 6318, in medial view. Scale = 50 mm.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM — La plupart des restes de fibula de Sansan appartiennent à cette espèce, la plus fréquente de la localité. La tête est aplatie latéralement, un peu plus épaisse vers l'arrière. Elle est un peu courbée vers l'extérieur, s'articulant au tibia par une face oblique située sous la face proximale de celui-ci. La fibula possède une facette articulaire vraie, souvent un peu concave, qu'on trouve aussi chez *Plesiaceratherium* où elle est plate. Chez *Aceratherium*, Hünermann (1989) n'a pas relevé la présence de ce caractère. La face proximale est rugueuse, haute et triangulaire; elle peut être divisée en deux en son milieu par une gouttière longitudinale. Elle se prolonge dans une des crêtes de la diaphyse; la crête interosseuse est mousse dans la partie proximale qui correspond à l'espace interosseux. La diaphyse est mince et presque droite, pourvue de crêtes multiples qui sont peu constantes; sa section est plutôt carrée. Dans la partie proximale quelques arêtes obliques sont présentes sur la face postérieure. Au-dessus ou en dessous de la moitié de l'os, la crête interosseuse est scindée en deux; sa branche antérieure est très forte dans le quart distal et peut fusionner avec le tubercule antérieur de la malléole ou avec le bord antérieur de la face rugueuse pour l'insertion du muscle tibial. Deux arêtes descendent des faces postérieure et latérale de la tête. L'arête postérieure s'estompe peu à peu dans la partie distale de la diaphyse. Elle peut fusionner avec la crête interosseuse. L'arête latérale, plus forte, se développe à partir de la face latérale arrondie de la tête. Elle est plus aiguë dans la partie distale et forme le tubercule postérieur de la malléole. Celle-ci n'est pas très robuste. Une gouttière étroite et profonde sur sa face latérale sépare deux tubercules dont l'antérieur est le plus large et le plus proéminent. Son bord postérieur forme une crête aiguë sur la gouttière. Une cicatrice marquée est présente au milieu de sa face distale. La facette articulaire pour le tibia est placée au bord postérieur et forme un angle d'environ 45° avec la facette pour l'astragale. Il n'y a pas de facette distincte pour le calcanéum.

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE — La seule fibula attribuable à cette espèce est caractérisée par une tête plus robuste que celle de la fibula de *Hoploaceratherium tetradactylum* et dépourvue de facette articulaire. La face latérale est ronde et rugueuse. L'arête antérieure de la diaphyse est moins accentuée. Seule la partie la plus distale est aiguë. L'arête postérieure porte une pointe proéminente avant de s'effacer. La face distale pour l'attachement au tibia forme une crête haute dans sa partie proximale. La malléole est plus robuste que chez *H. tetradactylum*, avec un tubercule antérieur plus proéminent. Le tubercule postérieur est épais mais moins fort que chez cette espèce. Entre ces deux tubercules il y a une gouttière profonde mais large, sans crête postérieure du tubercule antérieur. Il n'y a pas de cicatrice distale. La facette pour l'astragale est concave. La facette articulaire pour le tibia est centrale et peu inclinée.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>						<i>L. sansaniense</i>
	Sq A		Sq B				
	Sa 10170-69 g	Sa 10170-50 dr	Sa 10172-n g	Sa 6317 dr	Sa 5420 dr	SS 4937 dr	
L maximale	327	-	(327)	313	339	332	320
DAP tête	34	-	38,5	37,5	37	37	(39)
DT tête	22,5	-	20,5	25	20,5	26,5	33
DT fac. art. proximale	(16)	-	29	21	26,5	28	0
H fac. art. proximale	(12)	-	16	13	18	27	0
DT diaphyse minimal	14	14	15,5	17,5	14	16	20
DAP diaphyse minimal	(14)	18	20	16	18,5	13,5	17,5
DAP malléole	45,5	45,5	44,5	44	51	44,5	51,5
DT malléole	25	26	24	25	30	25	24
DAP facette astragale	(29)	33	30	35	35,5	31,5	37
H facette astragale	(17)	20	22,5	20,5	23,5	20	19
DAP facette tibia	(26)	29	17	27	27,5	20	(21)
H facette tibia	(11)	16	7	20	15,5	16	(8)

TABLEAU / TABLE 39

Dimensions de la fibula des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: fac.: facette.

Dimensions of the fibula of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: fac.: facet.

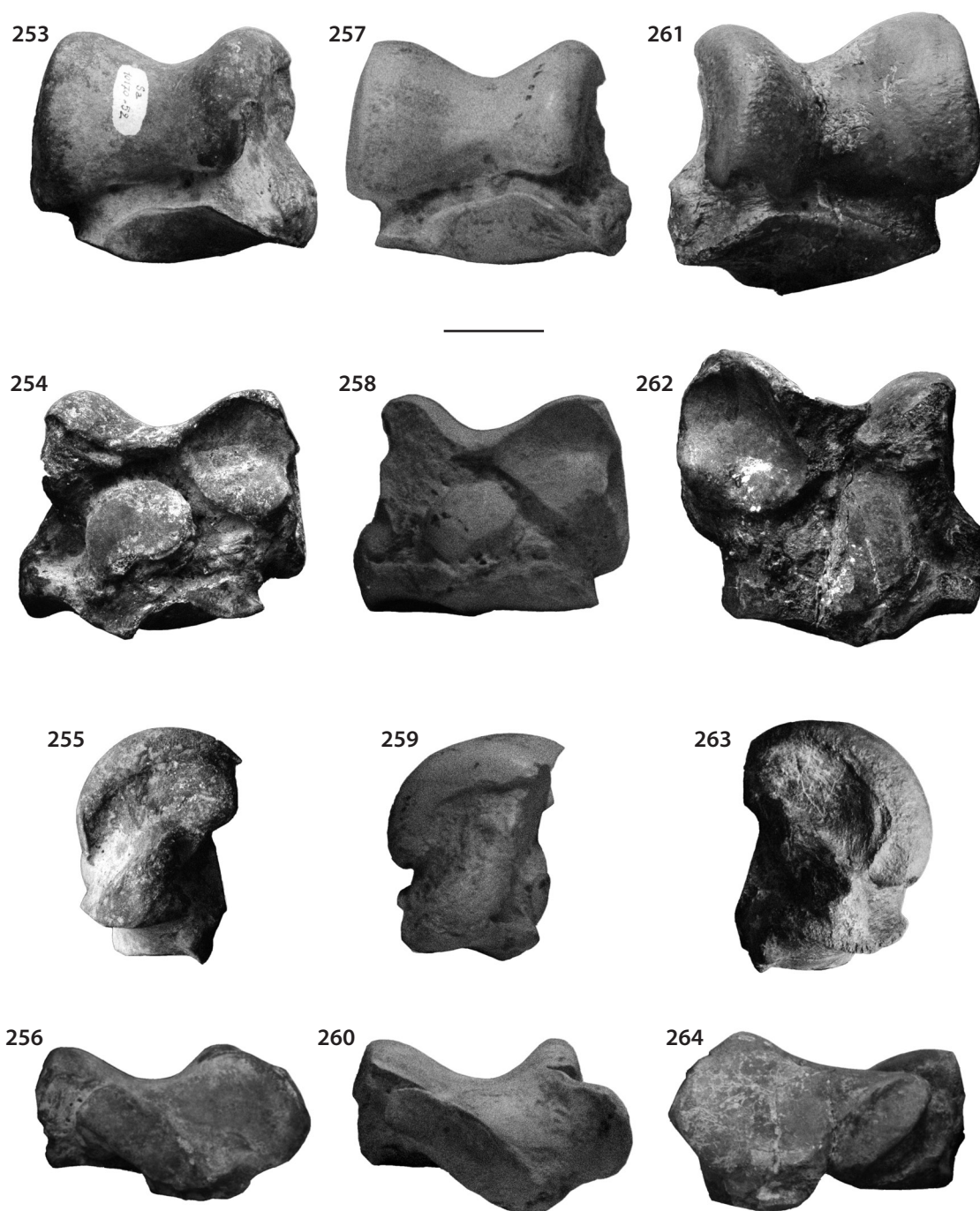
TARSE

Le tarse des rhinocéros est composé de sept os : deux proximaux (l'astragale et le calcanéum), un central (le naviculaire) et quatre distaux (les trois cunéiformes et le cuboïde). Il n'y a pas de grandes différences dans la forme et la fonction du tarse chez les périssodactyles en général. Le mouvement du pied par rapport au tibia se résume principalement à l'articulation entre l'astragale et le tibia. Comparée aux autres ordres des mammifères, l'articulation intra-tarsienne est faible et d'importance mineure, mais plus effective que chez les chevaux. Il n'y a pas de flexion entre le tarse et le métatarse.

ASTRAGALE (Figures 253-264, Tableau 40)

L'astragale des rhinocéros est plus bas que celui des tapirs et des chevaux. Il est plus haut que celui des chalicothères. La trochlée, qui constitue la principale facette articulaire de l'os, couvre la face dorsale et proximale. Ses lèvres forment des arêtes obliques très inégales, séparées par un large sillon dont la constriction affecte l'ensemble de l'os. La lèvre médiale forme un demi-cercle plus étroit que la lèvre latérale ; son contour est également plus arrondi. La périphérie médiale de la facette est orientée vers l'intérieur et s'étend plus ou moins vers le bas selon un plan à peu près vertical. Ses bords postérieur et distal forment une ligne arquée ou sinueuse. L'arête latérale forme un angle droit ou obtus entre la facette principale et la facette latérale pour la fibula. Celle-ci forme une bande arquée dirigée latéro-proximale, qui peut être convexe ou concave transversalement. La face ventrale porte trois facettes pour le calcanéum. La plus grande est située dans l'angle latéro-proximal. Elle est fortement concave et peut s'étendre distalement par une partie plus étroite et orientée verticalement. Cette facette forme un angle aigu avec la trochlée. Son contact avec la facette pour la fibula est très limité ou absent. Chez la plupart des espèces une petite lacune est présente entre les trois facettes. La deuxième des facettes, la facette sustentaculaire, est située au centre de la face ventrale ; elle s'articule avec le sustentaculum du calcanéum. Elle est plate, de forme ovale, orientée un peu vers l'extérieur et peut être en contact avec la troisième facette. Cette dernière, la plus petite des facettes ventrales, est située disto-latéralement. Elle forme une bande plus ou moins étroite le long de la facette pour le cuboïde. L'angle proximo-médial de la face ventrale est occupé par un tubercule qui peut être en contact avec la facette sustentaculaire. Le col de l'astragale est court comme chez tous les périssodactyles et sépare la trochlée des facettes distales par un étroit sillon dorsal. Chez quelques formes on observe un contact ponctuel entre la trochlée et la facette pour le naviculaire. Comme chez tous les périssodactyles la tête de l'astragale est tronquée et porte deux facettes peu courbées. La plus grande des facettes est destinée au naviculaire. Elle a une courbure modérément convexe dans le sens dorso-ventral et peut être faiblement concave dans le sens transversal. Son bord postérieur recourbé peut s'étendre par une surface non articulaire jusqu'à la facette sustentaculaire. Son bord latéral est formé par une arête obtuse qui la sépare de la facette pour le cuboïde. Celle-ci a une direction oblique, parallèle à la facette distale pour le calcanéum. Entre ces deux angles, la facette pour le cuboïde forme une bande sinueuse plus ou moins large. Sur la face médiale le tuber médial a une position distale, proche de la facette pour le naviculaire. Il est relié par une bande rugueuse ensellée au tuber caudo-médial, qui forme l'angle médio-proximal de la face caudale. La face latérale est petite, incluse entre les facettes pour la fibula et le calcanéum. Dans la plupart des cas, elle est dominée par une dépression arrondie entre ces facettes. La seule tribu dont les espèces ont un astragale très caractéristique est celle des Teleoceratini. Ces espèces ont un astragale bas et large avec une constriction de la trochlée faible. Chez les autres tribus, les différences sont faibles et peu constantes. Il faut noter que l'appendice de la facette latéro-proximale pour le calcanéum est souvent plus convexe chez les Rhinocerotini, tandis que le tuber médial est plus fort et plus bas chez les Aceratherini.

HOPLOACERATHERIUM TETRADACTYLUM ET LES ACÉRATHÈRES — Le grand nombre d'astragales de cette espèce trouvés à Sansan illustre la grande variabilité de presque tous les caractères. Chez *H. tetradactylum* l'astragale est plus haut que chez *Aceratherium incisivum* et a une trochlée un peu plus étroite avec une forte constriction, dont l'axe est fortement oblique. Il y a une variation considérable des proportions. L'arête entre la trochlée et la facette pour la fibula est moins accentuée que chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium*. La facette pour la fibula est concave transversalement comme chez la plupart des acérathères, mais la concavité peut être très faible. Elle surmonte une dépression



FIGURES 253-264

253-260. *Hoploaceratherium tetradactylum*. Astragale droit du squelette A, MNHN Sa 10170-52, en vue crâniale (253), caudale (254), médiale (255) et distale (256). Astragale droit, NMB SS 94, en vue crâniale (257), caudale (258), médiale (259) et distale (260). **261-264.** *Lartetotherium sansaniense*. Astragale gauche, MNHN Sa 6462, en vue crâniale (261), caudale (262), médiale (263) et distale (264). Échelle = 30 mm.

253-260. *Hoploaceratherium tetradactylum*. Right astragalus of the skeleton A, MNHN Sa 10170-52, in cranial (253), caudal (254), medial (255), and distal (256) view. Right astragalus, NMB SS 94, in cranial (257), caudal (258), medial (259), and distal (260) view. **261-264.** *Lartetotherium sansaniense*. Left astragalus, MNHN Sa 6462, in cranial (261), caudal (262), medial (263), and distal (264) view. Scale = 30 mm.

ronde de la face latérale. La périphérie médiale de la trochlée forme une bande étroite à l'extrémité proximale et augmente en largeur vers l'extrémité dorsale. Ce schéma se retrouve chez presque tous les acérathères. La grande facette pour le calcanéum est fortement concave. Son appendice distal varie en longueur et en largeur. Sa convexité est forte. Entre les trois facettes il y a une lacune considérable, qui peut être absente chez *Aceratherium*. La facette sustentaculaire est séparée de la précédente par un sillon profond et étroit. Chez *H. tetradactylum*, cette facette est grande et plate, tandis qu'elle est convexe chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium*. Son axe principal est oblique, tandis qu'il est à peu près vertical chez *Plesiaceratherium*. Chez *Aceratherium* cette facette est plus petite. Le sillon entre les facettes se termine entre la facette sustentaculaire et le tuber médio-proximal de la face postérieure. La facette sustentaculaire est séparée de toutes les facettes distales. La troisième facette pour le calcanéum est longue et étroite, et longe la facette pour le cuboïde. Elle est toujours séparée de la facette sustentaculaire. La facette pour le cuboïde est large comme chez *Plesiaceratherium*, mais plus étroite que chez *Lartetotherium*. Ses bords sont à peu près parallèles. Chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium* la facette est plus étroite dans sa partie caudale. Sa convexité est comparable chez *Plesiaceratherium* et moins forte chez *Aceratherium*. Vers son bord caudal, la facette devient concave, formant la pointe distale de l'os. Cette pointe est moins forte que chez *Plesiaceratherium* et plus forte que chez tous les acérathères plus récents. La facette pour le naviculaire est plus large et plus fortement courbée dans les deux directions que chez *Lartetotherium*. L'arête qui forme le bord latéral est variable mais toujours droite. Comparée aux acérathères la concavité est plus forte, mais la convexité moins forte que chez *Plesiaceratherium* et *Aceratherium*. Son bord postérieur recourbé est court. Le tuber médial surmonte de peu le bord médial de la facette pour le naviculaire, mais souvent plus que chez *Aceratherium*.

ACERATHERIUM (ALICORNOPS) SIMORRENSE — L'astragale d'A. (*Alicornops*) *simorrense* est plus petit et un peu plus bas que celui de *Hoploaceratherium tetradactylum*. Il est parfois difficile de le distinguer de ceux des juvéniles de cette dernière espèce. Sa morphologie n'offre que peu de caractères distinctifs. Par rapport à *H. tetradactylum* la facette sustentaculaire est comparativement petite, la lacune entre les facettes de l'angle proximo-latéral est absente ou extrêmement petite. Le tubercule médial est très bas et aplati dans le sens vertical. La distance entre les facettes pour le calcanéum est plus grande, ainsi que la distance entre la facette sustentaculaire et le bord recourbé de la facette pour le naviculaire. La facette distale pour le calcanéum est plus longue. L'un ou l'autre de ces caractères se retrouve très rarement chez *Hoploaceratherium* mais leur combinaison est unique chez *A. (Alicornops)*. Ces caractères sont à peu près constants sur les spécimens de Sansan. Par suite du raccourcissement progressif, le bord médio-distal de la trochlée contacte le tuber médial et forme une dépression sur sa surface. La partie médiale verticale de la trochlée est plus variable que chez *Hoploaceratherium* et peut être plus étroite, mais aussi plus large. La morphologie du col est également variable. Il est semblable à celui de l'astragale de *Hoploaceratherium* mais plus haut et plus profond au milieu sur quelques spécimens. Cette tendance est plus forte chez les populations plus récentes d'A. (*Alicornops*).

LARTETOTHERIUM SANSANIENSE ET LES RHINOCEROTINI — L'astragale de *Lartetotherium sansaniense* est haut et étroit. Tous les rhinocéros actuels ont un astragale proportionnellement plus large. La trochlée est moins asymétrique que chez *Hoploaceratherium*, les arêtes et l'axe sont moins obliques. Chez les formes récentes la trochlée est plus large. Son asymétrie est moins accentuée chez les formes d'Asie, plus accentuée chez les formes d'Afrique. L'obliquité de l'axe est comparable aux genres actuels sauf *Dicerorhinus*, chez qui l'axe est plus incliné. La facette pour la fibula forme un angle clairement aigu avec la trochlée, une condition unique chez les rhinocéros. Elle est convexe dans le sens transversal. Chez toutes les formes actuelles, cet angle est droit ou obtus. Entre les trois facettes se trouve une large lacune dans l'angle médio-proximal de l'os, qui peut être ouverte vers le bas. Cette lacune est petite chez les espèces récentes et absente chez *Rhinoceros*. La facette latéro-proximale pour le calcanéum est large et carrée avec un appendice court et convexe. Cette forme s'approche de celle observée chez les espèces actuelles sauf *R. sondaicus*, chez qui on trouve une facette triangulaire avec un appendice long comme chez les acérathères. Sa courbure est un peu plus faible que chez *Hoploaceratherium*. Le sillon qui la sépare de la facette sustentaculaire est étroit et profond, tandis que chez la plupart des formes actuelles

le sillon est large. La facette sustentaculaire est plate et plus large que chez tous les acérathères. Elle est en contact avec le tuber médio-proximal et peut rejoindre le bord médial de l'os, ce qui est un caractère unique. Elle est parfois soudée à la facette distale pour le calcanéum, un caractère que l'on trouve aussi chez *Rhinoceros* et, de manière moins prononcée, chez *Dicerorhinus*. Leur bord commun avec la facette pour le cuboïde est toujours présent et varie en longueur. Chez les rhinocéros actuels il est absent chez *Dicerorhinus* et *Rhinoceros sondaicus*. Il n'y a pas de liaison avec la facette pour le naviculaire, qui existe chez *Dicerorhinus*. La facette distale pour le calcanéum est longue et large. Le col est haut mais peu profond, plus haut du côté latéral. Parmi les rhinocéros vivants, *Rhinoceros unicornis* et *Diceros* ont un astragale pourvu d'un col comparable, les autres ont un astragale à col plus étroit, qui a tendance à disparaître chez *Rhinoceros sondaicus*. Les deux facettes distales sont grandes et moins courbées que chez les acérathères et *Dicerorhinus*. Chez les autres rhinocéros vivants la courbure est comparable. Les facettes forment une arête commune obtuse et un peu courbée, qui est moins oblique que chez les acérathères et chez la plupart des formes actuelles. Seul chez *Dicerorhinus* cette arête est presque longitudinale. La facette pour le naviculaire est plus longue dans le sens dorso-ventral et plus étroite que chez les acérathères et la majorité des formes actuelles sauf *Dicerorhinus*. Sa courbure dans les deux directions est un peu plus faible que chez les acérathères, mais égale par rapport à *Dicerorhinus* et supérieure par rapport aux autres rhinocéros actuels. La facette pour le cuboïde est plus large et sa courbure moins forte que chez les acérathères. La pointe distale de l'os est très réduite. L'astragale de la plupart des rhinocéros actuels a une facette plus longue avec une courbure comparable (*Diceros*) ou plus forte (*Rhinoceros*). Celui de *Dicerorhinus* a une facette plus courte et fortement courbée. Chez tous les rhinocéros actuels la pointe distale est plus accentuée, mais moins que chez les acérathères primitifs. Le tuber médial est situé plus haut sur la facette pour le naviculaire. Le tuber médio-proximal est haut et étroit.

TABLEAU / TABLE 40

Dimensions de l'astragale des Rhinocerotidae de Sansan. Voir Matériel et méthodes et Tableau 1 pour les abréviations, et: calc.: calcanéum; fac.: facette; sust.: sustentaculaire.

Dimensions of the astragalus of the Rhinocerotidae from Sansan. See Material and methods and Table 1 for abbreviations, and: calc.: calcaneum; fac.: facet; sust.: sustentacular.

	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>								<i>A. (A.) simorreense</i>						<i>Lartetotherium sansaniense</i>					
	Sq A		Sa 10170-52 Sa 10170-70						écart						écart					
	dr	g	max	moy	min	n	type	v%	max	moy	min	n	type	v%	max	moy	min	n	type	v%
DT max	84	84	93	82,5	76	36	4,1	5	80	77,6	74	5	2,5	3,2	94	79,8	68,5	12	6,6	8,3
DT trochlée axial	69	68	76	70,3	62,5	35	3,1	4,5	69,5	66	61	5	3,7	5,7	80	70,8	64,5	13	4,8	6,8
DAP médial	54,5	54	63,5	55,1	45,5	33	3,7	6,8	50	48,8	47	5	1	2,1	62	55,1	50	9	4,3	7,7
DAP min. central	43	44	49	41,8	34,5	34	3,7	8,8	41	37,9	34	5	2,9	7,6	49	42,4	37,5	11	3,4	8
H maximale	78,5	78	81	74	67	26	3,5	4,7	70	67,5	63,5	5	2,6	3,8	87	76,1	68	11	5,9	7,7
H médiale	64	64	75	65,6	59	40	3,8	5,7	62,5	61,6	61	5	0,7	1,1	76	68,6	65,5	13	2,9	4,3
H latérale	65	64	74,5	62,9	57	31	4,4	7	64	59,6	56	5	3,2	5,3	76,5	70,4	66	11	4,1	5,8
DT calc.-fac. lat.-prox.	38	38,5	49	41,8	38	32	3,4	8,2	37,5	36,4	34,5	4	1,3	3,6	49	40,7	35	9	5,6	13,8
H calc.-fac. lat.-prox.	44	42,5	55	43,3	35,5	26	4,2	9,7	44,5	40,4	37	5	3,2	7,8	48,5	40,6	36	9	3,9	9,6
DT fac. sust.	29	32	36,5	27,5	23	36	3	10,8	27	24,6	23	5	1,8	7,4	37	25,4	20	11	4,9	19,2
H fac. sust.	27	27	33	28,2	24	30	2,3	8,2	28	25,5	23	3	-	-	39	35,3	28,5	9	4,1	11,7
Dist. fac. 1-2 calc.	6	4,5	13	6,1	0,5	28	3,2	52,6	9	6,1	3	5	2,1	35	9	6,8	5	9	1,2	17,2
DT distal	70,5	69,5	78	69,3	56,5	36	4,8	7	73	66,4	61,5	5	5,1	7,7	76	67,4	60	10	4,8	7,1
DT art. distale	69	67	75	65,7	54	29	5,1	7,7	67,5	62,9	57	5	4	6,4	72	65,1	53	10	5,6	8,7
DAP art. dist.	40	39,5	47	40,4	36,5	34	2,5	6,1	40	37,3	35	4	-	-	48	40,9	32	12	4,2	10,3

CALCANÉUM (Figures 265-273, Tableau 41)

Le calcanéum des rhinocéros est plus massif que celui des chevaux et tapirs. Comme déjà mentionné son contact avec la fibula est totalement réduit ou limité à une très petite facette sans importance fonctionnelle. Il en est de même pour le contact entre le calcanéum et le tibia. Il n'y a pas de corrélation entre la présence de l'une ou de l'autre des deux facettes. La face articulaire médio-dorsale est dominée par les trois facettes pour l'astragale, dont la facette latéro-proximale est la plus grande. Elle est sinueuse, sa courbure change d'une forte convexité proximale à une concavité distale. Le sustentaculum tali, s'étendant en direction médiale, porte aussi une grande facette ovale plate ou légèrement concave. La troisième facette, qui peut fusionner avec la facette sustentaculaire, forme une étroite bande située le long du bord de la facette distale pour le cuboïde. Celle-ci est inclinée selon un angle d'environ 45°. Elle est concave transversalement. Le processus est court et de section ovale. Le tuber est étiré et saille comme une pointe en direction dorsale. Sa partie ventrale est plus large et plus haute, formant une bosse qui surmonte une plate-forme dorsale. Les rugosités ventrales continuent vers le bas jusqu'à la base de l'os, où elles forment le tuber distal. Sur la face latérale au niveau de la facette pour la fibula se trouve une protubérance, une sorte d'équivalent du processus coracoïde.

Deux différences séparent les Rhinocerotini des autres rhinocéros, même si il y a quelques exceptions. La facette sustentaculaire des Rhinocerotini est située sur le bord médial d'un sustentaculum grêle, tandis que chez les acérathères le sustentaculum est plus épais et la facette n'atteint pas le bord médial. *Rhinoceros sondaicus* est une exception puisque pour ce caractère, son calcanéum est semblable à celui des acérathères; *Ceratotherium* est une autre exception, son calcanéum ayant un sustentaculum épais. Le tuber distal des acérathères est saillant et bien séparé de la facette distale, tandis que chez les Rhinocerotini (sauf *Rhinoceros sondaicus*) le tuber est aplati et proche de la facette distale. Le sillon entre le sustentaculum et le processus forme un angle obtus chez les formes primitives. Chez la plupart des acérathères le sillon est à angle droit ou même aigu. Chez les brachypothères le triangle articulaire est raccourci, mais le processus n'est allongé que chez les espèces de grande taille et massives.

HOPLOACERATHERIUM TETRACTYLUM ET LES ACERATHERINI — Le processus est plus long et plus étroit que chez les autres acérathères. Il en est de même de la tubérosité, dont le bord médial est plus saillant (également comme chez *Plesiaceratherium*) que chez les acérathères plus modernes. En vue latérale un renflement ventral s'élève sur une plate-forme dorsale. La hauteur de ce renflement dépasse nettement celle de la pointe dorsale. On trouve ces mêmes caractéristiques chez *Plesiaceratherium*, dont le processus et la tubérosité sont cependant un peu plus épais. Chez les acérathères plus modernes la tubérosité est raccourcie dans le sens dorso-ventral, la plate-forme n'est pas séparée du renflement, qui s'étend jusqu'à la pointe en suivant une pente moins raide. Le sulcus du sustentaculum est moins aigu que chez les acérathères plus modernes, tandis qu'il est à angle droit chez *Plesiaceratherium* et à angle plus obtus chez des formes plus primitives. Le sustentaculum est moins massif que chez les acérathères plus modernes, avec un diamètre dorso-ventral supérieur. La facette sustentaculaire est plus grande et plus proche de la facette latéro-dorsale que chez les autres acérathères. Elle est sensiblement concave et n'atteint pas le bord médial du sustentaculum. Un sillon étroit est présent entre les deux facettes; il a une direction oblique, de sorte que la facette latéro-proximale s'étend jusqu'au bord proximal sur la facette sustentaculaire. Par ce caractère le calcanéum de *H. tetractylum* diffère de celui des autres acérathères mais ressemble un peu à celui de *Rhinoceros sondaicus*. Souvent on observe une incision sur le bord médio-distal, qui marque le bord postérieur du sustentaculum. Ainsi la facette distale pour l'astragale est toujours séparée des autres facettes. La facette latéro-proximale forme un bec proximal. Elle est large au bord proximal et a un appendice distal long et étroit. La courbure est plus anguleuse que sinueuse. Au contraire de *Plesiaceratherium* il n'y a pas de facette pour la fibula, une petite facette pour le tibia est souvent présente, un caractère variable chez les acérathères. La facette distale est large, triangulaire ou trapézoïdale. Elle est fortement concave, mais aussi légèrement convexe dans le sens dorso-ventral. Elle forme une gouttière, qui peut s'ouvrir vers le haut dans une incision médiale. Le tuber distal est clairement saillant, mais cela est très variable. Le processus coracoïde ne forme plus que le bord aigu d'une dépression nette.