

ISSN: 0366 2241

MINISTERO DELL'INDUSTRIA, DEL COMMERCIO E DELL'ARTIGIANATO
SERVIZIO GEOLOGICO D'ITALIA

BOLLETTINO
DEL
SERVIZIO GEOLOGICO D'ITALIA

VOLUME CII - 1981



ROMA
ISTITUTO POLIGRAFICO E ZECCA DELLO STATO
1983

PALMARELLI A. (*) - PALOMBO M.R. (*)

**UN CRANIO DI *COELODONTA ANTIQUITATIS*
(BLUMENBACH) (RHINOCEROTIDAE) DEL PLEISTOCENE
SUPERIORE DEL MONTE CIRCEO (LAZIO MERIDIONALE)**

RIASSUNTO. — Viene descritto un cranio di *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH) proveniente da un deposito di pendio riferibile al « post-tirreniano » del Monte Circeo. Vengono presentate alcune note sistematiche sul genere *Coelodonta* BRONN e brevemente analizzate alcune ipotesi filogenetiche ed evolutive nell'ambito delle forme riferibili al « rinoceronte lanoso ». Vengono infine discussi il dimorfismo e l'habitat della specie.

PAROLE CHIAVE: Paleontologia Mammiferi Rinoceronti Pleistocene Lazio.

**A SKULL OF *COELODONTA ANTIQUITATIS* FROM UPPER PLEISTOCENE OF
MONTE CIRCEO (SOUTHERN LATIUM)**

ABSTRACT. — A skull of *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH), originating from a deposit in a slope related to the « post-thyrrhenian » of Monte Circeo is described. Some systematic notes on the genus *Coelodonta* BRONN are presented and some phylogenetic and evolutionary hypotheses are briefly analysed in the frame of the forms related to the « woolly rhinoceros ». Finally the dimorphism and the habitat of the species are discussed.

KEY WORDS: Paleontology Mammals Rhinoceros Pleistocene Lazio.

1. — INTRODUZIONE.

Nel Museo di Paleontologia dell'Università di Roma è conservato un cranio, in discreto stato di conservazione, che presenta tratti morfologici caratteristici del cosiddetto « rinoceronte lanoso » o « rinoceronte a narici chiuse ». Tale reperto costituisce l'unico cranio di *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH) rinvenuto fin'ora in Italia; si è ritenuto pertanto opportuno figurarlo e darne descrizione.

(*) Istituto di Geologia e Paleontologia - Università « La Sapienza » - Roma.

La specie infatti, pur essendo, come noto, assai diffusa in Europa centro settentrionale, gode di un numero di segnalazioni relativamente basso nelle regioni più meridionali, quali Spagna (ALTUNA, 1963 e 1972; ARSUAGA e AGUIRRE, 1979; CALDERON, 1877; CRUSAFONT PAIRÓ, 1960; DONNER e KURTÉN, 1958; FUENTES e MEIJIDE, 1979; GERVAIS 1852; HARLE' 1909), Grecia (MELENTIS, 1965) e, per l'appunto, Italia (BOULE, 1910; FLORES, 1895; LEONARDI, 1947; VAUFREY, 1929 e 1940).

La quasi totalità dei resti segnalati in Europa meridionale proviene da giacimenti riferibili alla seconda metà del Pleistocene superiore.

Il cranio del Monte Circeo è stato raccolto in un deposito di pendio, ricco in prodotti di disfacimento termoclastico, affiorante sul versante Nord del promontorio. Tale deposito è direttamente correlabile con gli analoghi conoidi, che, in diversi punti dello stesso monte ed in particolare sulla falesia del promontorio di Capovento (Sperlonga) (BLANC e SEGRE, 1953), poggiano direttamente su lembi di spiaggia riferibili al Tirreniano. L'inserimento cronologico di questo reperto è quindi correlabile a quello della maggior parte dei ritrovamenti di *Coelodonta antiquitatis* nell'Europa meridionale; pare quindi che durante la seconda metà del Pleistocene superiore sia avvenuta la fase di penetrazione e di massima diffusione meridionale della specie.

ORDO: *Perissodactyla* OWEN, 1848

SUBORDO: *Ceratomorpha* WOOD, 1937

SUPERFAMILIA: *Rhinocerotioidea* GILL, 1872

FAMILIA: *Rhinocerotidae* OWEN, 1875

SUBFAMILIA: *Dicerorhininae* SIMPSON, 1945

TRIBUS: *Dicerorhinini* LOOSE, 1975

GENUS: *Coelodonta* BRONN, 1831.

***Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH 1799)**

Sinonimia selezionata:

1773 *Rhinoceros lenensis*; PALLAS: De rel. anim. exot., 585-595 (partim)

1807 *Rhinoceros antiquitatis* BLUMENBACH: Naturg., 11

1814 *Rhinoceros tichorhinus*, FISCHER DE VALDHEIM: Zoogn. tab. syn. ill., 30

1822 *Rhinoceros Pallasii*, DESMAREST: Mamm. descrip. espèces Mamm., 402

1831 *Coelodonta Bojei*, BRONN: Ueber die Fossilien..., 51

1834-36 *Rhinoceros tichorhinus*, CUVIER: Rech. sur les Oss. foss. (4^o ed.) 3, 175, Atlas 1

1849 *Rhinoceros tichorhinus* BRANDT: Obs. Rhinocerotis tichorhini...

1851 *Rhinoceros tichorhinus*, GIEBEL: Beitr. Osteol. Rhinoceros

1868 *Rhinoceros antiquitatis*, FALCONER: Paleontol. Mem., 2, 399

1877 *Rhinoceros (Tichorhinus) antiquitatis*, BRANDT: Mon. Tichorhinen

1876 *Rhinoceros jourdani*, LORTET e CHANTRE: 60

- 1892 *Rhinoceros tichorinus*, PAVLOV: Rhinoc. de la Russie, 154-163
 1900 *Rhinoceros antiquitatis*, SCHROEDER: Schedel eine junger...
 1914 *Rhinoceros antiquitatis* BLUM., *tichorinus* FISCHER, NIEZABITOWSKI: Starunia fossils, 181-267
 1922 *Tichorbinus antiquitatis* (= *tichorinus*), WUST: Beitr. zur Kenntnis, 641-656, 680-688
 1924 *Rhinoceros antiquitatis*, HILZHEIMER: Eine neue Rekonstr....
 1929 *Rhinoceros antiquitatis*, OSBORN: Pylog. Rhin. Eur., 262-264
 1934 *Tichorbinus antiquitatis*, ZEUNER: Beziehungen..., 21-80
 1955 *Tichorbinus antiquitatis*, THENIUS: Die Verknöcherung...
 1961-1963 *Rhinoceros (Tichorbinus) antiquitatis*, FRIANT: Rech. anat....

Materiale: 1 cranio MPUR/V (*) 2832.

Località: Monte Circeo (Lazio meridionale).

Età: Pleistocene superiore.

2. — DESCRIZIONE.

Il cranio, caratterizzato da grandi dimensioni, è relativamente massiccio, con cresta occipitale alta e rivolta all'indietro, muso non molto allungato in rapporto allo sviluppo totale, profilo dorsale sinuoso.

Si presenta in discreto stato di conservazione: è incompleta la parte anteriore dello splancnocranio, dove mancano la porzione rostrale dei nasali, parte del setto nasale, la porzione anteriore del mascellare ed intermascellare destro; sono inoltre danneggiate l'arcata zigomatica sinistra all'altezza dello zigomatico e dell'apofisi zigomatica dello squamoso, la regione palatina e il pterigoide; manca in gran parte anche il vomere.

2.1. — NORMA LATERALE.

Osservato in questa norma (v. Tav. I), il cranio si presenta relativamente slanciato, con neurocranio abbastanza sviluppato in rapporto all'allungamento dello splancnocranio.

Il profilo dorsale è sinuoso con convessità in corrispondenza delle inserzioni del corno anteriore e posteriore e debole concavità tra le due inserzioni, di cui quella anteriore più netta ed allungata; una forte curvatura del profilo superiore caratterizza il neurocranio per la netta risalita dei parietali rispetto al piano dei frontali.

La cresta occipitale, molto alta, si estende posteriormente oltre il piano condilare. L'occipitale ha profilo debolmente convesso ed andamento pressoc-

(*) MPUR/V: Museo di Paleontologia dell'Università di Roma - Sezione Vertebrati.

ché verticale; l'angolo diedro tra piano dei parietali e piano dell'occipitale è fortemente acuto.

La cresta temporale, abbastanza robusta, ha il margine superiore leggermente concavo e si fonde con l'arcata zigomatica all'incirca alla stessa altezza del margine superiore dell'orbita: condili ed apofisi pre- e postorbitarie risultano, pertanto, quasi allineati.

L'arcata zigomatica, lunga e non molto robusta, è situata piuttosto in basso, al di sotto del margine superiore della cavità nasale; lo zigomatico è poco inclinato posteriormente verso l'alto.

La cavità orbitaria è relativamente bassa; l'orbita è di forma nettamente ovale, ha bordo irregolare e termina anteriormente in corrispondenza della parte centrale di M^3 ; il tubercolo lacrimale è di dimensioni rilevanti.

La regione naso-mascellare, fino all'altezza di P^3 , è danneggiata soprattutto sul lato destro. Si può comunque osservare una porzione di barra nasale il cui sviluppo interessa tutta la cavità nasale, facendo intuire la tendenza alla chiusura della cavità stessa. Il margine posteriore dell'apertura nasale è situato al livello di P^3-P^4 .

Il *foramen* mascellare, ben sviluppato e di forma rotondeggiante, è situato in corrispondenza della metà posteriore di P^4 .

Nella regione otica non è chiaramente osservabile la morfologia delle apofisi paraoccipitale e postimpanica, che sono fortemente danneggiate su entrambi i lati del cranio. Dall'andamento delle porzioni conservate si può tuttavia dire che l'apofisi paraoccipitale doveva avere andamento verticale ed essere piuttosto spessa; anche l'apofisi postimpanica doveva risultare relativamente robusta. L'apofisi postglenoidea, di forma pressoché conica, è massiccia, corta e moderatamente rivolta in avanti.

Il foro del meato acustico esterno è di forma pseudo-ovale ed è chiuso inferiormente per la fusione dei processi postimpanici con quelli postglenoidei.

2.2. — NORMA SUPERIORE.

In norma superiore (v. Tav. II) il cranio presenta forte costrizione postorbitaria e sensibile allargamento della regione occipitale.

Le rugosità d'inserzione dei corni sono ben visibili, quella per il secondo corno corrisponde ad una convessità moderatamente rigonfia e piuttosto allungata.

Non è conservata la porzione rostrale dei nasali, che tuttavia presentano già anteriormente una sensibile tendenza alla curvatura verso il basso e all'allargamento trasversale; la porzione conservata è inoltre caratterizzata da una forte costrizione all'altezza di P^3-P^4 , dietro l'inserzione del corno anteriore.

Le orbite sono abbastanza sporgenti, con processi anteorbitario e postorbitario netti e ben sviluppati. La regione postorbitaria è caratterizzata da una forte costrizione, delimitata da creste temporali ben rilevate a sensibile divergenza posteriore.

I temporali sono debolmente convessi, la porzione superiore ha andamento sub-verticale. Le arcate zigomatiche sono relativamente strette, hanno andamento subparallelo, con debole allargamento posteriore.

La cresta occipitale è robusta, ha notevole sviluppo trasversale, il profilo posteriore è nell'insieme debolmente convesso; l'estendersi all'indietro della cresta non rende visibili i condili.

2.3. — NORMA OCCIPITALE.

Il profilo del cranio, in norma occipitale, presenta forma trapezoidale con la base maggiore corrispondente all'allineamento delle apofisi postimpaniche e la base minore che si identifica nella cresta occipitale, robusta e con notevole sviluppo trasverso.

I condili sono massicci, globosi e chiudono un *foramen* piriforme.

Lo sviluppo trasverso del cranio, all'altezza delle aperture postimpaniche, è scarsamente rilevante in rapporto all'altezza dell'occipitale.

L'inserzione del *ligamentum nuchae* ha forma romboidale, è relativamente ampia, ma non molto profonda. Non sono chiaramente visibili le inserzioni per i muscoli *complexus* e *splenius*, mentre quelle per i muscoli *obliquus* e *capitis animalis* sono ampie, profonde, con notevole sviluppo verticale. Le inserzioni per il muscolo *rectus dorsalis capitis maior* sono piuttosto estese ma non molto profonde, mentre quelle relative al muscolo *rectus capitis dorsalis minor* non sono molto evidenti.

2.4. — NORMA VENTRALE.

Osservato in norma ventrale (v. Tav. III) il cranio si presenta relativamente slanciato per lo scarso sviluppo trasversale della regione occipitale e soprattutto per il modesto allargamento delle arcate zigomatiche.

Anche il palato è abbastanza stretto con massima ampiezza in corrispondenza di M¹; le due serie di molari sono debolmente ricurve ed hanno andamento quasi subparallelo con lieve convergenza anteriore. La regione del palato è danneggiata sia in corrispondenza del rostro, che manca totalmente, che dell'apertura delle coane nasali interne. Quest'ultima è di forma nettamente ovoidale e, visto l'andamento delle porzioni conservate, doveva essere relativamente stretta, anche se la mancanza delle ossa pterigoidee non consente di riconoscere appieno lo sviluppo; il margine anteriore doveva trovarsi all'incirca all'altezza della metà posteriore di M².

L'inserzione dello zigomatico sullo squamoso, a formare le arcate zigomatiche, avviene all'altezza della metà anteriore di M³; le arcate, non molto robuste, hanno andamento subparallelo a debole divergenza posteriore, il loro bordo esterno forma con quello del mascellare un angolo di circa 165°.

Le superfici glenoidee per l'articolazione dei condili mandibolari sono ampie e hanno decorso quasi ortogonale rispetto al piano sagittale del cranio, presentano, infatti, solo una lieve inclinazione in avanti del margine laterale.

2.5. — DENTATURA.

È quasi integralmente conservata l'arcata dentaria sinistra, ad eccezione di P² ed M³, fortemente danneggiata la destra dove sono parzialmente conservati P⁴ ed M¹ ed integralmente M² ed M³, quest'ultimo in fase di usura appena iniziata.

Premolari e molari sono caratterizzati, tenendo conto del loro stato di usura, da una notevole ipsodontia; lo smalto è moderatamente crenulato; il cemento è conservato solo su parte della regione linguale e labiale di P⁴ destro, dove presenta notevole spessore.

P³ — Presenta condizioni di usura mediamente avanzate, profilo dell'ectolofa con deboli ondulazioni (fra cui la meno accentuata è quella relativa al paracono), parastilo arrotondato, mesostilo quasi per nulla evidente; crochet e crista sono ben sviluppati e isolano la medifossetta; anche la postfossetta è chiusa, come la valle, per la coalescenza del margine posteriore del protolofa con quello anteriore del metalofa. Non è presente alcun cingolo sul lato linguale; il protolofa non presenta costrizioni.

P⁴ — È in condizioni di usura non avanzata; il profilo dell'ectolofa è ondulato con parastilo rigonfio; la piega del paracono è debolmente accennata, più bassa rispetto alle altre pieghe, ed è separata dal parastilo da un solco netto ma poco profondo, che accenna tuttavia ad una separazione tra protolofa ed ectolofa. Il mesostilo è appena accennato. Crochet e crista sono fusi tra loro; la medifossetta è chiusa, rotondeggiante e di piccole dimensioni. La postfossetta è ampia e chiusa sul margine linguale posteriore dalla tangenza della parete del metalofa e della parete posteriore del premolare.

Il protolofa non presenta tracce di costrizione; non si ha cingolo sulla parete linguale.

M¹ — Il profilo dell'ectolofa è fortemente ondulato con parastilo di forma triangolare, diretto in avanti e sporgente. Sul lato labiale la piega del paracono è netta, anche se non molto accentuata, ed è separata da parastilo e mesostilo da due solchi abbastanza ampi e relativamente profondi. Il mesostilo è largo, ben evidente e sporge sensibilmente sulla parete labiale; la parete esterna, posteriormente al mesostilo, è moderatamente concava; il metastilo è subtriangolare e rivolto obliquamente all'indietro. Crochet e crista sono robusti, hanno bordi tangenti che chiudono una medifossetta di forma rotondeggiante. La postfossetta, di forma trapezoidale, è chiusa per la confluenza di metalofa e parete esterna. Anche la valle mediana è chiusa sul lato linguale dall'unione di metalofa e parolofa. Quest'ultimo non sembra presentare costrizioni evidenti, se non per la presenza di un sottile solco sulla parete antero-labiale. Sul lato linguale non vi è traccia di cingolo.

M² — Presenta usura non avanzata; il profilo dell'ectolofa è fortemente ondulato: il parastilo è appuntito, sporgente e diretto obliquamente in avanti; la piega del paracono è piccola ma ben individuata per la presenza di due solchi netti, anche se non molto profondi, che la separano da para- e mesostilo. Quest'ultimo è abbastanza sviluppato e moderatamente appuntito; il metastilo, rotondeggiante,

è fortemente diretto all'indietro. Crista e crochet, molto sviluppati, sono tangenti e chiudono una medifossetta piriforme. Il protocono presenta una debole tendenza alla costrizione per la presenza di una inflessione verticale delle parete posteriore. La valle mediana è aperta e l'ipsodontia è minore che in M^1 , dal momento che lo sbocco di tale valle è situato, proporzionalmente, più vicino al colletto. La postfossetta è ampia, di forma triangolare e risulta ancora aperta sul lato posteriore. È presente una lieve crenulazione sulla parete linguale del colletto, ma non tale da poter essere considerata indizio di un cingolo.

M^3 — Ha usura appena accennata; il protolofo è di forma triangolare; il profilo dell'ectolofo è moderatamente ondulato con parastilo che diviene evidente nel secondo terzo di sviluppo in altezza del molare; la piega del paracono è moderatamente rigonfia, separata dal parastilo da un solco ampio, mentre molto netta è la separazione con il mesostilo. Quest'ultimo ha profilo labiale arrotondato e non è molto sporgente; il metastilo è rotondeggiante. Crochet e crista sono entrambi presenti e chiudono la medifossetta; il protocono non presenta costrizioni, una traccia di cingolo è individuabile sul lato anterolinguale.

2.6. — DIMENSIONI CRANICHE (in mm).

Distanza massima tra le ossa nasali = 168; larghezza minima all'altezza della costrizione postorbitaria = 143; distanza chignon-processo post-orbitario = 374; distanza chignon-processo ante-orbitario = 408; distanza chignon-processo sopra-orbitario = 410; distanza apertura nasale-cavità orbitaria 181; distanza M^3 -condilo = 334; distanza tra il margine posteriore dell'apertura nasale e l'orbita = 402; larghezza chignon = 161; larghezza alle apofisi mastoidee = 255; distanza minima tra le creste fronto-parietali laterali = 84; larghezza ai processi post-orbitari = 220; larghezza ai processi sopra-orbitari = 239; larghezza ai processi ante-orbitari = 287; larghezza massima alle arcate zigomatiche = 310; larghezza minima delle ossa nasali 155; altezza dell'occipitale dall'opistion 156; altezza dell'occipitale dal basion = 225; altezza del cranio al di sopra di P^2 = 210; altezza del cranio al di sopra di P^4/M^1 = 226; altezza del cranio al di sopra di M^3 = 242; larghezza del palato a livello di P^2 = 62; larghezza del palato a livello di P^4/M^1 = 89,7; larghezza del palato tra gli M^3 = 81,5; diametro trasverso del foro occipitale = 65; distanza tra i condili occipitali = 160; angolo m = 40,5°; angolo y = 118°; angolo n = 158°; angolo o = 39,5°; angolo po = 111°.

3. — CONSIDERAZIONI SUL DIMORFISMO SESSUALE.

La questione del dimorfismo sessuale nei rinoceronti è stata a lungo dibattuta, come pure si è discusso a lungo sulle ripercussioni che il diverso sviluppo dei corni in maschi e femmine (riscontrabile nelle specie viventi) poteva avere sulla morfologia del cranio, ed in particolare dei nasali.

Già BRANDT (1849) imputa la variabilità (dovuta per altro ad altri fattori) dei crani di *Coelodonta antiquitatis* da lui esaminati, alla presenza di caratteri differenziali dovuti a dimorfismo. Ma il primo lavoro in cui questo problema viene ampiamente discusso è quello di THENIUS del 1955. L'Autore ritiene che l'ossificazione del setto nasale e le dimensioni delle rugosità alla base del corno siano in stretta relazione con le dimensioni dei corni stessi e, quindi, siano da considerarsi caratteri strettamente legati al sesso.

LOOSE (1975) fa giustamente osservare come il corno non possa esercitare una pressione tale da influire sull'ossificazione del setto nasale; fa notare, inoltre, come nelle specie viventi *Ceratotherium simum* (BURCHELL) e *Diceros bicornis* (LINNAEUS) esista una variabilità così ampia da impedire una separazione fra i due sessi che si basi sulle dimensioni delle rugosità. L'Autore non ritiene che esistano, nell'ambito dei rinoceronti, caratteri cranici tali da consentire la distinzione dei sessi. Le scriventi ritengono che, in effetti, la forte variabilità dei crani di rinoceronte, dovuta anche a fattori di accrescimento, renda difficoltosa l'individuazione di caratteri dimorfici, ma (opinione già espressa da GUERIN (1981)) non concordano con la totale inesistenza di tali caratteri postulata da LOOSE (1975). Ritengono quindi sia possibile individuare alcuni caratteri dimorfici (nel caso di alcuni rinoceronti viventi questi sono dati da differenze nelle dimensioni), anche se l'indicazione può essere diversa da specie a specie. Non sempre i criteri adottati possono tuttavia consentire, soprattutto nelle forme fossili, l'individuazione del sesso data l'ampia sovrapposizione, del resto effettivamente esistente anche nei viventi, tra individui maschili e femminili.

La presenza di alcuni caratteri biometrici indici di un probabile dimorfismo sessuale nei crani di *Coelodonta antiquitatis* è stata messa in evidenza da BORSUK BIALYNICKA (1973). La paleontologa polacca considera caratteri craniometrici utili ad una separazione dei sessi valori dimensionali assoluti quali: la lunghezza massima del cranio, la distanza cresta nucale-orbita, la distanza tra il margine posteriore delle coane nasali esterne e il margine anteriore dell'orbita, l'ampiezza delle arcate zigomatiche, la larghezza massima dell'occipitale.

La distribuzione dei valori relativi a tali misure presenta infatti, nei crani provenienti dalla Polonia presi in esame dall'autrice polacca, la tendenza all'individuazione di due campi di variabilità parzialmente sovrapposti.

Distribuzione analoga è osservabile (HELLER, 1913) per i valori dimensionali relativi ad esempio alla lunghezza massima e all'ampiezza dei nasali della specie vivente del Nord Africa *Ceratotherium simum cottoni* LYDEKKER: gli esemplari femminili sono caratterizzati da valori dimensionali mediamente inferiori, ma la classe di maggior frequenza di tali esemplari si sovrappone a quella di minor frequenza degli esemplari maschili.

La sovrapposizione relativamente ampia dei campi di variabilità dei valori dimensionali considerati distintivi dei due sessi, giustifica, come osservato giustamente da BORSUK BIALYNICKA (1973), la bassa variabilità all'interno di una popolazione arealmente e stratigraficamente omogenea. Tuttavia, le differenze fra i due sessi vanno ricercate, a parere delle scriventi, più che nelle dimensioni

assolute, nelle proporzioni craniometriche. L'esame morfologico comparativo effettuato dalle scriventi sia su crani dell'Europa occidentale, sia della Russia europea, nonché della Siberia, ha messo in luce come, nei gruppi considerati, la differenza di sesso determini solo lievi, ma apprezzabili, variazioni morfologiche, che si traducono in una limitata variazione delle proporzioni craniche (figg. 1 e 2). Se osservati in norma laterale, infatti, i crani femminili mostrano la tendenza ad un minor sviluppo longitudinale del neurocranio in rapporto allo splancocranio: questo fa sì che i crani maschili, osservati in questa norma, assumano un aspetto più slanciato, mentre i femminili si presentano relativamente tozzi ed hanno, proporzionalmente alla lunghezza, maggior sviluppo in altezza del cranio al di sopra di M^2 , in corrispondenza dell'inserzione del secondo corno. Se osservati in norma superiore, i crani femminili si presentano, per contro, più slanciati dei maschili. Il maggior sviluppo della splancocranio, già osservato in norma laterale, si traduce in un allungamento del muso evidenziato dallo scarso sviluppo trasverso dei nasali; nei crani femminili, inoltre, i frontali sono relativamente stretti, le arcate zigomatiche meno distanziate e meno robuste.

Infine, nell'ambito di ciascuno dei due gruppi di forme europee e siberiane, si è osservata la tendenza, peraltro già segnalata da BORSUK BIALYNICKA (1973), ad un maggior allargamento dell'occipitale nei crani che presentano morfologie riferibili ad individui femminili.

Per quanto precedentemente esposto, la morfologia del cranio del Circeo sarebbe indicativa dell'appartenenza ad un individuo femminile. Nel cranio in esame, infatti, le arcate zigomatiche sono scarsamente distanziate e quasi per nulla divergenti. Osservato in norma superiore, il cranio si presenta abbastanza slanciato con scarsa espansione trasversa dei frontali in corrispondenza della regione orbitaria, anche i nasali dovevano essere relativamente poco espansi almeno a giudicare dall'andamento della porzione conservata. In norma laterale il neurocranio ha proporzionalmente scarso sviluppo in rapporto allo splancocranio, che risulta abbastanza alto e massiccio; è da osservare, tuttavia, che l'accorciamento relativo del neurocranio non raggiunge il grado riscontrabile in tipici individui femminili.

Anche la forma dell'occipitale sarebbe indicativa dell'appartenenza ad un individuo femminile, visto il suo modesto sviluppo trasverso all'altezza dei meati acustici, soprattutto quando lo si raffronti con quello di altri crani all'incirca coevi e di ugual mole, provenienti da giacimenti dell'Europa occidentale. Il contorno della regione occipitale è carattere sensibilmente variabile e dipende da fattori di accrescimento; negli individui femminili, tuttavia, pare essere più comune un occipitale con bordi laterali concavi e divergenti in corrispondenza del basioccipitale. Questo carattere è presente anche nel cranio del Circeo e, dal momento che questa morfologia è accompagnata da altre soggette a minor variabilità, può essere considerata un ulteriore dato a conferma dell'effettiva appartenenza del cranio ad un individuo femminile. Si può osservare, infine, come

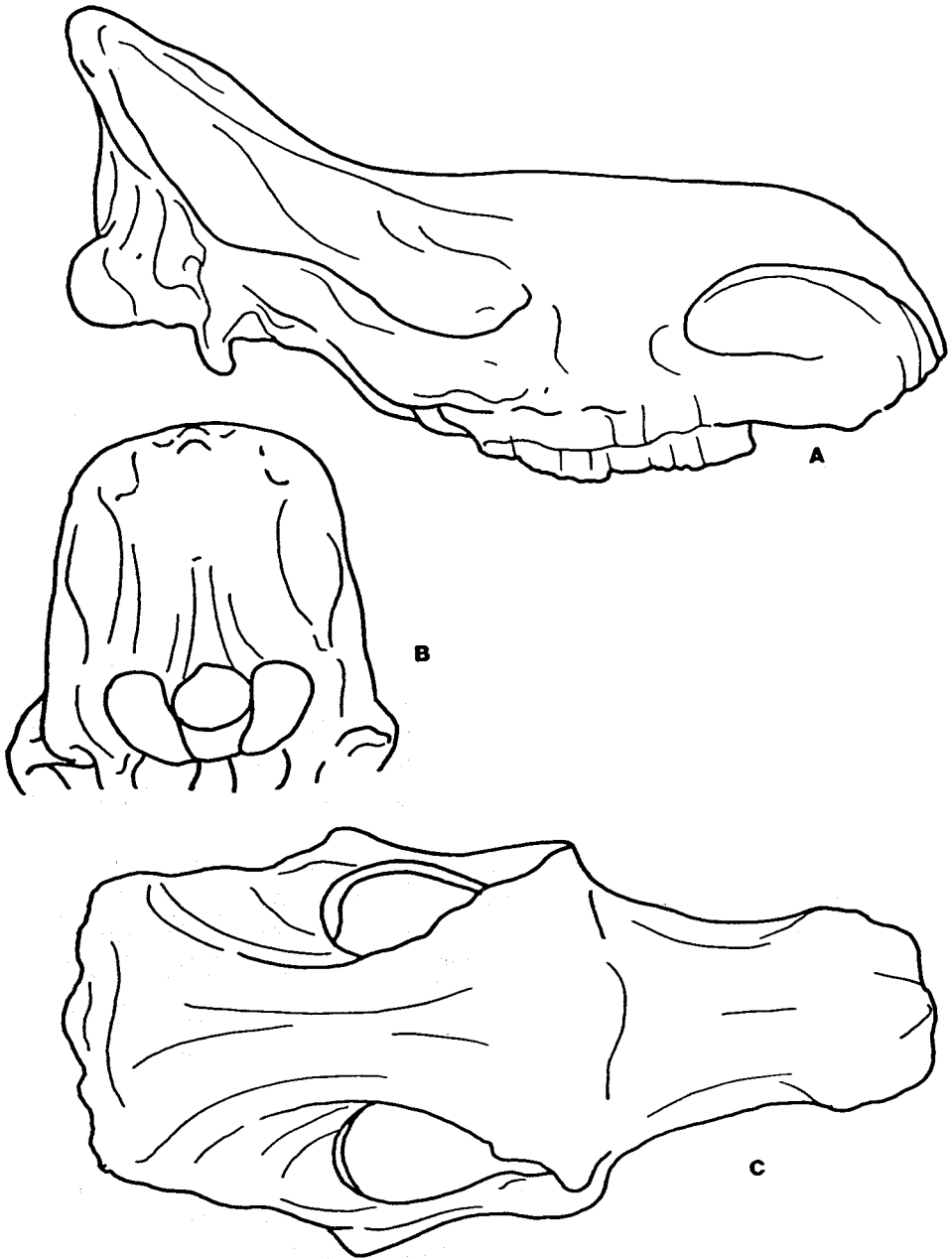


Fig. 1 — *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH). Cranio di un individuo di sesso maschile, proveniente dalla Siberia e conservato al Museo dell'Istituto di Geologia e Paleontologia di Firenze (IGF 1040). A = norma laterale; B = norma occipitale; C = norma superiore.

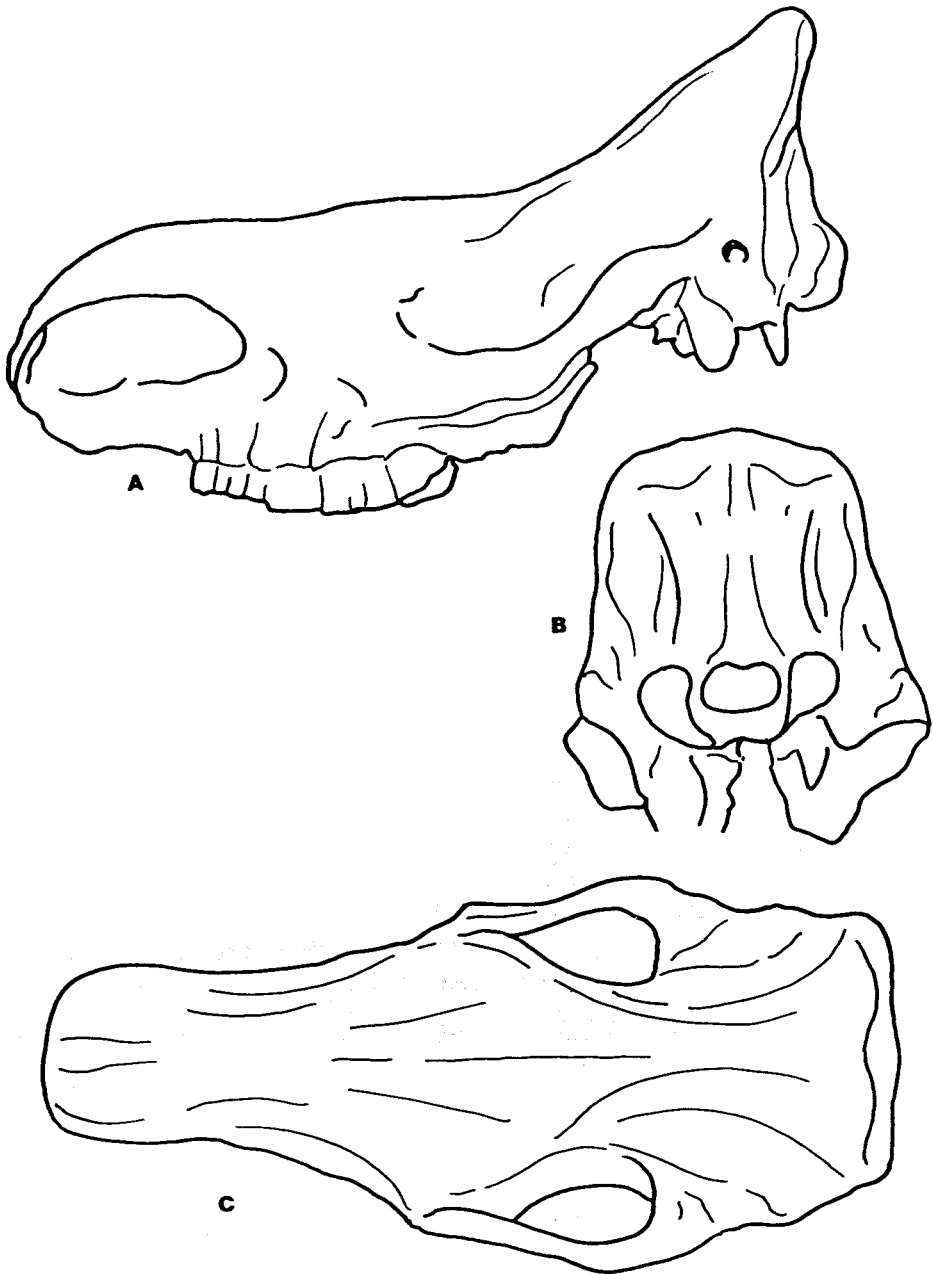


Fig. 2 — *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH). Cranio di un individuo di sesso femminile, proveniente dalla Siberia e conservato al Museo dell'Istituto di Geologia e Paleontologia di Firenze (IGF 16495). A = norma laterale; B = norma occipitale; C = norma superiore.

le fosse di inserzione muscolare ai lati dell'occipitale e sotto la cresta nucale siano poco profonde; anche il minor sviluppo della muscolatura potrebbe, in questo caso, assumere un analogo valore indicativo.

4. — OSSERVAZIONI SISTEMATICHE.

Il cosiddetto « rinoceronte lanoso » è specie ampiamente diffusa nel Pleistocene medio superiore e soprattutto superiore dell'Europa e dell'Asia ed è tradizionalmente considerata come la forma a più alto livello evolutivo tra i rinoceronti fossili dell'Eurasia.

Questa forma viene individuata per la prima volta da PALLAS (1773) in vari resti, fra cui alcuni bei crani provenienti dalla Siberia, per i quali l'Autore istituisce la specie *Rhinoceros lenensis*. Successivamente, BLUMENBACH (1799) fonda la specie *Rhinoceros antiquitatis* per resti, provenienti dall'Europa occidentale, che presentano tratti morfologici assai simili a *Rhinoceros lenensis*.

FISCHER DE WALDHEIM (1811) conia, per resti con analoghe caratteristiche, la specie *Rhinoceros tichorbinus*, nome ripreso in epoca immediatamente successiva da CUVIER (1812).

Un quarto nome attribuito al « rinoceronte lanoso » è quello di *Rhinoceros Pallasii* istituito da DESMAREST nel 1822. Le denominazioni di Pallas ⁽¹⁾ e di Desmarest peraltro successiva, furono ignorate dalla quasi totalità degli Autori; mentre quelle di Blumenbach e Fischer, da molti attribuita a Cuvier, trovarono ampia utilizzazione presso i paleontologi. Tuttavia, come già fatto osservare da FALCONER (1868), la denominazione specifica di Blumenbach trova ampio riscontro tra i paleontologi dell'Europa centro-settentrionale e della Russia, mentre in Europa meridionale e in special modo in Francia e in Italia viene utilizzata la denominazione di Fischer. Riguardo a quest'ultima vi è inoltre da aggiungere che « *Tichorbinus* » viene elevato a rango di genere (o sottogenere) da BRANDT (1849). Tale Autore, infatti, ritiene che i caratteri individuati in « *Tichorbinus* » siano riscontrabili anche in

(1) A proposito della denominazione di PALLAS (1773) « *Rhinoceros lenensis* », va precisato che tale nome specifico è stato ripreso nel 1933 da JACOBSEN, il quale ne riconosce la validità in quanto avente la priorità rispetto alle altre di uso corrente fra i paleontologi. Tale reintroduzione di *Rhinoceros lenensis* nella nomenclatura paleontologica, essendo stata fatta in data anteriore al 1962, anno in cui nel XV Congresso Internazionale sulla nomenclatura zoologica vennero stabilite le norme relative al *nomen oblitum*, dovrebbe rendere a tutt'oggi valida la denominazione di Pallas. Riteniamo tuttavia che non si possa ignorare la scarsissima diffusione che tale nome ha avuto per una specie che, fra l'altro, gode di varie centinaia di segnalazioni e che, pertanto, *Rhinoceros lenensis* debba essere definitivamente tralasciato.

Vi è inoltre da osservare che tra i crani ascritti da Pallas a « *Rhinoceros lenensis* », l'esemplare più completo proviene dalla zona del fiume Chikoi, probabilmente da orizzonti vicini per età ai livelli inferiori del Monte Tologoi. Negli orizzonti più recenti di tale Monte sono stati trovati i resti di *Coelodonta tologoiensis* BELIAEVA, forma con la quale il cranio suddetto presenta alcune affinità.

« *Rhinoceros* » *mercki* KAUP, e colloca il rinoceronte di Merck e il « rinoceronte lanoso » nel genere « *Tichorbinus* », pur facendo rilevare come, date le affinità presentate da queste due forme rispetto agli altri rappresentanti del genere « *Rhinoceros* », il rango possa essere anche sottogenerico.

Lo stesso BRANDT, nel 1877, ribadisce come a « *Tichorbinus* » sia da attribuirsi valore generico o sottogenerico, anche se sembra propendere per il secondo; rigetta quindi la specie di Fischer e accetta la denominazione di Blumenbach. A questo proposito vi è da osservare che BRANDT (1877) riconosce in « *Rhinoceros lenensis* » di Pallas una specie valida, ma ritiene che il nome specifico proposto da Blumenbach, pur non avendo la priorità, debba preferirsi in quanto ampiamente noto ed utilizzato dai paleontologi.

Per tutto il secolo XIX e gran parte del XX per i resti di « rinoceronte lanoso » vengono generalmente utilizzati i due nomi specifici di *Rhinoceros tichorbinus* e *Tichorbinus antiquitatis*, mentre minor utilizzo ha il nome generico di *Coelodonta*. Tale genere fu istituito da BRONN (1831) per una serie dentaria superiore con molari e premolari scarsamente usurati, provenienti dalla Germania occidentale, per i quali il paleontologo fondò la specie *Coelodonta Bojei*. La diagnosi della specie ed i caratteri presentati dai denti corrispondono a quelli caratteristici di « *antiquitatis* »; il nome generico di *Coelodonta*, non potendo essere considerato *nomen oblitum* ed avendo la priorità, è quindi quello da utilizzarsi per la specie « *antiquitatis* », come del resto si riscontra presso la quasi totalità degli Autori più recenti.

Coelodonta presenta molteplici affinità, sia nei caratteri cranici che in quelli mandibolari, rispetto ai rappresentanti del genere *Dicerorhinus*; tuttavia la presenza di un setto nasale, che nell'adulto è completamente ossificato, ne giustifica una separazione a livello generico.

Recentemente LOOSE (1975), ponendo l'accento sulle indubbie affinità che da un canto legano fra loro le specie di *Dicerorhinus* e *Coelodonta antiquitatis* e dall'altro distinguono queste forme in maniera sensibile rispetto ai rappresentanti dei generi *Ceratotherium* e *Diceros* (peraltro assai affini tra loro) propone la suddivisione della sottofamiglia *Dicerorhininae* nelle due tribù dei Dicerorhinini (*Dicerorhinus* e *Coelodonta*) e dei Dicerotini (*Ceratotherium*, *Diceros*).

In effetti, gli elementi cranici considerati da LOOSE (1975) distintivi delle due tribù, e dati essenzialmente dallo sviluppo e andamento dei nasali e dalla conformazione delle estremità rostrale, possono giustificare la separazione dei *Dicerorhininae* in due gruppi distinti.

Il genere *Coelodonta* è stato per lungo tempo considerato monotipico e solo in tempi relativamente recenti sono state ad esso ascritte due nuove specie: *Coelodonta « nibowanensis »* della Cina settentrionale e *Coelodonta tologoiensis* BELIAEVA (1966) dell'Asia nord-orientale.

L'attribuzione e la validità della specie *Coelodonta nibowanensis* sono da considerarsi problematiche in quanto tale denominazione si deve a due diversi autori sulla base di diagnosi relativamente sommarie. KAHLKE utilizza per primo tale denominazione (1965, *vide* Kalke 1969) e riferisce a *Coelodonta nibowanensis* resti

di varie località della Cina provenienti da giacimenti databili alla fine del Pleistocene inferiore o agli inizi del Pleistocene medio inferiore.

CHOW BEN SHUN (1978), ignorando le pubblicazioni di Kahlke, istituisce la specie *Coelodonta nibowanensis* per le forme di piccola statura e cranio allungato della regione nord-occidentale e nord-orientale di Hopei, comprendendo in esse anche resti provenienti da alcune delle località citate da KAHLKE (1969).

È comunque indubbio come al passaggio Pleistocene inferiore-Pleistocene medio, esistano delle forme riferibili al genere *Coelodonta*, che presentano caratteri arcaici.

Forme di rinoceronte con caratteri affini a *Coelodonta antiquitatis* erano già state riconosciute da TEILHARD DE CHARDIN e PIVETEAU (1930) a Nihowan (= *Rhinoceros* cf. *tichorinus*), da TEILHARD DE CHARDIN e PEI (1941) a Choukoutien 13 (= *Rhinoceros tichorinus*) e a Choukoutien 9 (TEILHARD, de Chardin, 1936). I resti rinocerontini riferibili a *Coelodonta* che provengono da queste località, sono rappresentati per lo più da serie dentarie incomplete o denti isolati e da poche ossa dello scheletro postcraniale. La morfologia dei premolari e molari ha elementi tipici di *Coelodonta*, riconoscibili ad esempio nella presenza di una crista e un crochet robusti che chiudono la medifossetta in stati di usura relativamente precoci; nell'andamento di paracono e metacono segnati da pieghe evidenti, pur essendo quella del paracono relativamente sporgente. Permangono, tuttavia, elementi arcaici, costituiti dalla persistenza di un cingolo relativamente sviluppato e da valli che si chiudono inferiormente abbastanza vicine al colletto, indice questo di una ancor scarsa ipsodontia. Inoltre, i denti di latte e soprattutto quelli inferiori definitivi, sono proporzionalmente più lunghi e stretti.

Oltre ai resti ora menzionati, andrebbero ascritti, secondo KAHLKE (1969), a *Coelodonta nibowanensis* anche quelli di Gunghe (CHOW BEN SHUN e LIU, 1959) e di Lingyi, comprendenti anche un cranio (CHOW MINCHEN e CHOW BEN SHUN 1959 e 1965; YOUNG 1935). I dati derivanti dall'esame del materiale di questi giacimenti consentono di definire alcuni caratteri che giustificano il riconoscimento, in questi rinoceronti della Cina, di una forma a sé stante in cui sono già presenti i tratti morfologici essenziali del genere *Coelodonta*, ma non sono stati ancora raggiunti i livelli evolutivi, né realizzati appieno gli adattamenti tipici delle forme sia asiatiche che europee del tardo Pleistocene.

Nella morfologia cranica, infatti, anche se si riscontrano alcune somiglianze ad esempio nell'andamento dei parietali rispetto ai frontali e nell'inclinazione dell'occipitale (pur essendo il profilo dorsale del cranio globalmente più piatto), i nasali sono, per contro, piuttosto stretti e debolmente ricurvi in avanti con conseguente scarsa robustezza della regione rostrale.

Tali forme sono inoltre caratterizzate da dimensioni relativamente modeste e da arti piuttosto slanciati, in cui sembra siano relativamente sviluppati adattamenti cursori.

L'insieme dei tratti morfologici riconoscibili in questa "specie" la devono quindi far considerare forma primitiva nell'ambito del genere.

Coelodonta tologoiensis è stata istituita da BELIAEVA (1966) per numerosi resti appartenenti a più individui raccolti da livelli riferiti all'Eopleistocene (?) del giacimento del Monte Tologoi nella Transbaikalia (Mongolia settentrionale).

Questa forma è caratterizzata da crani con nasali piuttosto larghi, soprattutto se posti in relazione a quelli di *Coelodonta nibowanensis*, e sensibilmente curvati verso il basso, avvicinandosi in tal modo ai tratti morfologici tipici di *Coelodonta antiquitatis*, pur senza raggiungere un pari sviluppo del rostro.

Caratteri primitivi sono tuttavia ancora riconoscibili nello scarso sviluppo del neurocranio in rapporto allo splancnocranio, nei parietali ancora scarsamente rialzati sul piano dei frontali, nei condili portati quasi orizzontalmente, nonché nelle dimensioni corporee ancora relativamente piccole e nella struttura degli arti piuttosto esili e slanciati.

Come rilevato da BELIAEVA (1966) questa specie è infatti caratterizzata da ossa lunghe assai meno massicce se rapportate a quelle delle forme più recenti riferibili a *Coelodonta antiquitatis*. Parrebbe inoltre che nella specie transbaikalica si siano sviluppate (BORSUK BIALYNICKA, 1973) le maggiori capacità cursorie nell'ambito del genere; tale specie infatti presenta un sensibile allungamento di radio e tibia rispetto ai primi rappresentanti del genere *Coelodonta*. Questa tendenza si invertirebbe nei tipici rappresentanti di *Coelodonta antiquitatis* in funzione dei più specifici adattamenti e dell'acquisizione di caratteri più marcatamente graviportali, che comportano il parallelo accorciamento dello zeugopodio rispetto allo stilopodio.

Nell'ambito delle forme più evolute del genere, che vengono riferite alla specie *Coelodonta antiquitatis*, sarebbero riconoscibili, sia in Europa che in Asia, due diversi stadi evolutivi.

Secondo CHOW BEN SHUN (1978), le forme più evolute del Pleistocene superiore (che l'Autore riferisce globalmente a *Coelodonta antiquitatis antiquitatis*), sarebbero precedute in Asia da una forma a caratteri moderatamente arcaici che

(?) Purtroppo non sono del tutto chiari i rapporti stratigrafici intercorrenti tra i giacimenti a *Coelodonta nibowanensis* e quello del Monte Tologoi, la cui età non è stata ancora definita con precisione. KAHLKE (1969) considera i livelli a *Coelodonta tologoiensis* dal Monte Tologoi del « primo post-Villafranchiano » ritenendo possibile, se pur con dubbio, un loro riferimento all'Eopleistocene superiore (BELIAEVA, 1966); ciò risulterebbe possibile in base alle correlazioni proposte da NIKIFOROVA (1974), mentre per altri autori (ALEXEEVA, 1974) l'Eopleistocene non comprenderebbe il Pleistocene medio inferiore. ERBAYEVA (1974), indica per lo stesso giacimento, un generico « Early Anthropogene ». In realtà il giacimento di Tologoi comprende due diversi complessi faunistici di cui l'inferiore, caratterizzato da una fauna villafranchiana, rientrerebbe, secondo VANGENGHEIM e ZAZHIGIN (1974), nel complesso faunistico di Chikoi (Villafranchiano medio inferiore); il grado evolutivo raggiunto dagli esemplari di *Villanya* potrebbe tuttavia suggerire un'età più recente per questa fauna rispetto a quella della località tipica di Berengovaia. La fauna a *Coelodonta tologoiensis* dei livelli superiori del Monte Tologoi, sarebbe da considerarsi equivalente al complesso faunistico di Tiraspol (VANGENGHEIM e SHER, 1970; GROMOV, 1970) la cui fauna, come noto, è considerata da alcuni autori di età « mindeliana », da altri avvicinabile a faune dell'interglaciale precedente od addirittura successivo (NIKIFOROVA, IVANOVA e KOSTANTINOVA, 1970).

il paleontologo cinese denomina *Coelodonta antiquitatis yenshanensis*. Questa sottospecie si interporrebbe, nel trend evolutivo, fra *Coelodonta nibowanensis* e *Coelodonta antiquitatis antiquitatis*. GUERIN (1981) riconosce, anche nell'ambito dei rinoceronti lanosi dell'Europa, due forme di cui la più primitiva: *Coelodonta antiquitatis praecursor* GUERIN 1981 del Pleistocene medio superiore è fra l'altro caratterizzata, rispetto alla forma tipica del Pleistocene superiore, da dimensioni mediamente minori e arti meno massicci.

I resti ipoteticamente riferibili a questa forma sono costituiti per la maggior parte da denti e porzioni dello scheletro postcraniale (CHALINE, 1972; CHAUVIRÉ, 1962; JOLY, 1965; GUERIN, 1972, 1973, 1978; DAVID e PRAT, 1965; KAHLKE, 1963, 1969; MUSIL, 1969 in BARTA *et al.*, (1969); SICKENBERG, 1962; WERNERT, 1957; WOLDSTEDT, 1954 ecc.), da alcuni resti mandibolari (CHOUCHARD, 1961; CHALINE, 1972; DAVID e PRAT, 1965; GUERIN, 1973); l'unico frammento cranico noto è quello del giacimento di La Fage, Aven I (GUERIN, 1973) scelto dall'Autore come tipo per la sottospecie.

L'analisi comparativa di questi resti consente di individuare elementi interpretabili come caratteristici di forme che hanno raggiunto un livello evolutivo non molto elevato nell'ambito di *Coelodonta antiquitatis*.

I dati ricavabili dall'esame del cranio sono assai scarsi e rivestono valore puramente indicativo, data la frammentarietà dell'esemplare di La Fage. Tuttavia, pur tenendo conto dell'ampia variabilità che i rappresentanti di *Coelodonta antiquitatis* presentano in relazione a variazioni individuali di sesso, di sviluppo ontogenetico e fra popolazioni geograficamente distinte, il cranio di La Fage sembra distinguersi per una diversa posizione dei condili che risultano meno ruotati in basso sul piano occipitale, arcata zigomatica poco inclinata e orbite portate in posizione avanzata.

Anche i resti mandibolari sono scarsi e per di più riferibili ad individui giovanili; parrebbe tuttavia che nei primi rappresentanti europei di *Coelodonta antiquitatis* la sinfisi si mantenga relativamente corta e che le branche orizzontali siano proporzionalmente più alte e meno spesse.

Nella dentatura, come fatto rilevare da GUERIN (1973, 1981), i tratti essenziali sono dati dalla tendenza ad una minore ipsodontia, riscontrabile soprattutto nei molari inferiori, e in lievi variazioni delle proporzioni e dimensioni, con molari inferiori più grandi.

GUERIN (1981) fa inoltre osservare come lo scheletro postcraniale di questa forma presenti ossa lunghe piuttosto esili. In effetti, per proporzioni delle singole ossa e per rapporti dimensionali fra le diverse parti degli arti, tale forma presenta caratteri intermedi fra i primi rappresentanti del genere *Coelodonta* e le forme più tarde di *Coelodonta antiquitatis*, avvicinandosi, comunque, maggiormente a queste ultime.

Coelodonta antiquitatis del Pleistocene medio superiore conserva, infatti, ancora una certa attitudine cursoria, che viene ulteriormente perduta nelle forme del Pleistocene superiore, nelle quali si assiste ad un accorciamento dei meta-

carpali e dei metatarsali ed un allungamento proporzionalmente maggiore, anche se di poco, dell'omero in rapporto al radio.

Il Pleistocene superiore è caratterizzato, in tutto il vastissimo areale di distribuzione del « rinoceronte lanoso », da forme a caratteri fortemente evoluti. Le dimensioni raggiungono taglia rilevante con acquisizione di marcati caratteri di robustezza; il cranio è massiccio con nasali larghi e fortemente ricurvi che formano un rostro assai robusto; la posizione dei condili indica come la testa fosse nettamente portata verso il basso.

L'ampiezza dell'areale di distribuzione che, come è noto, si estende a tutta l'Europa, la Siberia, la Cina del Nord e del centro fino alla Corea, porta a dubitare dell'effettiva omogeneità delle popolazioni di *Coelodonta antiquitatis* su questo vasto territorio ed indurrebbe a pensare ad una separazione in razze geografiche.

In effetti le forme dell'Europa occidentale e quelle della Russia Europea parrebbero presentare alcuni caratteri distintivi in rapporto alla forma siberiana e a quella cinese.

I crani della forma europea presentano, mediamente, un maggiore allargamento della regione occipitale in rapporto alla lunghezza basale e hanno aspetto globalmente più massiccio; la tendenza ad una maggiore robustezza delle forme europee parrebbe riscontrabile anche negli arti.

Il tentativo di individuare caratteri differenziali tali da giustificare una separazione a livello razziale tra le forme europee e asiatico-siberiane, incontra, tuttavia, notevoli difficoltà in quanto tutte le popolazioni del Pleistocene superiore hanno raggiunto un alto livello evolutivo, con l'acquisizione di uniformi caratteri di base. A ciò si deve aggiungere la variabilità indotta nella morfologia cranica sia da fenomeni di accrescimento allometrico, sia dal dimorfismo, che, come si è visto, presenta ampia sovrapposizione morfologica tra i due sessi. Tali fattori determinano nell'ambito delle popolazioni fluttuazioni delle proporzioni craniche. Ulteriori complicazioni sono date dalla mancanza di precise indicazioni stratigrafiche per la maggior parte dei resti della Siberia, per cui alcuni caratteri distintivi di queste forme rispetto a quelle europee potrebbero essere imputati a variazioni dovute a fattori cronologici invece che spaziali.

Bisogna osservare, infatti, come alcuni dei caratteri sia cranici che delle ossa lunghe (cranio e arti più slanciati) scelti come indicativi di una tendenza alla separazione tra forme europee ed asiatiche, siano anche quelli soggetti a modificazioni nel passaggio tra le forme del Pleistocene medio e quelle del Pleistocene superiore. Soltanto un attento esame del materiale ed uno studio biometrico attualmente in corso, potranno chiarire la presenza o meno di effettive differenziazioni.

GUERIN (1981) individua alcune variazioni nella dentatura e negli arti delle forme europee in rapporto a quelle asiatiche; in base ai dati riportati dal paleontologo francese si può dire che le differenze siano rappresentate essenzialmente dalle diverse proporzioni, che nei due gruppi di forme, ha lo sviluppo relativo delle serie dentarie superiore ed inferiore, nonchè nel minor sviluppo che, nelle forme asiatiche, le epifisi delle ossa lunghe hanno in rapporto alla diafisi.

Anche in questo caso si tratta di variazioni di scarsa entità ed il fatto che le popolazioni siberiane sembrino caratterizzate in media da arti più slanciati, potrebbe anche essere dovuto alla presenza di resti provenienti da orizzonti precedenti l'ultimo glaciale.

L'impossibilità di poter definire chiaramente l'esistenza o meno di due razze, l'una occidentale e l'altra orientale, nell'ambito dell'ampissimo areale di distribuzione della specie, non consente neppure di definire i rapporti filogenetici intercorrenti tra le diverse forme di questo genere. Dati di fatto che non sembrano discutibili, almeno allo stato attuale delle conoscenze, sono costituiti dalla presenza in Cina, alla fine del Pleistocene inferiore-inizi del Pleistocene medio, di una forma arcaica e dalla individuazione di due diversi stadi evolutivi nell'ambito di *Coelodonta antiquitatis*, di cui il meno evoluto corrisponde in Europa alla forma riferita da Guerin a *Coelodonta antiquitatis praecursor*, e in Asia alla forma riferita da Chow Ben Shu a *Coelodonta antiquitatis yenshanensis*.

Tenendo conto di questi dati si potrebbero formulare le seguenti ipotesi. Da *Coelodonta nihowanensis* si sarebbero originate in Asia forme riferibili a *Coelodonta antiquitatis*, di cui però non si ha documentazione precisa; queste forme agli inizi del Pleistocene medio avrebbero dato due linee evolutive, di cui una si sviluppa *in loco*, l'altra passa in Europa. In tali linee si inseriscono *Coelodonta antiquitatis yenshanensis* e le forme di *Coelodonta antiquitatis* più evolute dell'Eurasia da un lato e, dall'altro, la cosiddetta *Coelodonta antiquitatis praecursor* e *Coelodonta antiquitatis* più evoluta del Pleistocene superiore d'Europa.

In questo quadro, come del resto rilevato da GUERIN, (1981), permangono alcuni elementi dubbi costituiti, tra l'altro da «*Coelodonta tologoiensis*»⁽³⁾ e dalla impossibilità, almeno al presente, di riconoscere effettive differenze razziali tra le popolazioni del Pleistocene superiore dell'Europa e dell'Asia.

Qualora *Coelodonta antiquitatis* del Pleistocene superiore debba considerarsi come un'unica forma in tutto l'areale, si presenta il problema di definire quale posizione abbiano, nel trend evolutivo che parte da *Coelodonta nihowanensis*, le forme di *Coelodonta antiquitatis* con caratteri meno evoluti dell'Europa e dell'Asia. Si potrebbe ipotizzare che, già alla sua origine, *Coelodonta antiquitatis* avesse un vasto areale di diffusione, con ampi scambi tra le varie popolazioni, tra le quali si potrebbero distinguere, agli estremi dell'area, *Coelodonta antiquitatis praecursor* e *Coelodonta antiquitatis yenshanensis*.

(3) *Coelodonta tologoiensis* del Monte Tologoi proviene da livelli la cui cronologia, come già accennato, non è ancora chiaramente definita e pertanto non è possibile riconoscere con certezza i rapporti stratigrafici intercorrenti fra questa forma della Transbaikalia e quella, probabilmente più antica, di Nihowan, nè chiarire se le differenze fra queste riscontrate possono far interpretare *Coelodonta tologoiensis* come uno stadio più evoluto o come una forma appartenente ad un ramo laterale di questa linea evolutiva. Non si può, infatti, escludere che la forma di Tologol rappresenti una popolazione locale, dal momento che i complessi faunistici di questo giacimento presentano, almeno inizialmente, caratteri di endemicità (VANGENGHEIM e ZAZHIGIN, 1974).

Le differenze tra queste forme potrebbero essere imputate a variazioni clinali indotte dalle indubbe differenze geologiche ed ambientali. Su tutto l'areale sarebbe continuato il processo evolutivo che avrebbe portato alle popolazioni di *Coelodonta antiquitatis* dell'ultimo glaciale, tra le quali il mescolamento genetico era tale da non consentire una separazione a livello razziale dei singoli demi.

Purtroppo non è stato possibile esaminare in modo soddisfacente tutto il materiale del Pleistocene medio della Russia europea e dell'Asia occidentale, in modo da poter verificare se tali resti possano costituire un *trait-d'union* tra *Coelodonta antiquitatis precursor* e *Coelodonta antiquitatis yenshanensis*. Un'ultima ipotesi, anche se meno credibile, vedrebbe la formazione delle due linee evolutive europee ed asiatiche ed il loro evolversi in areali inizialmente distinti, che successivamente si ampliano fino a sovrapporsi, consentendo il rimescolamento genetico delle forme, non ancora distinte a livello specifico.

5. — OSSERVAZIONI SULLA PALEOECOLOGIA DI *COELODONTA ANTIQUITATIS*.

Coelodonta antiquitatis è tradizionalmente considerato un pascolatore, abitante di steppa, savana o al più prateria. Indicatori in tal senso sono indubbiamente elementi quali la forte ipsodontia e l'abbondanza di cemento nei molari, la posizione dei condili ed i rapporti angolari tra le varie parti del cranio che determinano un portamento della testa verso il basso. Tali caratteri e la tendenza graviportale degli arti, riconoscibile nelle forme più evolute del Pleistocene superiore, avvicinano, come già rilevato da diversi autori, il rinoceronte lanoso alla specie vivente *Ceratotherium simum*, pascolatrice per eccellenza.

Essendo, come noto, le due forme distanti dal punto di vista filogenetico, tali analogie devono considerarsi come prodotto di evoluzione convergente per specializzazione a biotopi simili.

Il tipo di vegetazione che doveva caratterizzare l'habitat preferenziale della specie è stato oggetto di molteplici interpretazioni; ad esempio già BRANDT (1877), riferendosi alle forme siberiane, ne mette in risalto il carattere freddo; KAFKA (1913) considera *Coelodonta antiquitatis* animale di prateria; NOWAK *et alii* (1930) di tundra o taiga; ZEUNER (1934) pone in evidenza come le forme della Starunia abitassero zone di tundra; WERNERT (1957) ritiene che il biotopo del rinoceronte lanoso di Achenheim fosse rappresentato da foresta aperta con analogie con la taiga, forse al margine di zone di steppa fredda; GUERIN (1970) considera la specie caratteristica di una prateria fredda, con molti alberi che, secondo l'Autore, potrebbe corrispondere ad una zona di transizione tra tundra e taiga. Lo stesso Autore (GUERIN, 1981) conclude la sua analisi sugli adattamenti ecologici di *Coelodonta antiquitatis* definendola specie di steppa che può trovarsi anche in foreste aperte e raramente in foreste chiuse e, ritenendo che sia ugual-

mente adattata sia ad un clima subartico che ad un clima di foresta mediterranea, ne esclude il carattere « freddo ». LOOSE (1975) considera la specie tipica di steppa fredda, come dimostrerebbe la sua maggiore frequenza nei giacimenti riconducibili a steppe fredde e aride dell'Asia centrale, ma la ritiene anche dotata di una certa valenza ecologica tale da consentirle la vita anche in foreste a conifere.

Gli adattamenti di *Coelodonta antiquitatis* e soprattutto le sue abitudini alimentari, sono stati analizzati anche sulla base dei resti vegetali trovati nelle fosse dei denti e nello stomaco degli esemplari integralmente conservati.

I vari studi effettuati (SCHMALHAUSEN, 1876; BRANDT, 1877; TOLMACHOFF, 1929; STACH, 1930; ELHAI e JOURNASE, 1969; GARUTT, 1970; LAZAREV e TIRSKAYA, 1975) hanno messo in luce come la specie si adatti, sostanzialmente, a cibarsi sia di erbe, con prevalenza di graminacee, sia di cespugli, che di corteccia d'alberi e più raramente di foglie e germogli. È da osservare, inoltre, come diversi tipi di alimentazione caratterizzino forme provenienti da diversi distretti geografici, in relazione ai vari biotopi tipici di ciascuna regione. È quindi evidente che anche le forme di *Coelodonta antiquitatis* della seconda metà del Pleistocene superiore non avevano geneticamente esaurito capacità di adattamento ad ambienti relativamente diversi e che, inoltre, la valenza ecologica della specie doveva mantenersi relativamente alta.

Come già fatto osservare in precedenza, l'enorme diffusione areale in zone che vanno dall'area mediterranea, caratterizzata anche durante le fasi più fredde del glaciale da un clima relativamente mite, alle coste dell'Atlantico, all'Inghilterra, dove vi sono rari ambienti simili a tundra o taiga, all'Europa centrale con le sue foreste di conifere, all'Europa settentrionale e all'Asia dove dominano zone di steppa fredda e arida, deve aver indotto l'istaurarsi, nelle diverse popolazioni, di specializzazioni e adattamenti a carattere locale, determinando la variabilità riscontrata all'interno della specie.

È comunque indiscutibile che almeno alle forme della seconda metà del Pleistocene superiore debba essere ascritto un certo carattere « freddo »; infatti se è vero che la specie compare ad esempio anche nelle dense foreste a latifoglie della Cueva de Toll (DONNER e KURTEN 1958, ALTUNA 1963), la grande maggioranza dei reperti proviene da zone a latitudini più alte e di ambiente nettamente continentale.

Si può pertanto concludere che le forme più tarde di *Coelodonta antiquitatis* erano adattate prevalentemente a zone di steppa e prateria fredda, ma esistevano popolazioni che abitavano anche zone di tundra al limite con la taiga, altre le foreste di conifere aperte, pochi e sporadici gruppi, probabilmente originatesi dalle popolazioni che nel Pleistocene inferiore abitavano l'Europa centrale e la Francia, si erano infine spinti più a Sud ed adattati anche a zone di foreste più o meno fitte.

È da osservare a questo proposito che la penetrazione di tali popolazioni nell'area mediterranea pare sia avvenuta durante l'ultimo glaciale e quindi parallelamente allo spostarsi delle zone vegetazionali in seguito alla variata distribuzione delle fasce climatiche.

6. — CONCLUSIONI.

Coelodonta antiquitatis del Monte Circeo fa parte dell'insieme di forme che rappresentano, nella seconda metà del Pleistocene superiore, il più alto livello evolutivo raggiunto dalla specie sia in Europa che in Asia.

Le variazioni riscontrate in questo insieme di forme, e forse indotte da variazioni ambientali, sono assimilabili ad un cline di razze che vede ai due estremi dell'areale forme a maggior grado di differenziazione. Tali popolazioni sono verosimilmente il prodotto di un processo evolutivo che ha visto un progressivo adattamento agli ambienti aperti e ad attitudini pascolatorie, come indicherebbero l'aumento della mole corporea e dell'ipsodontia dei molari, l'acquisizione di un portamento assai basso della testa, la perdita di attitudine cursoria degli arti a favore di strutture quasi graviportalì.

Allo stato attuale delle conoscenze, in mancanza di dati sufficientemente probanti e in attesa della conclusione degli studi di revisione del genere attualmente in corso, riteniamo di poter formulare, solo a livello di ipotesi di lavoro, il seguente schema evolutivo.

Da *Coelodonta nibowanensis* dell'Asia si origina, nel Pleistocene medio, una forma di *Coelodonta antiquitatis* a caratteri arcaici che dall'Asia si diffonde in un vasto areale con rappresentanti ancora primitivi, individuati come *Coelodonta antiquitatis precursor* in Europa da GUERIN (1981) e *Coelodonta antiquitatis yenshanensis* in Cina da CHOW BEN SHUN (1978). Queste forme dovevano presentare variazioni che portano già in questa fase a situazioni clinali, di cui le due « sottospecie » costituiscono i rappresentanti estremi. Nel Pleistocene superiore le popolazioni si evolvono più o meno parallelamente, con diverse velocità nell'acquisizione di caratteri più evoluti e specializzati, fino a dare le forme dell'ultimo glaciale. Nell'ambito di queste popolazioni esiste un'analogia situazione clinale. Le popolazioni che hanno già acquisito un adattamento a climi meno rigidi, migrano nelle regioni mediterranee in corrispondenza degli acmi climatici negativi.

Come già fatto osservare da molti autori, *Coelodonta antiquitatis* non raggiunge il continente americano, come invece accade per la maggior parte delle specie a carattere « freddo » con le quali coabita (mammut, yack, bue muschiato, renna). Il « rinoceronte lanoso », in effetti, è stato segnalato anche nel Nord America (BOULE, 1906; HERMANN, 1913; STACH, 1930), ma tali segnalazioni sono da considerarsi prive di fondamento. LOOSE (1975) fa osservare come *Coelodonta antiquitatis* sia presente con un maggior numero di popolazioni nelle regioni dell'Asia centro-orientale e sia, per contro, proporzionalmente meno diffusa nelle regioni più settentrionali dell'Asia orientale; una distribuzione opposta caratterizzerebbe invece la distribuzione del mammut nello stesso areale. Si potrebbe ipotizzare, quindi, che *Coelodonta antiquitatis*, trovando un habitat ideale nelle regioni dell'Asia centrale, sia stata scarsamente soggetta ad una spinta migratoria verso aree più settentrionali; bisogna notare inoltre come la specie, prima di

passare in Nord America, avesse ancora ampia possibilità di diffusione nei distretti settentrionali dell'Asia orientale.

La scomparsa nel « postglaciale » del « rinoceronte lanoso », come pure quella del mammoth, ed indirettamente del leone delle caverne, sarebbe stata causata, secondo KOWALSKI (1977 e 1980), in particolare dalla estrema riduzione, in questo periodo, dei biotopi di tundra e steppa sostituiti, senza soluzione di continuità, dalla taiga. Tale fenomeno non si sarebbe manifestato con pari intensità negli altri « interglaciali ». Altri autori considerano invece fattori predominanti nell'estinzione l'azione dell'uomo, altri ancora la semplice variazione di temperatura. Probabilmente all'estinzione della specie hanno concorso tutti questi fattori e in modo particolare la variazione delle condizioni climatiche con la progressiva riduzione dei biotopi ottimali rappresentati dalla steppa.

BIBLIOGRAFIA

- ABEL O. (1912) — *Über eine im Erwachs von Starunia in Galizien gefundene Nasbornleiche*. Verh. Zool. Bot. Ges., 62, 79-82, 1 fig., Vienna.
- AIRAGHI C. (1926) — *Considerazioni filogenetiche sui Rinoceronti d'Europa*. Riv. ital. Palcontologia, 32 (1-3), 23-46, Milano.
- ALEXEEVA L.I. (1974) — *La faune des mammifères villafranchiens en Europe de l'Est*. V° Congr. Néog. Médit. Lyon, Sept. 1971, 1 (78), 53-55, Lione.
- ALTUNA J. (1963) — *Primer ballazgo de Gloton (Golo gulo L.) en la peninsula Iberica*. Munibe, 15 (3-4), 128, 1 fig., San Sebastian.
- (1972) — *Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipuzcoa, con catalogo de los mamíferos cuaternarios del Cantabrio y del Pirineo occidental*. Munibe, 24 (1-2), 1-464, 72 figg., 28 tavv., San Sebastian.
- APOSTOL L. (1967) — *Etude du Rhinoceros à toison laineuse (Coelodonta antiquitatis Blum.) du Quaternaire de la région de Bucarest*. Trav. Mus. Hist. Nat. « Grigore Antipa », 7, 463-473, 2 figg., 6 tavv., Bucarest.
- ARSUAGA FERRARAS P.M. e AGUIRRE E.E. (1979) — *Rhinoceros lanudos en la provincia de Madrid (Coelodonta antiquitatis Blumenbach)*. Boll. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Geol), 77, 23-59, 23 figg., Madrid.
- BADOUX D. (1964) — *A mandible of the woolly rhinoceros, Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1803), from the Wieringermeer, Netherlands*. Säugetierkundl. Mitt., 14 (3) 212-214, 1 fig., Stoccarda.
- BARTA J., BUCHA V., DEMEK J., HORACEK J., BOHUMIL-KLIMA D., KOCI A., KUKLA J., LOZEC V., MACOUM J., MUSIL R., PELISEK J., SMOLI-KOUKA L. e VASKOVSKI I. (1969) — *Periglacial zone Loss und Paläolithikum der Tschechoslowakei*. VIII Congr. Int. Ass. Quat. Research, Tschechoslowakisch Akad. Wissen, Geografisches Inst., 157 pagg., 51 figg., 3 tabb., Brno.
- BELIAEVA E.I. (1939) — *Ob ostatkach iskopaemogo nosoroga iz okrestnostej g. Rybinska*. Bjull. Kom. Izuc. Cetvert. Perioda, 5.
- (1954) — *Nuovi dati sui rinoceronti del Kazakistan*. Lav. Inst. Paleont. Accad. Sci. U.R.S.S., 47, 24-54, 5 figg., 5 tabb., 5 tavv., Mosca (in russo).

- (1957) — *Aperçu sommaire sur les faunes tertiaires des mammifères terrestres de l'U.R.S.S.* Curtillos y Conferencias, Inst. « Lucas Mallada », 4, 143-149, Madrid.
- (1964) — *Some results of research on Tertiary land mammal faunas of Soviet Union.* Int. Geol. Congr. XXII sess., 14-25, 3 tabb., Mosca (in russo).
- (1966) — *Rhinocerotidae.* In VAGENGEIM et alii (1966), *Eopleistocene Mammals of western Transbaikalia.* Trudy Geol. Inst., 152, 92-143, 39 figg., 35 tabb., Mosca (in russo).
- BLACK D., TEILHARD DE CHARDIN P., YOUNG C. e PEI W.C. (1933) — *Fossil Man in China.* Mem. Geol. Surv. China (A), 11, 1-58, Pechino.
- BLAINVILLE DE DUCROTAY H.M. (1839-1864) — *Ostéographie des Mammifères. Des Rhinocéros.* Baillière e Fils ed., 3, 232 pagg., 14 tavv., Parigi.
- BLANC C.A. (1937) — *Fauna ad ippopotamo ed industrie paleolitiche nel riempimento delle grotte litonane del monte Circeo. I. La grotta delle Capre. II. La grotta del Fossellone.* Rend. Accad. Naz. Lincei, ser. 6°, 25 (1-2), 88-93, 1 fig., Roma.
- (1954) — *Reperti fossili Neandertaliani nella grotta del Fossellone al Monte Circeo: Circeo IV.* Quaternaria, 1, 171-175, Roma.
- (1956) — *Sur le Pléistocène de la région de Rome: stratigraphie-paléocologie-archéologie préhistorique.* Atti IV Congr. I.N.Q.U.A., Roma-Pisa, 1953, 2, 1097-1118, 15 figg., Roma.
- (1958) — *Torre in Pietra, Saccopastore e Monte Circeo. La cronologia dei giacimenti e la paleogeografia quaternaria del Lazio.* Boll. Soc. Geograf. It., 8 (4-5), 196-214, 1 fig., Roma.
- BLANC A.C. e SEGRE A.G. (1953) — *Excursion au Mont Circe. Le volcan latial — La Plaine Pontine — Le Mont Circe. II — Le quaternaire du Monte Circeo.* IV. Congr. Int. I.N.Q.U.A., Roma-Pisa 1953, 20-31, 3 figg., Roma.
- BLUMENBACH J.F. (1799) — *Handbuch der Naturgeschichte.* 6 XVI+732 pagg., Göttingen.
- (1803) — *Specimen archaeologiae telluris terrarumque imprimis Hannoveranarum.* Comment. Soc. Göttingen., 15, 132-156, 3 tavv. Abstr. Göttingische gelehrte Anz., 1801, 1977-1984, Göttingen.
- (1825) — *Handbuch der Naturgeschichte.* 11° ed., 12, 668 pagg., 2 tavv., Göttingen.
- BOUCHUD J. (1966) — *Les Rhinocéros.* In LAVOCAT R. (1966) *Faunes et flores préhistoriques de l'Europe occidentale.* 174-193, 10 figg., 3 tabb., Parigi.
- BONIFAY E. (1962) — *Les terrains quaternaires dans le Sud-Est de la France.* Publ. Inst. Préist. Univ. Bordeaux, 194 pagg., 9 tabb., 48 figg., Bordeaux.
- BONIFAY M.F. (1961 A) — *Les Rhinocéros à narines cloisonnées de l'aven de Coulon (Gard).* Bull. Mus. Anthropol. Prehist. Monaco, 8, 40 pagg., 14 tabb., 17 figg., Monaco.
- BORSUK BIALYNICKA M. (1973) — *Studies on the Pleistocene rhinoceros Coelodonta antiquitatis (Blumenbach).* Paleont. Polonica, 29, 3-94, 13 figg., 50 tabb., 23 tavv., Warsaw.
- BOULE M. e VILLENEUVE L. DE (1906) — *Les grottes de Grimaldi.* 1 (3), 157-362, 30 figg., 28 tavv., Monaco.
- (1910) — *Les grottes de Grimaldi (Baoussé Rousse).* Imprimerie de Monaco édit., 1 (3), 157-362, 20 figg., 38 tavv., Monaco.
- BOULE M., BREUIL H., LICENT F e TEILHARD DE CHARDIN P. (1928) *Le Paléolithique de la Chine.* Archiv. Inst. Paléont. Hum. Mem., 4, 138 pagg., 53 figg., 30 tavv., Parigi.

- BRANDT J.F. (1849) — *De Rhinocerotis Antiquitatis seu Tichorini seu Pallasii structura esterna et osteologica observationes, reliquis quae in museis Petropolitanis servantur erutae*. Mem. Acad. Imper. Sci. Petersbourg, ser. 6, 5 (2), 125-530, 25 tavv., Berlino.
- (1877) — *Versub einer monographie der Tichorbinene Nashörner nebst Bemerkungen über Rhinoceros leptorhinus Cw.* Mém. Acad. Imper. Sci. St. Petersbourg, ser. 7, 24 (4), 135 pagg., 11 tavv., Pietroburgo.
- (1878) — *Tentamen synopsos Rhinocerotidum viventium et fossilium*. Mém. Acad. Imper. Sci. St. Petersbourg, ser. 7, 26 (5), II + 66 pagg., Pietroburgo.
- (1879) — *Nachträgliche Bemerkungen zur monographie der tichorbinen Nashörner*. Bull. Acad. Imper. Sci. St. Petersbourg, 25, 260-265, Pietroburgo.
- BRONN H.G. (1831) — *Ueber die fossilen Zähne eines neuen Geschlechtes aus der Dickhäuter-Ordnung, Coelodonta, Höblenzahn*, Jahrb. Min. Geognosie Petrefak., 2, 51-61, 1 tav., Heidelberg.
- CALDERON S. (1877) — *Enumeracion de los Vertebrados fosiles de Espana*. Ann. Soc. Esp. Hist. Nat., 5, 3-35, Madrid.
- CHALINE J. (1972) — *Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France*. Chaiers de Paléontologie, CNRS ed., 410 pagg., 72 figg., 60 tabb., 17 tavv., Parigi.
- CHANG C.K. (1964) — *Pleistocene mammalian fossils from Wangching, Kirin Province*. Vertebrata Palasiatica, 8 (4), 402-207, Pechino (in cinese).
- CHAUVIRÉ C. (1962), *Les gisements fossilifères de Châtillon Saint Jean (Drôme)*, These 3^o cycle Fac. Sci. Lyon, 62, 1-216, 17 figg., Lione.
- CHOW BEN SHUN (1961) — *Note on a pathological mandible of Wolly Rhinoceros from Siki, Ningsia*. Vertebrata Palasiatica, 5 (3), 43-46, Pechino (in cinese).
- (1978) — *The distribution of the wolly rhinoceros and wolly mammoth*. Vertebrata Palasiatica, 16 (1), 47-59, 3 figg., Pechino (in cinese).
- CHOW BEN SHUN e LIU HOU-YI (1959) — *Some Pleistocene mammalia Fossils from Gunghe, Qinbai*. Paleover. Paleoantr., 1 (4), 217-223, Pechino (in cinese).
- CHOW MINCHEN M. e CHOW BEN SHUN (1959) — *Villafranchian Mammals from Lingyi, S.W. Shansi*. Acta Paleont. Sinica, 7 (2), 89-97, Pechino (in cinese).
- CHOW MINCHEN M. e CHOW BEN SHUN (1965) — *Notes on villafranchian Mammals of Lingyi, Shansi*. Vertebrata Palasiatica, 9 (2), 223-234 2 tabb., Pechino.
- CLOT A. (1971) — *La grotte de la carrière à Gerde (H.P.): fouilles 1971*. Bull. Soc. Ramond, Bagnères de Bigorre, docum. M., 154-174, 13 figg., Bagnères de Bigorre.
- COLBERT E.H. (1935) — *Sivalik Mammals in the American Museum of Natural History*. Trans. Amer. Phil. Soc., n. ser., 26, I-X, 1-401, Filadelfia.
- COLBERT E.H. e HOOIJER D.A. (1953) — *Pleistocene Mammals from the Limestone Fissures of Szechwan, China*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 102 (1), 1-134, 42 figg., 59 tabb., 40 tavv., New York.
- COUCHARD J.L. (1963) — *Le gisement paléontologique de « La Fage », commune de Noailles (Corrèze)*. Bull. Soc. archéol. Corrèze, 85, 78-85, 8 figg., Brive.

- CUVIER M. (1812) — *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, ou l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paroissent avoir détruites*. 2, Dererville, Parigi.
- — (1822) — *Recherches sur les ossements fossiles*. 2^a edizione, 2, 1^a parte. Dufort e d'Ocagne, Parigi.
- — (1834-1836) — *Recherches sur les ossements fossiles*. 4^a edizione. Dufort e d'Ocagne, Parigi.
- CRUSAFONT PAIRÒ M. (1960) — *Le quaternaire espagnol et sa faune de mammifères. Essai de synthèse*. Anthropos, suppl. 1960, Mammalia pleistocenica, 1, 55-63, 3 figg. Brno.
- DAVID P. e PRAT F. (1965) — *Considérations sur les faunes de La Chaise (commune de Vouillon, Charente)*. Abris. Suard et Bourgeois-Delaunay. Bull. Ass. fr. ét. Quat., 3-4, 222-231, 3 figg., Parigi.
- DAWKINS W.B. (1867) — *On the dentition of Rhinoceros leptorhinus Owen*. Quart. Journ. Geol. Soc. London, 23, Parte 3 (91), 213-227, 1 tav., Londra.
- DELFORTRIE M. (1875) — *Rhinoceros tichorhinus*. Act. Soc. Lin. Bordeaux, 30, 2 pagg., 2 tavv., Bordeaux.
- DESMAREST A.G. (1822) — *Mammalogie, ou description des espèces de Mammifères*. 1-556, 126 tavv., Parigi.
- DIETRICH W.O. (1935) — *Ueber M³ von Rhinoceros (Tichorhinus) antiquitatis*. Sitz. Ges. naturf. Freunde 28 giugno 1935, 112-118, 6 figg., Berlino.
- — (1945) — *Nashörnerreste aus dem Quartär Deutsch-Ostafrikas*. Palaeontographica, 96 (A), 46-90, 1 fig., 7 tavv., Stoccarda.
- DONNER J.J. e KURTEN B. (1958) — *The floral and faunal succession of Cueva del Toll, Spain*. Eiszeit. Gegenw., 9, 72-82, 7 figg., Ohringen, Württemberg.
- DUBOIS A., STEHLIN H.G. (1933) — *La grotte de Cotemmer, station moustérienne*. Mém. Soc. Paléont. Suisse, 52-53, 292 pagg., 33 figg., 15 tavv., Basilea.
- EDINGER T. (1931) — *Ueber jungdiluviale Säugetiere aus dem Emschergebiet*. Palaeont. Zeitsch., 13 (1-2), 119-133, 9 figg., Berlino.
- ELHAI H., JOURNAUX A. (1969) — *Livret guide de l'excursion C 11, Normandie*, VIII Congr. I.N. Q.U.A., 1-87, 47 figg., Parigi.
- ERBAIEVA M.A. (1974) — *Villafranchian fauna of small mammals of the western Transbaikal*. V Congr. Néog. Médit. Lyon Settembre 1971, 1 (78), 137-139, Lione.
- FALCONER H. (1968a) — *On the fossil Rhinoceros found in the Sewalik hills*. In: *Fauna antiqua sivalensis. Paleontological Memoires and Notes*. Hardwich Ed., 1, 157-172, 1 figg., 8 tavv., Londra.
- — (1968 b) — *On the european Pliocene and Post-Pliocene Species of the Genus Rhinoceros*. *Paleontological Memoires and Notes*. Hardwich Ed., 2, 309-354, Londra.
- FIGUER L. (1870) — *L'Homme primitif*. Hachette L. e C. Ed., VII+446 pagg., 232 figg., 30 tavv., Parigi.
- FISCHER DE WALDHEIME G.F. (1814) — *Zoögnosia tabulis synopticis illustrata*. 3, XXIV+732 pagg., Mosca.
- — (1829) — *Notice sur les rhinocéros fossiles*. Bull. Soc. Natural. Moscau, 1, 279-284, 3 tavv., Mosca.

- FLEROV K.K., TROMINOV B.A. e JANOSCAJA N.M. (1955) — *History of mammalian fauna in the Quaternary Period*. Moscow Univ. Geol. Fac. Mus. of Geog., 5-39, 37 figg., Mosca.
- FLORES E. (1895) — *Catalogo dei mammiferi fossili dell'Italia meridionale continentale*. Atti Accad. Pontiana. 25 (18), 3-48, 1 tav., Napoli.
- FRIANT M. (1948) — *Sur la morphologie de l'articulation temporo-maxillaire chez les Rhinocéros et R. (T.) antiquitatis en particulier*. Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique, 24 (51), 1-7, Bruxelles.
- (1957) — *Interprétation de la morphologie dentarie du Rhinocéros à narines cloisonnée*. Ann. Soc. Géol. Nord. Lille, 77, 212-219, Lille.
- (1961) — *Le Rhinoceros (Ticborbinus) antiquitatis Blum. Recherches anatomiques sur la tête osseuse et la dentition. I: la tête osseuse*. Ann. Soc. Géol. Nord. Lille, 81, 157-166, 4 figg., 3 tavv., Lille.
- (1963) — *Le Rhinoceros (Ticborbinus) antiquitatis Blum. Recherches anatomique sur la tête osseuse et la dentition. II: la dentition*. Ann. Soc. Géol. Nord. Lille, 83, 15-21, 3 figg., 2 tavv., Lille.
- FUENTES C. e MEIJIDE M. (1979) — *El Rinoceronte lanudo (Rhinoceros ticborbinus Cuvier = Coelodonta antiquitatis Blumenbach) de la cueva de Nando (Ajo, Santander)*. Cuad. Espelcol. 9-10, 87-98, 5 figg., 2 tabb., Santander.
- GARUTT V.E., METEL'TSEVA E.P. e TIKHOMIROV B.A. (1970) — *Nuovi dati sull'alimentazione del rinoceronte lanoso in Siberia*. In: Severnyi Ledovityi Okean i ego poberezh'e, 113-125, 3 figg., 1 tab., (in russo).
- GAUTIER A. (1975) — *Fossiele vliegende maden (Protophormia terraenovae Robineau-Desvoidy, 1830) in een schledel van de wollharige neusboorn (Coelodonta antiquitatis) uit het Onder-Wittem the Den-dermode (Oost-Vlaanderen, België)*. Natuurwet. Tijdschr., 56 (1974), 76-84, Deventer.
- GERBER E. (1941) — *Ueber einen Humerus des wollhaarigen Nasborns aus der Nierderterasse von Roggwil*. Eclog. Geol. Helvet., 34, 277-279, Basilea.
- (1952) — *Uebere reste des eiszeitlichen Wollnasborn aus dem Diluvium des bernischen Mittellands*. Mitt. Naturf. Ges. Bern., NF, 9, 51-65, 15 figg., Berna.
- GERTH H. (1923) — *Neue Funde von Rhinoceros antiquitatis in der Maasmündung*. Verb. Geol. Mijnb. Gen. geol. Nederland, ser. 7, 2, 99-104, 4 figg. L'Aia.
- GERVAIS P. (1851-1854) — *Mémoire sur le Rhinocéros fossile à Montpellier*. Acad. Sci. Lettres Montpellier, Mém. sez. Sciences, 2, 59-73, Montpellier.
- GIEBEL C.G. (1851) — *Beiträge zur Osteologie des Rhinoceros*. Jb. Naturwiss. ver. Halle, 3, 72-157, Halle.
- GROMOV V.I. (1970) — *The Tiraspol faunal complex*. Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 8, 187-195, 3 tab., Amsterdam.
- GROMOVA V. (1935) — *Ueber die Reste des Merkschen Nasborns (Rhinoceros merki Jaeger) von der unteren Volga*. Trudy Paleont. Inst. Acad. Sc. URSS, 4, 91-118, Mosca (in russo).
- (1967) — *Ancora sulla sistematica e la storia dei rinoceronti quaternari*. Bull. Komiss. Izich. Chetvertich Perioda, 34, 145-149, Mosca (in russo).
- GROVES C.P. (1971) — *Species characters in Rhinoceros borns*. Z.f. Säugetierk., 36 (4), 238-252 22 figg., Amburgo.

- GUERIN C. (1970 a) — *Le rhinocéros du gisement pléistocène de Villereversure (Ain)*. Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **37**, 27–53, 6 figg., 4 tabb., Lione.
- (1970 b) — *Gisement pléistocène de Javerns (commune de Nespouls Corrèze): fouilles 1970*. Bull. Soc. Sci. hist. archéol. Corrèze, **92**, 17–21, 5 figg., Brive.
- (1972) — *Etude de nouveaux restes de vertèbres provenant de la carrière Fournier à Cbatillon-Saint Jean (Drome): Rhinocéros*. Bull. Ass. fr. ét. Quat., **33** (4), 263–270, 4 figg., Parigi.
- (1973) — *Les trois espèces de rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de la fage à Noailles (Corrèze)*. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon, **11**, 55–84, 13 tavv., 27 tabb., Lione.
- (1978) — *Les nouveaux restes de Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) recueillis dans la formation pléistocène d'Acbenheim (Bar-Rben)*. Recherches Géographiques Strasbourg, **7**, 115–122, 4 tabb., 8 tavv., Strasburgo.
- (1981) — *Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale, comparaison avec les espèces actuelles*. Docum. Lab. Géol. Lyon, **79** (1–2–3) 1980, **79** (2), 423–783, 117 figg., 177 tabb., 11 tavv.; **79** (3), 785–1185, 1 fig., 5 tabb., 1 tav., Lione.
- GUERIN C., PHILIPPE M. (1971) — *Les gisements de vertèbres pléistocènes du causse de Martel*. Bull. Soc. sci. hist. archéol. Corrèze, **93**, 31–46, 4 figg., Brive.
- HARLE E. (1909) — *Essai d'une liste des mammifères et oiseaux quaternaires connus jusqu'ici dans la Péninsule Ibérique*. Bull. Soc. Géol. Fr., ser. 4, **9**, 355–370, Parigi.
- HEISSING K. (1981) — *Probleme bei der cladistischen Analyse einer Gruppe mit wenigen eindeutigen Apomorphien Rhinocerotidae*. Pálaont. Z., **55** (1–2), 117–123, 3 figg., Stoccarda.
- HELLER E. (1913), *The white rhinoceros*. Smits Misc. Coll., **61**, 1–56, Washington.
- HERMANN R. (1913) — *Die Rhinocerosarten des Westpreussischen Diluvium. Morphologisch-anatomische und biologische Untersuchungen*. Schr. Naturf. Ges. Danzig., NF, **13** (3–4), 110–174, 21 figg., 4 tabb., 2 tavv., 1 carta, Danzica.
- HESCHELER K. (1917) — *Ueber eine Unterkiefer von Rhinoceros antiquitatis Blumenb. aus dem Kanton Schaffhausen*. Vierteljahrschr. Naturf. Ges. johrg., **62**, 319–326, 4 figg., Zurigo.
- HILZHEIMER M. (1924) — *Eine neue Rekonstruktion von Rhinoceros antiquitatis Blumenbach, zugleich ein Beitrag zur Morphologie, Biologie, und Phylogenie dieses Tieres*. Neues Jahrb. Min. Geol. Pal., **50**, 490–519, 16 tavv., Beil.
- HOPKINS D. (Editor) (1967) — *The Bering Land Bridge*. VII Congr. Int. Ass. Quat. Resch., Boulder, Colorado, Aug–Sept. 1965, 511 pagg., Stanford Univ. Press.
- JACOBSHAGEN E. (1933) — *Studien am Oberkiefergebiss des Woll haarigen Nashorns Rhinoceros lenensis Pallas (antiquitatis Blumenb.)*. Palaeont. Z., **15**, 246–279, 25 figg., Berlino.
- JOLY J. (1965) — *Informations archéologiques, circonscription de Dijon*. Gallia-Préhistoire, **4**, 212–216, 3 figg., Parigi.
- JÖRG E. (1971) — *Ein Cranium von Coelodonta antiquitatis (Blumenb.) (Perissodactyla, Mamm.) aus pleistozanen Neckarkiesen von Mannheim-Käfertal*. Abh. hess. Land. Bodenforschung, **60**, 83–88, 1 tav., Wiesbaden.
- KAFKA J. (1913) — *Rezenten und fossile Nagethiere Böhmens*. Arch. Naturw. Landesdurchforschung Böhmen, **14** (5), 1–86, 67 figg., Praga.
- KAHLKE H.D. (1963) — *Onibus aus den Kiesen von Süssenborn*. Geologie, **12** (8), 945–955, Berlino.

- KAHLKE H. D. (1965) — *Upper Pliocene (cf. far western Asian) and lower Pleistocene (cf. far western villafranchian) mammalian faunas of eastern and south-eastern Asia and the Plio-Pleistocene boundary*. VII Congr. I.N.Q.U.A., Boulder, Colorado, USA.
- (1969) — *Die Rhinocerotiden Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar*. Paläont. Abh., A, 2 (2-3), 453-519, 36 figg., 8 tavv., Berlino.
- (1975 a) — *Die Südgrenze des spätpleistozänen Europäisch-Sibirischen Fauneneblocks in Ostasien*. Quartärp., 1 (1975), 243-253, 8 figg., Berlino.
- (1975 b) — *Die Rhinocerotiden-Reste aus den Travertinen bei Weimar-Ebringsdorf*. Abh. zentr. geol. Inst., 23, 337-397, 32 figg., 6 tavv., Berlino.
- KOWALSKI K. (1977) — *Les mammifères de la zone arctique*. La Recherche, 8 (77), 344-351, Parigi.
- (1980) — *Origin of mammals of Arctic tundra*. Folia Quaternaria, 51, 3-16, Cracovia.
- KOWARZIK R. (1911) — *Knochen von Rhinoceros antiquitatis mit deutlichen Spuren menschlicher Bearbeitung*. Centrabl. Min. Geol. Pal., 19-21, 1 fig., Stoccarda.
- KRYSIAK K. (1938) — *Podramie nosorożca włochatego (Coelodonta antiquitatis Blum.) z Tatarskiej Góry*. Folia Morphol. 8 (3-4), 201-211, Varsavia.
- KUBIAK H. (1969) — *Ueber die Bedeutung der Kadaveren des Wolbaarnashorns von Starunia*. Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss A, Geol. Paläont., 14 (3), 345-347, Berlino.
- (1977) — *On the ecology of pleistocene Rhinocerotidae of Eastern Europe*. X Congr. I.N.Q.U.A.-Birmingham 1977, abstract, pag. 257, Birmingham.
- LAUBE G. (1899) — *Ueber bearbeitete Knochen von Rhinoceros (Coelodonta) antiquitatis Blumenbach, aus quartär Ablagerungen der Umgegend von Prag*. Sitz. Ber. deutsch. nat. med. Ver. Lotos NF, 19, 10-12, Praga
- LAVOCAT R. (Direttore) (1966) — *Faunes et Flores préhistoriques de l'Europe occidentale*. Coll. « L'homme et ses origines ». Atlas de Préhistoire, Boubée Ed., 3, 441 pagg., 64 figg., 137 tavv., Parigi.
- LAZAREV P.A. e TIRSKAYA N.F. (1975) — *Restes d'un rhinocéros laineux dans le village Churapcha (Yakoutie centrale) et spectres sporopolliniques des formations qui les renfermaient*. Palinol. mater. stratigr. osad. otlozh., 66-72, 3 tabb., Yakutok.
- LEONARDI P. (1947 a) — *Resti fossili inediti di rinoceronti conservati nelle collezioni dell'Istituto geologico dell'Università di Padova*. Mem. Ist. Geol. Univ. di Padova, 15 (1947-1948), 1-30, 4 tavv., Padova.
- (1947 b) — *Resti fossili di rinoceronti del museo di Storia naturale di Trieste*. Atti Mus. civ. Stor. Nat. di Trieste, 16 (12), 145-160, 4 tavv., Trieste.
- LOHEST M. (1898-99) — *Découverte de Rhinoceros tichorinus Cuv. à Liège*. Ann. Soc. géol. Belgique, 26, 74-76, Liegi.
- LOOSE H. (1976) — *Pleistocene Rhinocerotidae of W. Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and SE Asia*. Scripta Geologica, 33, 1-59, 9 figg., 15 tabb., 13 tavv., Leida.
- LORTET L. e CHANTRE E. (1978) — *Recherches sur les mastodontes et les faunes mammalogiques qui les accompagnent*. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 2, 285-311, 17 tavv., Lione.
- LYDEKKER R. (1881) — *Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. Siwalik Rhinocerotidae*. Pal. Indica 10, 2 (1), 1-62, 10 tavv., Calcutta.