



SCUOLA DOTTORALE IN
GEOLOGIA DELL'AMBIENTE E DELLE RISORSE
SDIGAR

CICLO XXVII

**Sistematica e Filogenesi dei Rhinocerotini (Mammalia,
Rhinocerotidae)**

Dottorando: Luca Pandolfi

Docente Guida: Prof. Tassos Kotsakis

Coordinatore: Prof. Claudio Faccenna

Co-tutori: Prof. Carmelo Petronio, Dipartimento di Scienze della Terra, Università Roma La Sapienza

Dott. Paolo Piras, Dipartimento di Scienze, Università degli Studi Roma Tre

Membri Effettivi della Commissione: Prof.ssa Maria Rita Palombo, Dipartimento di Scienze della Terra, Università Roma La Sapienza

Prof. Orlando Vaselli, Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Firenze

Dott. Marco Bonini, Istituto di Geoscienze e Georisorse Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Firenze

Revisori esterni: Prof. Pierre-Olivier Antoine, Institut des Sciences de l'Évolution (ISEM), Université Montpellier 2, Montpellier

Dr. Esperanza Cerdeño, Departamento de Paleontología, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), CCT-CONICET, Mendoza

ABSTRACT

The tribe Rhinocerotini includes the extant rhinoceroses that are currently distributed in limited areas of Southeastern Asia and Africa. This tribe was widely distributed in Eurasia and Africa during the Neogene and Pleistocene. Despite this, the systematic position and the phylogenetic relationships of several species, as well as their chronological and spatial distributions, are debated or poorly known. A wide systematic revision of several specimens suggests that at least forty already described species belong to Rhinocerotini (Appendix 1). Several occurrences of these species are revised in order to clarify their chronological and geographic distributions. Unfortunately, a few species are scarcely documented by fossil remains. The earliest European representative of the tribe is *Lartetotherium sansaniense*, which occurred during the MN4 (early Miocene). Rhinocerotini are represented by *Rusingaceros leakeyi* and "*Diceros*" *australis* (both early Miocene in age) in Afro-Arabian continent whereas the tribe occurred in Asia as soon as the early Miocene, with *Gaindatherium* cf. *browni* and cf. *Rhinoceros* sp. (Bugti Hills, Pakistan). The maximal distribution of the tribe occurred through the Plio-Pleistocene. During this time span, the genera *Stephanorhinus* (with seven species) and *Coelodonta* (with four species) were widespread in Eurasia, but they never occurred in the Indian Subcontinent and in the Southeastern Asia (Thailand, Malaysia, Indonesia). The genera *Ceratotherium* (with at least three species) and *Diceros* (with *D. bicornis*) were widespread in Africa whereas the genus *Rhinoceros* (with four species) was limited in the Indian Subcontinent and, together with *Dicerorhinus* (*D. sumatrensis* and *D. gwebinensis*), in the Southeastern Asia. Rhinocerotini have never been recorded in North America. Using the most complete taxon sampling ever for Rhinocerotini, a maximum parsimony analysis (using PAUP*4.0b10: Swofford, 2001 and TNT: Goloboff et al., 2003) and a Bayesian analysis (BA) have been performed. Forty-five taxa and 156 characters were considered in these analyses. *Trigonias osborni* was treated as outgroup while a wide set of non-rhinocerotine rhinocerotids (14 terminals) was used as branching group. The monophyly of the tribe is supported by 14 unambiguous

synapomorphies (US) and by a posterior probability (PP) of 1. Within Rhinocerotini, the following minor clades have been recognised:

Dicerotina, supported by 11 US in TNT and 9 US in PAUP, PP >0.5 in BA;

Rhinocerotina, supported by 9 US in TNT and 11 US in PAUP, PP >0.5 in BA;

Dicerorhinina, represented only by *Dicerorhinus sumatrensis* in this analysis but including de facto also *Dicerorhinus gwebinensis*, supported by 19 US in TNT and 17 US in PAUP, PP >0.5 in BA;

Coelodontina, supported by 16 US in TNT and 13 US PAUP; PP ambiguous, PP >0.5 considering the minor clade *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *Coelodonta*.

The results obtained by the different analyses are slightly in contrast in defining the relationships among the different clades; moreover the species of the genus *Stephanorhinus* are characterized by a large polytomy. Based on the obtained results and considering the recent molecular analysis, the following classification is proposed for the tribe:

Family Rhinocerotidae Gray, 1821

Subfamily Rhinocerotinae Gray, 1821

Tribe Rhinocerotini Gray, 1821

Genus *Rusingaceros* Geraads, 2010

Rusingaceros leakeyi (Hooijer, 1966)

Genus "*New Genus*"

"*New Genus*" *steinheimensis* (Jäger, 1839)

Genus *Lartetotherium* Ginsburg, 1974

Lartetotherium sansaniense (Lartet in Laurillard, 1848)

Genus *Gaindatherium* Colbert, 1934

Gaindatherium browni Colbert, 1934

Subtribe Dicerotina Ringström, 1924

Genus *Paradiceros* Hooijer, 1968
Paradiceros mukirii Hooijer, 1968
Genus *Diceros* Gray, 1821
"*Diceros*" *praecox* (Hooijer & Patterson 1972)
Diceros bicornis (Linnaeus, 1758)
Subgenus *Ceratotherium* (*Pliodiceros*) Kretzoi, 1942
Ceratotherium (*Pliodiceros*) *neumayri* (Osborn, 1900)
Subgenus *Ceratotherium* (*Ceratotherium*) Gray, 1868
Ceratotherium (*Ceratotherium*) *mauritanicum* (Pomel, 1888)
Ceratotherium (*Ceratotherium*) *simum* (Burchell, 1817)
Subtribe Rhinocerotina Gray, 1821
Genus *Rhinoceros* Linnaeus, 1758
Rhinoceros sondaicus Desmarest, 1822,
Rhinoceros sivalensis Falconer & Cautley, 1846
Rhinoceros unicornis Linnaeus, 1758
Rhinoceros platyrhinus Falconer & Cautley, 1846
Subtribe Dicerorhinina Ringström, 1924
Genus *Dicerorhinus* Gloger, 1841
Dicerorhinus sumatrensis Gloger, 1831
Subtribe Coelodontina Kalandadze & Rautian, 1992
Genus *Dihoplus* Brandt, 1878
Dihoplus schleiermacheri (Kaup, 1832)
Dihoplus miguelcrusafonti (Guérin & Santafé-Llopis, 1978)
Genus Indeterminate
"*Stephanorhinus*" *pikermiensis* (Toula, 1906)
"*Stephanorhinus*" *megarhinus* (De Christol, 1832)

Genus *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942 *sensu lato*

Stephanorhinus lantianensis (Hu & Qi 1978)

Stephanorhinus jeanvireti (Guérin, 1972)

Genus *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942 *sensu stricto*

Subgenus *Stephanorhinus* (*Stephanorhinus*) Kretzoi, 1942

Stephanorhinus (*Stephanorhinus*) *kirchbergensis* (Jäger, 1839)

Stephanorhinus (*Stephanorhinus*) *etruscus* (Falconer, 1868)

Stephanorhinus (*Stephanorhinus*) *hundsheimensis* (Toula, 1902)

Stephanorhinus (*Stephanorhinus*) *yunchuchenensis* (Chow, 1963)

Subgenus *Stephanorhinus* (*Procerorhinus*) Kretzoi, 1942

Stephanorhinus (*Procerorhinus*) *hemitoechus* (Falconer, 1859)

Genus *Coelodonta* Bronn, 1831

Coelodonta thibetana Deng et al., 2011

Coelodonta nihowanensis Kahlke, 1969

Coelodonta tologijensis Beliajeva, 1966

Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799)

Dicerorhinina is the sister group of Coelodontina and Rhinocerotina is the sister group of this larger clade; Dicerotina is the sister group of the clade composed by Rhinocerotina, Dicerorhinina and Coelodontina. A Geometric Morphometrics analysis has been also performed on a sample of 235 skulls belonging to the tribe Rhinocerotini. The PCA reveals the cranial shape of Rhinocerotina is well-distinguished from those of Coelodontina and Dicerotina, whereas the cranial shape of Dicerorhinina is intermediate between Rhinocerotina and Coelodontina. Within Dicerotina, two groups located in different areas of the morphospace can be distinguished; one represented by the skulls of *Diceros bicornis* and another one represented by the skulls of the species of the genus *Ceratotherium*. The cranial shape of the latter group is close to that of Coelodontina. The hierarchial cluster analysis partially confirms the results obtained by Systematics. Statistical tests

reveal the cranial morphology of Rhinocerotini is strictly influenced by phylogeny. The tribe probably originates from late Oligocene representatives of Teleoceratini, but this hypothesis needs to be supported by a deep revision of the latter tribe. Dicerotina evolved almost exclusively in Africa and the major apomorphies were acquired by the lineage of the genus *Ceratotherium*. Rhinocerotina evolved exclusively in Southeastern Asia and in the Indian Subcontinent. Dicerorhinina was present in Southeastern Asia since the Pliocene but the evolutionary history of this subtribe is still poorly known. Coelodontina was widely distributed throughout Eurasia and the major apomorphies were acquired by *Coelodonta*. Some species belonging to different subtribes acquired similar morphological characters through their evolution (e.g., ossified nasal septum, hypsodonty, reduction of anterior teeth, frontal horn).

RIASSUNTO

La tribù Rhinocerotini include le specie di rinoceronte attualmente viventi distribuite in aree limitate del Sud-Est Asiatico e dell'Africa, ma nel corso del Neogene e del Pleistocene questa tribù occupava un areale decisamente più vasto, comprendente quasi tutta l'Eurasia e l'Africa. Nonostante ciò, la posizione sistematica e le relazioni filogenetiche delle diverse specie, così come la loro distribuzione spaziale e temporale, sono molto dibattute o poco conosciute. La revisione sistematica di numerosi esemplari ascritti a questa tribù ha permesso di riconoscere come valide circa 40 specie, riducendone considerevolmente il numero rispetto a quanto precedentemente conosciuto. Una revisione dei records delle specie incluse in questa tribù ha permesso di ridefinire i limiti spaziali e temporali di ogni specie, indispensabili per poter ricostruire la storia evolutiva del gruppo. Il più antico rappresentante dei Rhinocerotini in Europa è *Lartetotherium sansaniense*, mentre in Africa il gruppo è rappresentato dalle specie *Rusingaceros leakeyi* e "*Diceros*" *australis*, entrambe del Miocene inferiore. La tribù è inoltre segnalata nel subcontinente Indiano, in depositi riferiti al Miocene basale, con *Gaindatherium* cf. *browni* e cf. *Rhinoceros* sp. (Bugti Hills, Pakistan). La

massima distribuzione geografica della tribù Rhinocerotini si ha comunque nel corso del Pleistocene, quando diverse specie erano presenti in vaste aree dell'Eurasia e dell'Africa. Il gruppo non ha mai raggiunto il Nord America. Un'analisi di massima parsimonia, utilizzando PAUP*4.0b10 (Swofford, 2001) e TNT (Goloboff et al., 2003), ed un'analisi Bayesiana sono state condotte su un campione di 30 specie appartenenti ai Rhinocerotini e 15 specie appartenenti a gruppi esterni, per un totale di 45 specie e 156 caratteri considerati. La specie *Trigonias osborni* è stata utilizzata come outgroup nelle analisi. I risultati ottenuti mostrano che la tribù è supportata da 14 sinapomorfie non ambigue (US) e da una probabilità a posteriori (PP) pari a 1. All'interno della tribù sono stati riconosciuti i seguenti cladi minori:

Dicerotina, supportato da 11 US in TNT e 9 US in PAUP, PP >0.5 in BA;

Rhinocerotina, supportato da 9 US in TNT e 11 US in PAUP, PP >0.5 in BA;

Dicerorhinina, rappresentato solo da *Dicerorhinus sumatrensis* nell'analisi ma comprendente di fatto anche *Dicerorhinus gwebinensis*, supportato da 19 US in TNT e 17 US in PAUP, PP >0.5 in BA;

Coelodontina, supportato da 16 US in TNT e 13 US in PAUP; PP ambigua, PP >0.5 considerando il clade minore *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *Coelodonta*.

I risultati ottenuti con le differenti analisi sono leggermente in contrasto nel definire le relazioni fra i differenti cladi. Integrando i risultati ottenuti e considerando le recenti analisi molecolari viene proposta la seguente classificazione per la tribù in studio:

Famiglia Rhinocerotidae Gray, 1821

Sottofamiglia Rhinocerotinae Gray, 1821

Tribù Rhinocerotini Gray, 1821

Genere *Rusingaceros* Geraads, 2010

Rusingaceros leakeyi (Hooijer, 1966)

Genere "Nuovo Genere"

"Nuovo Genere" steinheimensis (Jäger, 1839)

Genere *Lartetotherium* Ginsburg, 1974

Lartetotherium sansaniense (Lartet in Laurillard, 1848)

Genere *Gaindatherium* Colbert, 1934

Gaindatherium browni Colbert, 1934

Sottotribù Dicerotina Ringström, 1924

Genere *Paradiceros* Hooijer, 1968

Paradiceros mukirii Hooijer, 1968

Genere *Diceros* Gray, 1821

"Diceros" praecox (Hooijer & Patterson 1972)

Diceros bicornis (Linnaeus, 1758)

Genere *Ceratotherium* Gray, 1868

Sottogenere *Ceratotherium (Pliodiceros)* Kretzoi, 1942

Ceratotherium (Pliodiceros) neumayri (Osborn, 1900)

Sottogenere *Ceratotherium (Ceratotherium)* Gray, 1868

Ceratotherium (Ceratotherium) mauritanicum (Pomel, 1888)

Ceratotherium (Ceratotherium) simum (Burchell, 1817)

Sottotribù Rhinocerotina Gray, 1821

Genere *Rhinoceros* Linnaeus, 1758

Rhinoceros sondaicus Desmarest, 1822,

Rhinoceros sivalensis Falconer & Cautley, 1846

Rhinoceros unicornis Linnaeus, 1758

Rhinoceros platyrhinus Falconer & Cautley, 1846

Sottotribù Dicerorhinina Ringström, 1924

Genere *Dicerorhinus* Gloger, 1841

Dicerorhinus sumatrensis Gloger, 1831

Sottotribù Coelodontina Kalandadze & Rautian, 1992

Genere *Dihoplus* Brandt, 1878

Dihoplus schleiermacheri (Kaup, 1832)

Dihoplus miguelcrusafonti (Guérin & Santafé-Llopis, 1978)

Genere Indeterminato

"*Stephanorhinus*" *pikermiensis* (Toula, 1906)

"*Stephanorhinus*" *megarhinus* (De Christol, 1832)

Genere *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942 *sensu lato*

Stephanorhinus lantianensis (Hu & Qi 1978)

Stephanorhinus jeanvireti (Guérin, 1972)

Genere *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942 *sensu stricto*

Sottogenere *Stephanorhinus* (*Stephanorhinus*) Kretzoi, 1942

Stephanorhinus (*Stephanorhinus*) *kirchbergensis* (Jäger, 1839)

Stephanorhinus (*Stephanorhinus*) *etruscus* (Falconer, 1868)

Stephanorhinus (*Stephanorhinus*) *hundsheimensis* (Toula, 1902)

Stephanorhinus (*Stephanorhinus*) *yunchuchenensis* (Chow, 1963)

Sottogenere *Stephanorhinus* (*Procerorhinus*) Kretzoi, 1942

Stephanorhinus (*Procerorhinus*) *hemitoechus* (Falconer, 1859)

Genere *Coelodonta* Bronn, 1831

Coelodonta thibetana Deng et al., 2011

Coelodonta nihowanensis Kahlke, 1969

Coelodonta tologijensis Beliajeva, 1966

Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799)

Dicerorhinina è il sister group di Coelodontina e Rhinocerotina è il sister group di questo clade più grande; Dicerotina è il sister group del clade composto dai tre precedenti. Con il metodo della Morfometria Geometrica sono state condotte analisi su un campione di 235 crani appartenenti alla

tribù considerata. L'analisi delle componenti principali mostra che la forma del cranio delle specie appartenenti alla sottotribù Rhinocerotina è ben distinta da quella delle specie appartenenti alle altre sottotribù. La forma del cranio nei Dicerorhinina è intermedia fra quella dei Rhinocerotina e quella dei Coelodontina. All'interno dei Dicerotina vengono individuate due differenti aree del morfospazio; una occupata dai crani di *Diceros bicornis* e l'altra occupata dai crani delle specie del genere *Ceratotherium*. La forma del cranio in quest'ultimo gruppo è vicina a quella dei Coelodontina. L'analisi dei raggruppamenti gerarchici conferma in buona parte i risultati ottenuti con la revisione sistematica. Test statistici rivelano che la morfologia del cranio nei Rhinocerotini è fortemente influenzata dalla filogenesi. La tribù ha probabilmente origine da rappresentanti tardo Oligocenici dei Teleoceratini: tuttavia questa ipotesi necessita di essere supportata da una revisione dettagliata di quest'ultimo gruppo. I rappresentanti del gruppo Dicerotina evolvono quasi esclusivamente in Africa e le maggiori apomorfie vengono acquisite dalla linea filetica che porta alla specie attuale *Ceratotherium simum*. I rappresentanti del gruppo Rhinocerotina evolvono esclusivamente nel Sud-Est Asiatico e nel Subcontinente Indiano. Le specie appartenenti a Dicerorhinina sono presenti nel Sud-Est Asiatico sin dal Pliocene ma la loro storia evolutiva rimane ancora poco conosciuta. I rappresentanti del gruppo Coelodontina erano ampiamente distribuiti in Eurasia ad eccezione del Subcontinente Indiano e parte del Sud-Est Asiatico. Alcune specie appartenenti alle diverse sottotribù acquisiscono indipendentemente caratteri morfologici simili nel corso dell'evoluzione del gruppo (ad esempio, setto nasale ossificato, ipsodonzia, riduzione della dentatura anteriore, presenza del corno frontale).

INDICE

INTRODUZIONE.....	1
METODOLOGIA.....	3
STRATIGRAFIA, CRONOLOGIA E BIOCRONOLOGIA.....	3
MORFOLOGIA E MORFOMETRIA.....	4
RHINOCEROTIDAE E RHINOCEROTINI: CLASSIFICAZIONI PRECEDENTI.....	8
INTRODUZIONE ALL'ANALISI CLADISTICA.....	16
Il metodo della parsimonia.....	16
Difficoltà nella codificazione di alcuni caratteri e caratteri esclusi dall'analisi.....	19
Variabilità dei caratteri relativi allo scheletro postcraniale.....	23
Esempio della variabilità dei caratteri nel radio.....	24
Analisi Bayesiana.....	26
MORFOMETRIA GEOMETRICA.....	27
MATERIALE STUDIATO.....	30

SISTEMATICA.....	33
GRUPPI ESTERNI INCLUSI NELL'ANALISI CLADISTICA.....	33
<i>Trionias osborni</i>	33
<i>Ronzotherium filholi</i>	34
<i>Diaceratherium aginense</i>	35
<i>Brachypotherium brachypus</i>	36
<i>Chilotherium persiae</i>	37
<i>Chilotherium anderssoni</i>	38
<i>Shansirhinus ringstroemi</i>	39
<i>Alicornops simorreense</i>	40
<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>	41
<i>Diceratherium armatum</i>	42
<i>Menoceras arikareense</i>	43
<i>Iranotherium morgani</i>	44
<i>Hispanotherium beonense</i>	45
<i>Hispanotherium matritense</i>	45
<i>Bugtirhinus praecursor</i>	46
RHINOCEROTINI INCLUSI NELL'ANALISI.....	47
Genere <i>Lartetotherium</i>	48
<i>Lartetotherium sansaniense</i>	48
Genere <i>Gaindatherium</i>	49
<i>Gaindatherium browni</i>	49
Genere <i>Rusingaceros</i>	50
<i>Rusingaceros leakeyi</i>	51

Genere " <i>Nuovo Genere</i> "	51
" <i>Nuovo Genere</i> " <i>steinheimensis</i>	52
Genere <i>Dicerorhinus</i>	53
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	53
Genere <i>Rhinoceros</i>	54
<i>Rhinoceros unicornis</i>	54
<i>Rhinoceros sondaicus</i>	56
<i>Rhinoceros sivalensis</i>	56
<i>Rhinoceros platyrhinus</i>	58
Genere <i>Dihoplus</i>	63
<i>Dihoplus schleiermacheri</i>	63
<i>Dihoplus miguelcrusafonti</i>	64
Genere Indeterminato.....	66
" <i>Stephanorhinus</i> "	
<i>megarhinus</i>	66
" <i>Stephanorhinus</i> "	
<i>pikermiensis</i>	69
Genere <i>Stephanorhinus</i>	71
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	71
<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	74
<i>Stephanorhinus etruscus</i>	76
<i>Stephanorhinus hundsheimensis</i>	80
<i>Stephanorhinus yunchuchenensis</i>	82
<i>Stephanorhinus jeanvireti</i>	83
<i>Stephanorhinus lantianensis</i>	84
Genere <i>Coelodonta</i>	85

<i>Coelodonta antiquitatis</i>	85
<i>Coelodonta tologijensis</i>	87
<i>Coelodonta nihowanensis</i>	88
<i>Coelodonta thibetana</i>	89
Genere <i>Paradiceros</i>	89
<i>Paradiceros mukirii</i>	89
Genere <i>Ceratotherium</i>	90
<i>Ceratotherium simum</i>	91
<i>Ceratotherium mauritanicum</i>	93
<i>Ceratotherium neumayri</i>	94
Genere <i>Diceros</i>	96
<i>Diceros bicornis</i>	96
" <i>Diceros</i> " <i>praecox</i>	97
 RHINOCEROTINI NON INCLUSI NELL'ANALISI CLADISTICA.....	 98
 <i>Gaindatherium vidali</i>	 98
<i>Dicerorhinus cixianensis</i>	99
<i>Dicerorhinus gwebinensis</i>	99
<i>Rhinoceros sinensis</i>	100
<i>Stephanorhinus? africanus</i>	101
<i>Ceratotherium efficax</i>	102
<i>Ceratotherium? primaevum</i>	104
<i>Ceratotherium douariense</i>	105
" <i>Diceros</i> " <i>australis</i>	106
<i>Diceros gansuensis</i>	106

ANALISI CLADISTICA: CARATTERI ANATOMICI.....	108
CARATTERI CRANIALI.....	108
CARATTERI MANDIBOLARI.....	114
CARATTERI DENTARI.....	115
CARATTERI CRANIALI E DENTARI ADDIZIONALI.....	123
RISULTATI ANALISI CLADISTICA.....	126
Analisi della parsimonia.....	126
Analisi Bayesiana.....	143
COMPARAZIONE CON CLADOGRAMMI PRECEDENTI.....	148
Comparazione con il cladogramma di Guérin (1982).....	148
Comparazione con il cladogramma di Groves (1983).....	150
Comparazione con il cladogramma di Prothero et al. (1986).....	151
Comparazione con il cladogramma di Cerdeño (1995).....	152
Comparazione con il cladogramma di Antoine (2002).....	154
Comparazione con il cladogramma di Deng et al. (2011).....	156
Comparazione con i cladogrammi derivati dalle analisi molecolari.....	158

L'ALBERO DI SINTESI.....	161
DESCRIZIONE DELL'ALBERO DI SINTESI.....	162
Gruppi esterni.....	162
Rhinocerotini.....	163
<i>DICEROS/CERATOTHERIUM</i> : PROBLEMATICHE DEL GRUPPO.....	165
<i>RHINOCEROS SIVALENSIS</i>	167
PROBLEMATICHE DEL GENERE <i>DIHOPLUS</i>	169
PROBLEMATICHE DEL GENERE <i>STEPHANORHINUS</i>	170
<i>COELODONTA TOLOGOIJENSIS</i>	172
SISTEMATICA E TASSONOMIA: IMPLICAZIONI DEI RISULTATI OTTENUTI.....	173
DIAGNOSI CLADISTICA DEI RHINOCEROTINI INCLUSI NELL'ANALISI.....	176
Diagnosi cladistica.....	176
Tribù Rhinocerotini.....	177
Sottotribù Dicerotina.....	178
Sottotribù Rhinocerotina.....	181
Sottotribù Dicerorhinina.....	182

Sottotribù Coelodontina.....	182
MORFOMETRIA GEOMETRICA.....	200
ORIGINI ED EVOLUZIONE DEL GRUPPO.....	217
Origine dei Rhinocerotini.....	217
Origine ed evoluzione della Sottotribù Dicerotina.....	224
Origine ed evoluzione della Sottotribù Rhinocerotina.....	226
Origine ed evoluzione della Sottotribù Dicerorhinina.....	227
Origine ed evoluzione della Sottotribù Coelodontina.....	228
CONVERGENZE MORFOLOGICHE FRA LE DIVERSE SOTTOTRIBÙ.....	229
Ossificazione del setto nasale.....	229
Ipsodonzia e morfologia dentaria.....	232
Riduzione e perdita della dentatura anteriore.....	235
Comparsa del corno frontale.....	237
CONCLUSIONI GENERALI E PROSPETTIVE.....	238
BIBLIOGRAFIA.....	240
RINGRAZIAMENTI.....	284
APPENDICE 1.....	286

APPENDICE 2.....	289
APPENDICE 3.....	296
APPENDICE 4.....	300
APPENDICE 5.....	304
SUPPLEMENTO.....	310

INTRODUZIONE

La tribù Rhinocerotini include le specie di rinoceronte attualmente viventi, distribuite in aree limitate del Sud-Est Asiatico, del subcontinente Indiano e dell'Africa. Tuttavia, nel corso del Neogene ed, in modo particolare, del Quaternario, questa tribù era ampiamente distribuita in quasi tutta l'Eurasia e l'Africa rivestendo così un ruolo di notevole importanza per le ricostruzioni paleobiogeografiche e paleoambientali, le correlazioni biostratigrafiche e biocronologiche e lo studio dell'evoluzione dei grandi mammiferi.

Rhinoceros fu il primo genere ad essere istituito ad opera di Linnaeus (1758), così come le specie viventi *Rhinoceros unicornis* Linnaeus, 1758 e *Rhinoceros bicornis* Linnaeus, 1758; quest'ultima poi trasferita nel genere *Diceros* Gray, 1821. Successivamente all'opera di Linnaeus (1758), Blumenbach (1799) istituì la specie di rinoceronte fossile *Rhinoceros antiquitatis*. Dagli inizi del 1800 ad oggi oltre 150 specie, sia attuali che fossili, sono state istituite da diversi autori e sono state incluse nella tribù Rhinocerotini, mettendo in luce problematiche relative al riconoscimento dei vari taxa e quindi allo studio della reale diversificazione del gruppo nonché della sua ripartizione geografica e temporale. Un'idea della proliferazione di specie descritte può essere estrapolata dal lavoro di Groves & Leslie (2011) che includono almeno dodici specie, istituite fra il 1824 ed il 1932, nell'elenco sinonimico di *Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822.

Fra i lavori più significativi che hanno contribuito in modo sostanziale all'ampliamento delle conoscenze sul gruppo un merito particolare va alla monumentale opera di Guérin (1980). Tale studio era rivolto sia alla comprensione della variabilità morfologica e morfometrica nei rinoceronti attuali che alle specie fossili di diverse tribù presenti in Europa Occidentale dal Miocene superiore.

Recentemente, i rinoceronti attuali e fossili dell'Africa appartenenti al gruppo in esame sono stati rivisti sistematicamente nel lavoro di Geraads (2010), mentre le specie descritte in Cina non appartenenti al genere *Coelodonta* Bronn, 1831 sono state illustrate da Tong (2012). Tuttavia, nel

giro di qualche anno, a questi lavori se ne sono affiancati altri che supportano interpretazioni sistematiche diverse (Hernesniemi et al., 2011; Pandolfi et al., in rev.).

La classificazione e le relazioni filogenetiche all'interno del gruppo sono contrastanti e dibattute; basti pensare che diverse posizioni sono state prese in merito alle specie attualmente viventi (fra gli altri: Simpson, 1945; Groves, 1967, 1983; Loose, 1975; Guérin, 1982; Prothero et al., 1986; Prothero & Schoch, 1989; Morales & Melnick, 1994; Cerdeño, 1995; Tougard et al., 2001; Antoine, 2002; Willerslev et al., 2009). Fra i vari contributi, in cui sono incluse anche alcune (e molto spesso non le stesse) specie fossili, vanno menzionati i lavori di Guérin (1982), Prothero et al. (1986), Prothero & Schoch (1989), Cerdeño (1995), Antoine et al. (2003, 2010). Tuttavia, il gruppo in sé e le specie ad esso relazionate sono state sempre trattate in modo limitato dal punto di vista cronologico, geografico, sistematico e filogenetico. D'altronde, le difficoltà nello studio del gruppo sono note già da tempo e, come riportato da Simpson (1945) e successivamente ribadito in Prothero (2005) e Willerslev et al. (2009): "The human factor in classification is nowhere more evident than in dealing with this superfamily (Rhinoceroidea)" (Simpson, 1945). Un commento sagace riportato da Hooijer (1966) recita "Rhinoceroses have a reputation for being difficult animals to deal with as fossils. In spite of an enormous amount of scientific literature, the present state of our knowledge and comprehension of this group is comparable only to that of O.C. Marsh's grasp of the equids".

L'obiettivo di questo lavoro è quello di verificare la validità della tribù Rhinocerotini come gruppo monofiletico e la validità dei taxa inclusi in essa nonché di dare un contributo sul dibattito relativo alle relazioni filogenetiche all'interno del gruppo. Inoltre, vengono rivisitate criticamente le distribuzioni geografiche e cronologiche dei taxa considerati, permettendo così di avere un quadro più esaustivo sia sull'origine del gruppo che delle diverse specie in esso incluse.

METODOLOGIA

STRATIGRAFIA, CRONOLOGIA E BIOCRONOLOGIA

Il gruppo analizzato in questo lavoro è attualmente distribuito in poche aree dell'Asia meridionale e dell'Africa, ma occupava in passato un'areale decisamente più vasto, comprendente la quasi totalità dell'Africa e dell'Eurasia, incluso l'arcipelago Indo-Malese e il Giappone. Tale distribuzione ha raggiunto il suo apice nel corso del Pleistocene, ma relativamente ampia era la distribuzione del gruppo anche nel corso del Miocene e del Pliocene. La presenza di specie fossili in aree così vaste ha necessariamente portato alla ricerca di un sistema di correlazione cronostatigrafico fra i diversi depositi continentali e le nomenclature adottate nei vari paesi.

Lo schema cronostatigrafico utilizzato nel lavoro fa riferimento a quello riportato in Cohen et al. (2013: <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2014-02.jpg>); il limite Pliocene-Pleistocene è quello ratificato in Gibbard et al. (2010). Quando disponibili vengono indicate le età assolute per le segnalazioni dei diversi taxa.

Lo schema biocronologico utilizzato fa riferimento a quello proposto da Steininger (1999) e Agustí et al. (2001) per le European Mammal Neogene Zones (MN) e a quello proposto da Schmidt-Kittler et al. (1987) per le European Mammal Paleogene Zones (MP).

Le correlazioni fra i depositi europei e quelli asiatici sono estrapolate dalle sequenze cronostatigrafiche pubblicate nel volume edito da Wang et al. (2013) e relativa bibliografia. I depositi fossiliferi africani, e le relative associazioni a mammiferi, sono stati principalmente indagati da autori europei che quindi fanno principalmente riferimento alla scala cronostatigrafica o alle Zone a Mammiferi d'Europa.

MORFOLOGIA E MORFOMETRIA

La terminologia, in modo particolare quella relativa alla morfologia dentaria, è relativamente vasta e diversi autori hanno utilizzato termini diversi per indicare strutture simili (vedi Fukuchi, 2003). In questo lavoro la terminologia craniale, dentaria e anatomica in generale segue quella indicata da Guérin (1980) e modificata ed ampliata da Antoine (2002) (Fig. 1-4). I valori morfometrici dei diversi esemplari considerati sono stati ottenuti seguendo la metodologia introdotta da Guérin (1980) ed ampiamente adottata in letteratura.

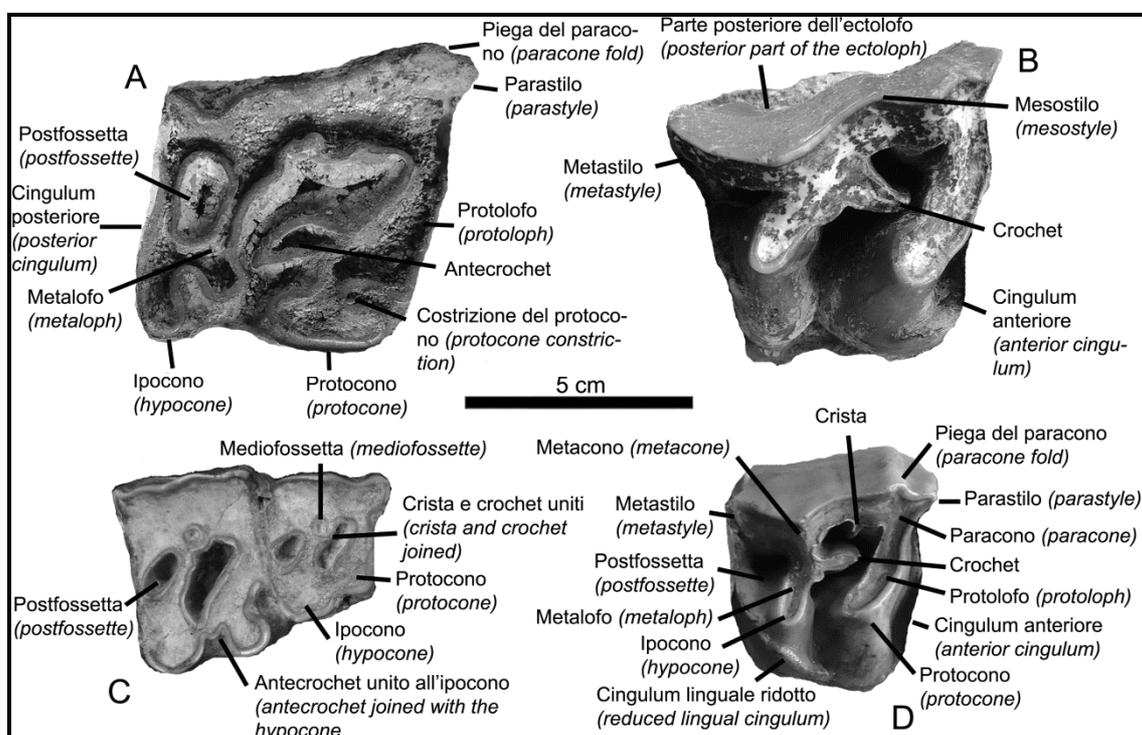


Fig. 1. Nomenclatura dentaria, denti superiori in visione occlusale. **A**, M2 di *Iranotherium morgani* da Maragheh (NHMW mar0392); **B**, M2 di *Ceratotherium neumayri* da Maragheh (NHMW mar0381); **C**, P2-P3 di *Chilotherium schlosseri* da Samos (MGPP 25302); **D**, P4 di *Hoploaceratherium belvederense* da Vienna Belvedere (NHMW n°24).

Fig. 1. Dental nomenclature, upper teeth in occlusal view. **A**, M2 of *Iranotherium morgani* from Maragheh (NHMW mar0392); **B**, M2 of *Ceratotherium neumayri* from Maragheh (NHMW mar0381); **C**, P2-P3 of *Chilotherium schlosseri* from Samos (MGPP 25302); **D**, P4 of *Hoploaceratherium belvederense* from Wien Belvedere (NHMW n°24).

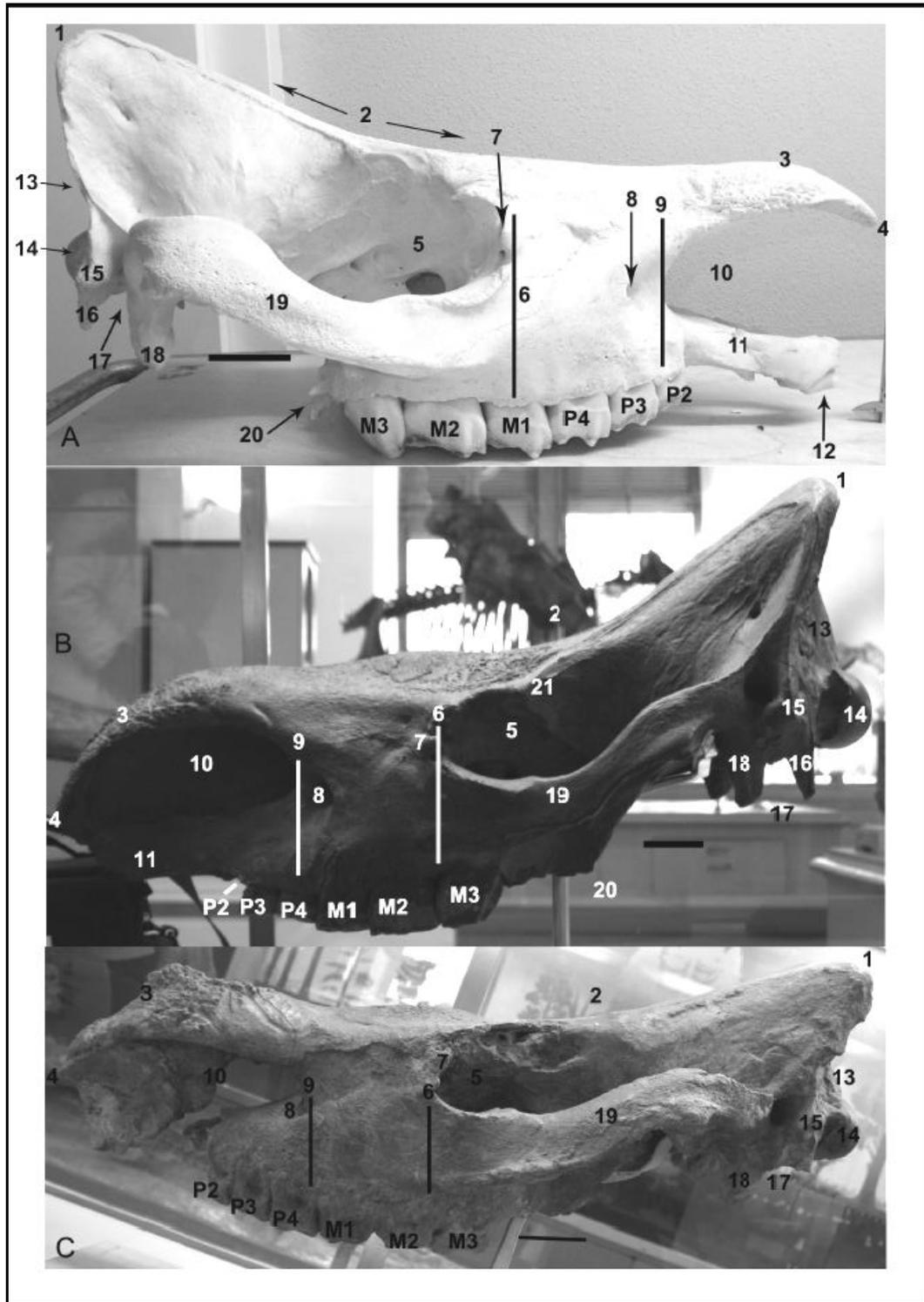


Fig. 2. Nomenclatura del cranio, visione laterale. **A**, Cranio di *Dicerorhinus sumatrensis* (NMB 10529); **B**, Cranio di *Coelodonta antiquitatis* (IGF 16945); **C**, Cranio di *Stephanorhinus etruscus* (IGF 756). Scala = 5 cm. 1, cresta occipitale; 2, profilo dorsale del cranio; 3, inserzione del corno nasale; 4, bordo anteriore dei nasali; 5, cavità orbitale; 6, bordo anteriore della cavità orbitale; 7, processo lacrimale; 8, foramen infraorbitale; 9, bordo posteriore dell'incisura nasale; 10, incisura nasale (con setto nasale in A, non ossificato; B, completamente ossificato; C, parzialmente ossificato); 11, premascellare; 12, II; 13, faccia occipitale; 14, condili occipitali; 15, processo post-timpanico; 16, processo paraoccipitale; 17, pseudo-meato uditivo esterno (A, pseudo-meato aperto, B e C, pseudo-meato uditivo chiuso); 18, processo post-glenoidale; 19, arcata zigomatica; 20,

margine posteriore del processo pterigoideo; 21, processo post-orbitale sui frontali; M, molari; P, premolari.

Fig. 2. Cranial nomenclature, lateral view. **A**, Skull of *Dicerorhinus sumatrensis* (NMB 10529); **B**, Skull of *Coelodonta antiquitatis* (IGF 16945); **C**, Skull of *Stephanorhinus etruscus* (IGF 756). Scale bar = 5 cm. 1, occipital crest; 2, dorsal profile, 3, insertion for the median nasal horn; 4, anterior tip of the nasal bones; 5, orbital cavity; 6, anterior border of the orbital cavity; 7, lacrimal process; 8, infraorbital foramen; 9, posterior border of the nasal notch; 10, nasal notch (with nasal septum on A, not ossified; B, completely ossified; C, partially ossified); 11, praemaxilla; 12, II; 13, occipital face; 14, occipital condyles; 15, post-tympanic process; 16, paraoccipital process; 17, external auditory pseudo-meatus (A, open pseudo-meatus; B and C, closed pseudo-meatus); 18, post-glenoidal process; 19, zygomatic arch; 20, posterior border of the pterygoid; 21, post-orbital process on the frontal bones; M, molars; P, premolars.

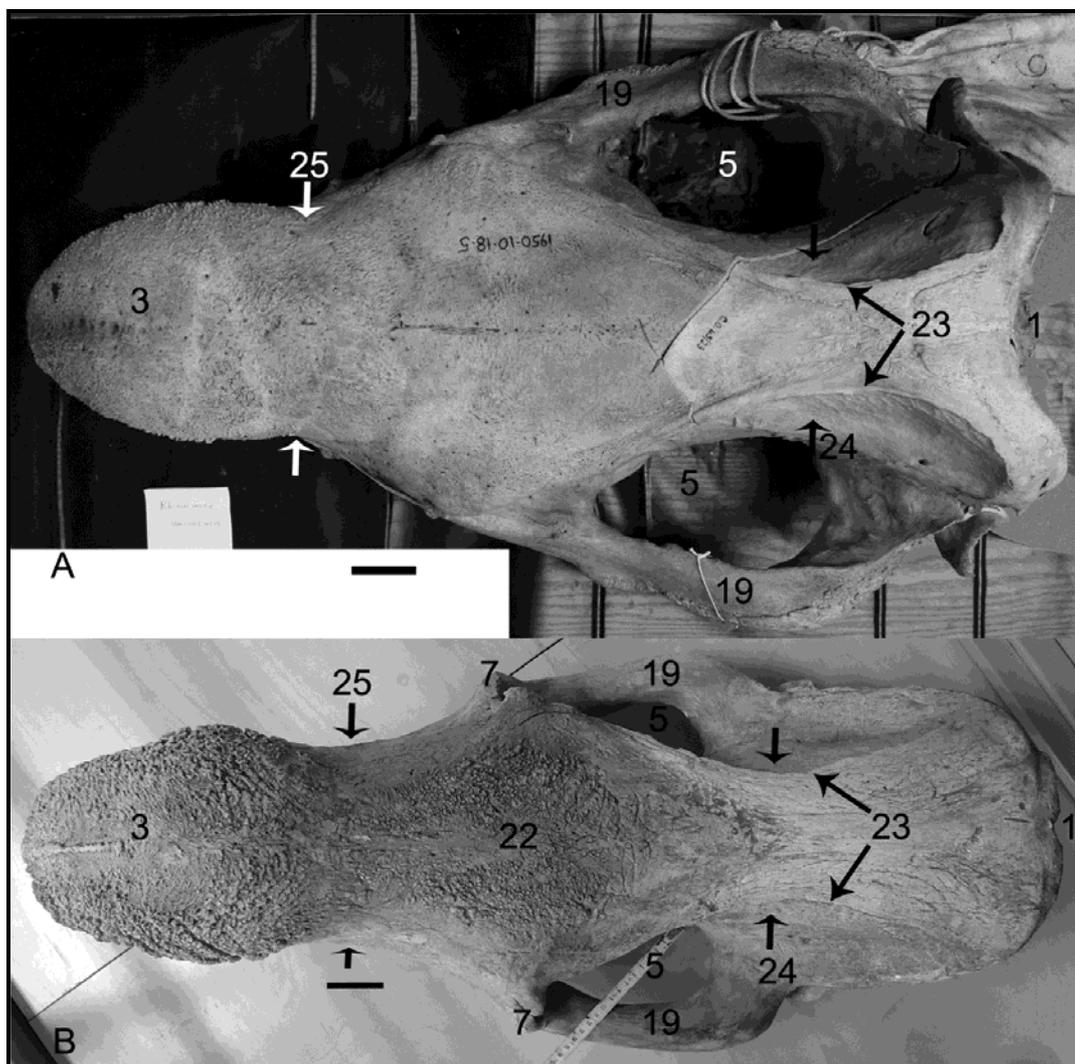


Fig. 3. Nomenclatura del cranio, visione dorsale. **A**, Cranio di *Rhinoceros unicornis* (NHML11950-10-18-2); **B**, Cranio di *Coelodonta antiquitatis* (NHMW senza numero di collezione). Scala = 5 cm. 1, cresta occipitale; 3, inserzione del corno nasale; 5, cavità orbitale; 7, processo lacrimale; 19, arcata zigomatica; 22, inserzione per il corno frontale; 23, creste fronto-parietali; 24, costrizione post-orbitale; 25, costrizione ante-orbitale.

Fig. 3. Cranial nomenclature, dorsal view. **A**, Skull of *Rhinoceros unicornis* (NHML11950-10-18-2); **B**, Skull of *Coelodonta antiquitatis* (NHMW no collection number). Scale bar = 5cm. 1,

occipital crest; 3, insertion for the median nasal horn; 5, orbital cavity; 7, lacrimal process; 19, zygomatic arch; 22, insertion for the frontal horn; 23, frontal-parietal crests; 24, post-orbital constriction; 25, ante-orbital constriction.

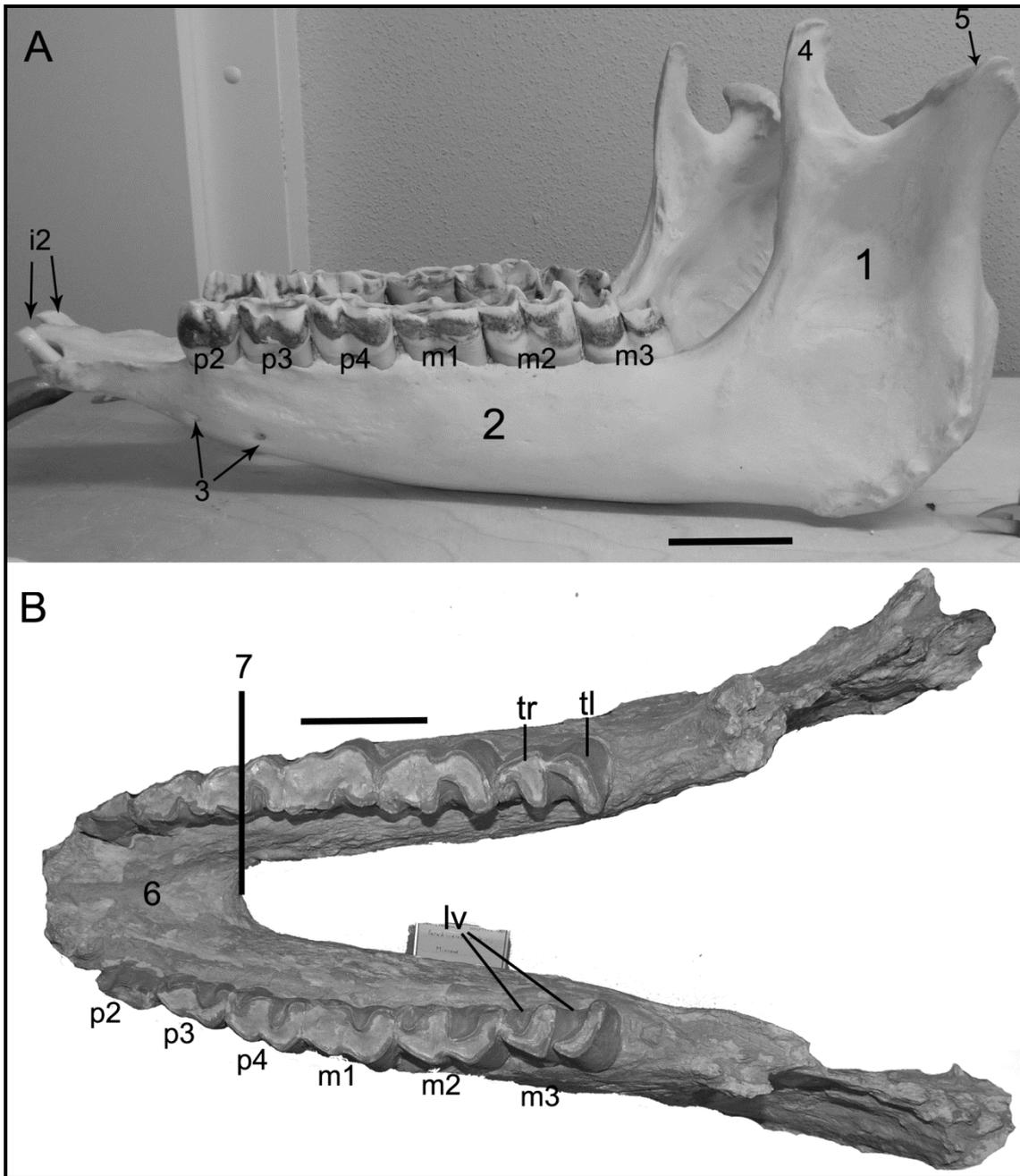


Fig. 4. Nomenclatura della mandibola, visione laterale. **A**, Mandibola di *Dicerorhinus sumatrensis* (NMB 10529) visione laterale; **B**, Mandibola di *Paradiceros mukirii* (NHML M29931, calco) visione occlusale. Scala = 5 cm. 1, branca ascendente; 2, branca orizzontale; 3, foramina mentonieri; 4, processo coronoideo; 5, articolazione mandibolare; 6, sinfisi; 7, bordo posteriore della sinfisi; tr, trigonide; tl, talonide; lv, valli linguali; i, incisivi; m, molari; p, premolari.

Fig. 4. Mandibular nomenclature. **A**, Mandible of *Dicerorhinus sumatrensis* (NMB 10529) lateral view; **B**, Mandible of *Paradiceros mukirii* (NHML M29931, cast) occlusal view. Scale bar = 5 cm. 1, vertical ramus; 2, horizontal ramus; 3, mental foramina; 4, coronoid process; 5, articular

surface; 6, symphysis; 7, posterior border of the symphysis; tr, trigonid; tl, talonid; lv, lingual valleys; i, incisors; m, molars; p, premolars.

RHINOCEROTIDAE E RHINOCEROTINI: CLASSIFICAZIONI PRECEDENTI

La famiglia Rhinocerotidae è inclusa nella superfamiglia Rhinoceroidea Owen, 1845 e nell'ordine dei Perissodactyla Owen, 1848. Diverse classificazioni e suddivisioni della famiglia sono state proposte in diversi contributi e di seguito vengono riportati i contributi più significativi con in evidenza, quando indicati dall'autore, i generi discussi nel presente lavoro.

Secondo Guèrin (1980, 1982) la famiglia è così composta:

Famiglia Rhinocerotidae Owen, 1845

Sottofamiglia Aceratheriinae Dollo, 1885

Sottofamiglia Teleoceratinae Hay, 1902

Sottofamiglia Dicerotinae Ringström, 1924 (= Dicerinae Osborn)

Diceros Gray, 1821

Ceratotherium Gray, 1867

Sottofamiglia Dicerorhininae Simpson, 1945 (= Dicerorhinae Osborn)

Dicerorhinus Gloger, 1841

Coelodonta Bronn, 1841

Sottofamiglia Rhinocerotinae Gray, 1821

Rhinoceros Linnaeus, 1758

Gaindatherium Colbert, 1934

Sottofamiglia Elasmotheriinae Dollo, 1885

Guérin (1980, 1982) non riconosce la tribù Rhinocerotini come rango tassonomico ed include le specie attualmente viventi in sottofamiglie diverse. Inoltre, le specie fossili del Plio-Pleistocene dell'Europa Occidentale (ad eccezione di *Coelodonta antiquitatis*) vengono incluse dall'autore nel genere *Dicerorhinus*, rappresentato dalla specie attuale *D. sumatrensis*.

Groves (1983) propone una nuova suddivisione per la sottofamiglia Rhinocerotinae che sarebbe così composta:

Sottofamiglia Rhinocerotinae Dollo, 1885

Tribù Elasmotheriini Gill, 1872

Tribù Dicerotini (=ex Dicerinae Pocock, 1945)

Diceros Gray, 1821

Ceratotherium Gray, 1867

Paradiceros Hooijer, 1968

Tribù Rhinocerotini Dollo, 1885

Sottotribù Lartetotheriina Groves, 1983

Lartetotherium Ginsburg, 1974

Sottotribù Rhinocerotina Dollo, 1885

Rhinoceros Linnaeus, 1758

Punjabitherium Khan, 1971

Gaindatherium Colbert, 1934

?*Stephanorhinus* Kretzoi, 1942

Coelodonta Bronn, 1831

Sottotribù Dicerorhinina (= ex Dicerorhininae Simpson, 1945)

Dicerorhinus Gloger, 1841

Secondo Prothero & Schoch (1989) la famiglia è così suddivisa:

Famiglia Rhinocerotidae Owen, 1845

Sottofamiglia Diceratheriinae Dollo, 1885

Sottofamiglia Menoceratinae Prothero, Manning & Hanson, 1986

Sottofamiglia Aceratheriinae Dollo, 1885

Sottofamiglia Rhinocerotinae Owen, 1848

Tribù Teleoceratini Hay, 1902

Tribù Rhinocerotini Owen, 1845

Sottotribù Dicerorhinina Ringström, 1924

Dicerorhinus Gloger, 1841

Stephanorhinus Kretzoi, 1942

Lartetotherium Ginsburg, 1974

Coelodonta Bronn, 1831

Sottotribù Rhinocerotina Owen, 1845

Gaindatherium Colbert, 1934

Rhinoceros Linnaeus, 1758

Sottotribù Dicerotina Ringström, 1924

Paradiceros Hooijer, 1968

Diceros Gray, 1821

Ceratotherium Gray, 1867

Sottotribù Elasmotheriina Bonaparte, 1845

Rhinocerotoida incertae sedis:

Symphysorrhachis Belyajeva, 1954

Meschotherium Gabunia, 1964

Ninxiatherium Chen, 1977

Punjabitherium Kahn, 1971

La tribù Rhinocerotini viene riconosciuta da Prothero et al. (1986) come rango tassonomico ed è suddivisa in quattro distinte sottotribù. Il numero dei generi considerati validi è relativamente maggiore rispetto a quanto riportato da Guérin (1980, 1982). Il genere *Stephanorhinus* viene riconosciuto come valido a differenza di quanto esposto da Guérin (1980).

Cerdeño (1995) propone, su analisi cladistica una nuova classificazione:

Famiglia Rhinocerotidae Owen, 1845

Sottofamiglia Aceratheriinae Dollo, 1885

Tribù Alicornopini Cerdeño, 1995

Tribù Teleoceratini Hay, 1902

Sottofamiglia Rhinocerotinae Owen, 1845

Amphicaenopus Wood, 1927

Aprotodon Forster Cooper, 1915

Gaindatherium Colbert, 1934

Lartetotherium Ginsburg, 1974

Tribù Rhinocerotini Owen, 1845

Dicerorhinus Gloger, 1841

Sottotribù Rhinocerotina Owen, 1845

Punjabitherium Khan, 1971

Rhinoceros Linnaeus, 1758

Sottotribù Dicerotina Ringström, 1924

Paradiceros Hooijer, 1968

Diceros Gray, 1821

Ceratotherium Gray, 1867

Sottotribù Iranotheriina Kretzoi, 1943

Sottotribù Elasmotheriina Bonaparte, 1845

Gruppo *Elasmotherium-Ninxiatherium*

Ninxiatherium Chen, 1977

Elasmotherium Fisher, 1808

Gruppo *Coelodonta-Stephanorhinus*

Stephanorhinus Kretzoi, 1842

Coelodonta Bronn, 1831

A differenza delle precedenti, la classificazione proposta da Cerdeño (1995) si basa su un cladogramma ottenuto con il principio di parsimonia. I generi *Coelodonta* e *Stephanorhinus* vengono inclusi per la prima volta nella sottotribù Elasmotheriina.

McKenna & Bell (1997) propongono invece la seguente suddivisione:

Famiglia Rhinocerotidae Gray, 1821

Sottofamiglia Arynodontinae Scott & Osborn, 1883

Tribù Arynodontini Scott & Osborn, 1883

Tribù Cadurcotheriini Kretzoi, 1942

Sottotribù Cadurcotheriina Kretzoi, 1942

Sottotribù Metamynodontina Kretzoi, 1942

Sottofamiglia Rhinocerotinae Gray, 1821

Tribù Diceratheriini Dollo, 1885

Sottotribù Caenopina Cope, 1887

Sottotribù Diceratheriina Dollo, 1885

Tribù Rhinocerotini Gray, 1821
Sottotribù Aceratheriina Dollo, 1885
Sottotribù Rhinocerotina Gray, 1821
Infratribù Teleoceratini Hay, 1902
Infratribù Elasmotheriini Bonaparte, 1845
Infratribù Rhinoceroti Gray, 1821
Dicerorhinus Gloger, 1841
Coelodonta Bronn, 1831
Gaioadatherium Colbert, 1934
Rhinoceros Linnaeus, 1758
Punjabitherium Kahn, 1971
Paradiceros Hooijer, 1968
Ceratotherium Gray, 1821
Diceros Gray, 1821

Gli autori riconoscono la tribù Rhinocerotini come rango tassonomico valido ma all'interno includono taxa precedentemente attribuiti a sottofamiglie o tribù differenti.

Heissig (1999) propone la seguente classificazione:

Famiglia Rhinocerotidae Gill, 1872
Sottofamiglia Diceratheriinae Dollo, 1885
Tribù Trigoniadini Heissig, 1989
Tribù Diceratheriini Dollo, 1885
Sottofamiglia Aceratheriinae Dollo, 1885
Tribù Menoceratini Prothero, Manning & Hanson, 1986

Tribù Aceratheriini Dollo, 1885

Tribù Teleoceratini Hay, 1902

Sottofamiglia Rhinocerotinae Dollo, 1885

Tribù Rhinocerotini Dollo, 1885

Sottotribù Rhinocerotina Dollo, 1885

Sottotribù Dicerotina Groves, 1983

Tribù Elasmotheriini Dollo, 1885

Heissig (2012a) include nella tribù Rinocerotini quattro sottotribù: Rhinocerotina, Dicerotina, Dicerorhinina e, con riserva, Coelodontina. L'autore però non indica quali generi vengono inclusi nelle diverse sottotribù. La tribù Elasmotheriini è, secondo l'autore, il sister-taxon della tribù Rhinocerotini.

Antoine (2002), sulla base di un'analisi cladistica volta allo studio delle relazioni filogenetiche degli elasmotheri, propone invece la seguente suddivisione:

Famiglia Rhinocerotidae Gray, 1821

Sottofamiglia Rhinocerotinae Gray, 1821

Tribù Aceratheriini Dollo, 1885

Tribù Rhinocerotini Gray, 1821

Sottotribù Rhinocerotina Gray, 1821

Rhinoceros Linnaeus, 1758

Diceros Gray, 1821

Coelodonta Bronn, 1831

Dicerorhinus Gloger, 1841

Ceratotherium Gray, 1867

Sottotribù Teleoceratina Hay, 1902

Sottofamiglia Elasmotheriinae Bonaparte, 1845

Tribù Diceratheriini Dollo, 1885

Tribù Elasmotheriini Bonaparte, 1845

Sottotribù Menoceratina Prothero, Manning & Hanson, 1986

Sottotribù Elasmotheriina Bonaparte, 1845

Antoine (2002) ripropone la tribù Rhinocerotini come rango tassonomico valido ma, a differenza di Heissig (1999, 2012), propone come sister-group la tribù Aceratheriini e riconosce come rango tassonomico valido la sottofamiglia Elasmotheriinae. Il numero di generi appartenenti al gruppo in esame, e considerati in Antoine (2002), è limitato in quanto non vengono prese in considerazione molte delle specie fossili appartenenti a questo taxon, ad eccezione di *Coelodonta antiquitatis*.

Come si può estrapolare dagli esempi riportati, le suddivisioni all'interno della famiglia Rhinocerotidae, nonché la validità dei diversi ranghi tassonomici e dei taxa in essi inclusi, variano da autore ad autore e le varie proposte sono molto spesso discordanti. I contributi di Cerdeño (1995) e Antoine (2002), in particolare, si basano su analisi cladistica e sul principio di parsimonia, ma i diversi autori prendono in considerazione generi e/o specie differenti, così come sono differenti o parzialmente differenti la quantità ed i tipi di caratteri considerati.

INTRODUZIONE ALL'ANALISI CLADISTICA

Il metodo della parsimonia

L'analisi cladistica è relativamente diffusa fra biologi e paleontologi per testare e quantificare le relazioni filogenetiche all'interno di un gruppo considerato. Essa si basa sul grado di parentela fra i taxa considerati, cioè sulla distanza nel tempo dall'ultimo progenitore comune. Secondo Hennig (1966), solamente i caratteri derivati possono dare informazioni circa la filogenesi; taxa che condividono una serie di caratteri derivati sono più verosimilmente raggruppati insieme di quanto non lo siano quelli che non condividono tali caratteri. Le relazioni fra i taxa sono rappresentate tramite un cladogramma che è costruito in modo tale che il numero dei cambiamenti da uno stato del carattere al successivo sia minimizzato. Il principio alla base di questo metodo è quello della parsimonia (qualunque ipotesi che richieda un minor numero di supposizioni è l'ipotesi più sostenibile).

La determinazione dei caratteri primitivi (plesiomorfi) e derivati (apomorfi) all'interno di un taxon è di fondamentale importanza per l'analisi cladistica. Gli stati del carattere vengono determinati a partire dalla comparazione con un taxon esterno (outgroup) al gruppo in esame (ingroup). L'utilizzo di più di tre taxa terminali nel gruppo esterno per garantire una certa stabilità fu raccomandato per la prima volta da Nixon & Carpenter (1993). Gruppi composti da un numero relativamente ampio di taxa esterni (15-20), come utilizzato in questo lavoro, furono formalmente utilizzati da Antoine (2002: "groupe de branchement") e da Antoine (2003: "branching group"). Il vantaggio nell'utilizzo di sets così ampi per le ramificazioni e le radici del cladogramma e per ottenere sinapomorfie affidabili è stato inoltre discusso da Orliac et al. (2010:318).

Va ricordato che i cladogrammi ottenuti dall'analisi cladistica non indicano antenati e discendenti ma ipotizzano che due o più taxa sono fra loro imparentati.

La metodologia applicata alla famiglia Rhinocerotidae è ben presentata in Antoine (2002) e non necessita di ulteriori chiarimenti. L'applicazione dell'analisi cladistica ai gruppi della famiglia è comunque antecedente e si ritrova, ad esempio, in Cerdeño (1995). Recentemente, diversi cladogrammi inerenti la superfamiglia Rhinoceroidea e la famiglia Rhinocerotidae sono stati proposti in diversi contributi (es., Antoine et al., 2003, 2010; Deng, 2008; Deng et al., 2011; Sanisidro et al., 2012; Becker et al., 2013; Lu, 2013). La metodologia, tuttavia, è stata fortemente criticata da Geraads et al. (2011). Questi ultimi autori notano come la matrice proposta da Antoine (2002) sia stata leggermente rivisitata da Deng (2008) il quale ha ottenuto un cladogramma leggermente differente utilizzando un differente algoritmo. Inoltre, secondo Geraads et al. (2011), diversi stati di carattere sono stati modificati da una matrice all'altra senza però alcuna giustificazione. Geraads et al. (2011) ritengono che la maggior parte dei caratteri utilizzati sia difficile da codificare in modo obiettivo e sono presenti molti casi intermedi fra due stati di un carattere. La codificazione di alcuni caratteri relativi a parti anatomiche che possono subire forti variazioni nella morfologia (come i carpali) non è, a parere di Geraads et al. (2011), assolutamente obiettiva. Il cambiamento degli stati di caratteri porta ovviamente ad ottenere cladogrammi differenti e quindi a formulare conclusioni tassonomiche differenti. Infine, la scelta di utilizzare caratteri non pesati (cioè di dare ad ogni carattere lo stesso peso nell'algoritmo utilizzato per la costruzione del cladogramma) è, secondo Geraads et al. (2011), ingiustificata, poiché su nessuna base solida si può attribuire lo stesso peso a caratteri quali "assenza/presenza del corno frontale" e uno dei qualsiasi caratteri osservabili su un carpale.

Le considerazioni riportate in Geraads et al. (2011) sulle analisi cladistiche finora sviluppate per la famiglia Rhinocerotidae sono in buona parte condivise in questo lavoro. Su tali considerazioni, unite ad altre esposte di seguito, si basa la scelta dei caratteri utilizzati per l'analisi cladistica della tribù Rhinocerotini.

Alcuni dei cladogrammi relativi alla superfamiglia Rhinoceroidea finora pubblicati sono mirati all'interpretazione delle relazioni filogenetiche a larga scala (tribù o generi: Prothero et al.,

1986; Cerdeño, 1995; Heissig, 2012a). Altri cladogrammi, invece, sono per lo più mirati alla comprensione delle relazioni fra le specie appartenenti ad un singolo clade, come nel caso degli elasmotheri (Antoine, 2002), oppure di una specie all'interno di un clade ben definito (Antoine et al., 2003, 2010; Lu, 2013; Pandolfi, accepted). In tutti questi casi, comunque, le specie appartenenti alla tribù oggetto di questo lavoro sono praticamente limitate alle sole specie viventi o ad alcune di esse (di solito due o tre), e spesso includono solo due o tre specie fossili (quelle con meno caratteri derivati). Questo perché lo studio delle relazioni all'interno dei Rhinocerotini non rientrava ovviamente negli scopi di tali contributi. Come notato da Geraads et al. (2011), però, lo stato di alcuni caratteri varia da matrice a matrice, probabilmente in relazione all'elevato numero di codificazioni da gestire, ma varia anche il numero dei caratteri considerati dai diversi autori nelle loro analisi. Mentre in Antoine (2002), Antoine et al. (2003, 2010) e Becker et al. (2013) il numero dei caratteri utilizzati resta invariato (282), in Lu (2013) il numero dei caratteri considerati è inferiore (214) e limitato ai soli cranio, mandibola e denti. Quest'ultimo autore, inoltre, include nell'analisi una serie di caratteri non descritti dagli autori precedenti ma che si rivelano utili nell'indagine delle relazioni all'interno degli aceratheri. Il numero di caratteri scelti da Heissig (2012a), che però non conduce un'analisi informatizzata, è invece relativamente modesto (44) ed i caratteri scelti dall'autore sono solo parzialmente riscontrabili nei lavori precedenti. Tali caratteri vengono utilizzati in quanto utili nella definizione delle relazioni fra i gruppi considerati dall'autore. Il cladogramma presentato da Deng et al. (2011) è probabilmente l'unico in cui vengono considerate un numero di specie consistente (17) appartenenti alla tribù in esame. Nell'analisi di questi autori, però, non vengono inclusi gruppi esterni appartenenti ad altre tribù (ad eccezione del solo outgroup ovviamente). Inoltre, Deng et al. (2011) utilizzano per la loro analisi 47 caratteri, di cui 7 non descritti precedentemente e 7 modificati da altri lavori. Questa scelta si rivela utile nell'indagine delle relazioni fra la specie descritta nel loro lavoro e le altre specie considerate.

Il numero ed i tipi di carattere, quindi, sembrano variare in relazione al taxon analizzato ed alla scala dell'indagine. Nessuna giustificazione concreta sulla scelta di tale variazione sembra però discussa nei diversi contributi.

In questo lavoro vengono esclusi dall'analisi gli elementi del postcranio ed alcuni caratteri mandibolari e della dentatura inferiore descritti in lavori precedenti. Le giustificazioni di tale scelta vengono esposte nei capitoli successivi.

Difficoltà nella codificazione di alcuni caratteri e caratteri esclusi dall'analisi

Il cranio rappresenta, probabilmente, l'elemento più diagnostico per il riconoscimento specifico di un esemplare ed uno degli elementi più importanti per lo studio dell'evoluzione del gruppo insieme ad alcuni caratteri della dentatura. Data la sua importanza, i caratteri codificati per il cranio in contributi precedenti dovrebbero essere tutti considerati. In alcuni casi, tuttavia, la codificazioni di un carattere è impossibilitata dallo stato di conservazione dell'esemplare in studio; non mancano casi, infatti, in cui una specie sia rappresentata da un solo reperto difficile da maneggiare per permettere l'osservazione di un determinato carattere oppure tale reperto sia mal conservato.

Alcuni caratteri relativi alla mandibola ed ai denti inferiori presentano alcune problematiche nel gruppo in esame, legate sia all'ampia variabilità morfologica intraspecifica, che alle poche divergenti morfologiche interspecifiche.

Il numero di foramina presenti in un elemento anatomico, la loro disposizione o la fusione o meno di due o più foramina, sono caratteri che, nel campione analizzato, mostrano una certa variabilità intraspecifica. In *Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer, 1814), ad esempio, il numero dei foramina mentali varia da 0 a 3 (Fig. 5). Tale variabilità è riscontrabile anche nelle specie fossili del Plio-Pleistocene dell'Europa, come già notato da Guérin (1980).

La variabilità dei caratteri morfologici nei denti dei rinoceronti fossili del Plio-Pleistocene è ben documentata in letteratura (Guérin, 1980; Fortelius et al., 1993; Lacombat, 2005). Il crochet è una piega all'interno del dente che può mostrare una variabilità pronunciata fra i diversi denti della stessa serie e/o esemplari diversi della stessa specie. Tale variabilità è marcata nei premolari superiori e non permette una facile codificazione (Fig. 6). Tali caratteri sono mantenuti comunque nell'analisi del gruppo e la loro codificazione è basata sul numero maggiore di osservazioni possibili, il più possibile integrate con dati di letteratura (in modo particolare Guérin, 1980).

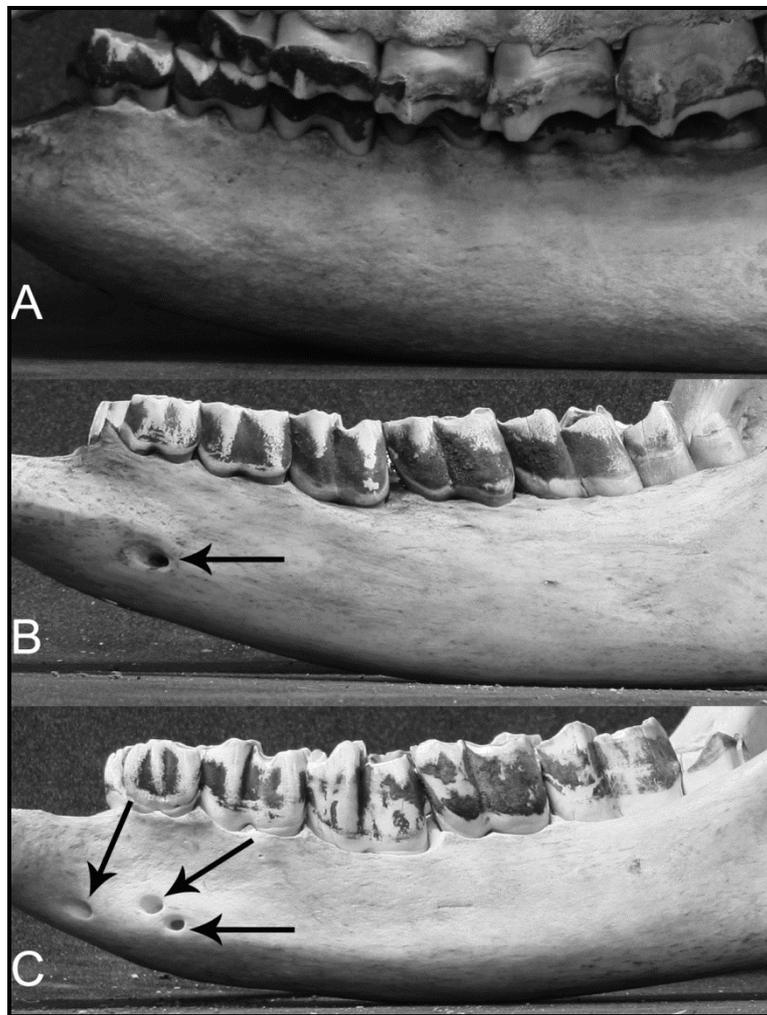


Fig. 5. Mandibole in visione laterale. **A**, Mandibola di *Dicerorhinus sumatrensis* (NHML 72-12-31-1) senza foramen mentoniero; **B**, Mandibola di *Dicerorhinus sumatrensis* (NHML 1948-12-20-1) con un solo foramen mentoniero; **C**, Mandibola di *Dicerorhinus sumatrensis* (NHML 1948-12-20-1) con tre foramina mentonieri.

Fig. 5. Mandibles in lateral view. A, Mandible of Dicerorhinus sumatrensis (NHML 72-12-31-1) without mandibular foramen; B, Mandible of Dicerorhinus sumatrensis (NHML 1948-12-20-1)

with one mandibular foramen; *C*, Mandible of *Dicerorhinus sumatrensis* (NHML 1948-12-20-1) with three mandibular foramina.

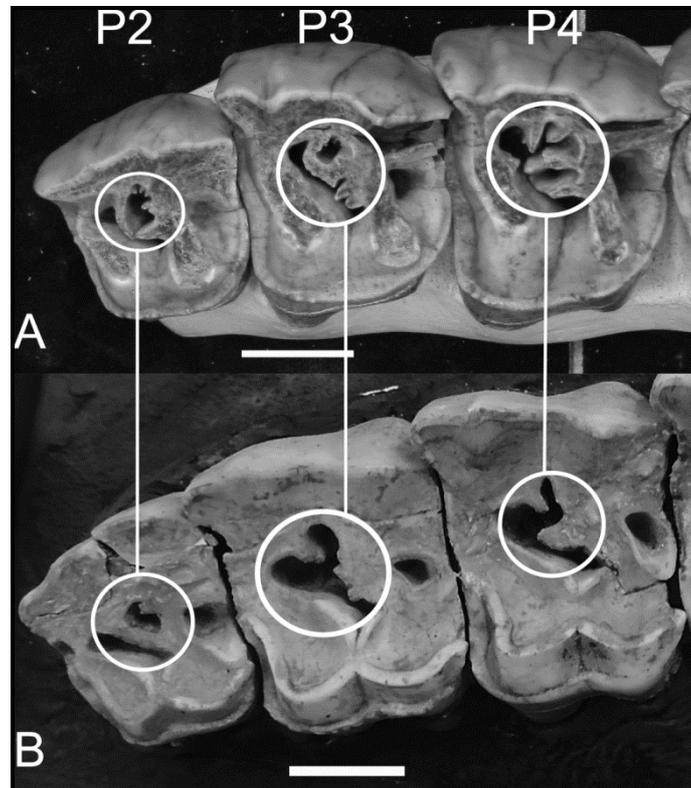


Fig. 6. Variabilità nella morfologia del crochet e della crista nei premolari superiori di *Stephanorhinus hundsheimensis*, in visione occlusale. **A**, P2-P3 (IQW 1966-7-415) da Voigsted (Germania); **B**, P2-P3 (NHMW 1909-11-578) da Hundsheim (Austria). Scala = 2 cm.

Fig. 6. Morphological variability of crochet and crista on the upper premolars of Stephanorhinus hundsheimensis, occlusal view. A, P2-P3 (IQW 1966-7-415) from Voigsted (Germany); B, P2-P3 (NHMW 1909-11-578) from Hundsheim (Austria). Scale bar = 2 cm.

Un caso particolare riguarda le caratteristiche morfologiche dei denti inferiori nei rinoceronti. Le problematiche relative alla discriminazione fra le diverse specie di rinoceronti fossili sulla base delle morfologie dei denti inferiori è riportata da diversi autori (Guérin, 1980; Lacombat, 2005, 2006). Specie differenti mostrano caratteristiche molto simili e spesso è difficile se non impossibile riuscire a discriminare una specie dall'altra sulla base dei denti inferiori (Guérin, 1980; Fortelius et al., 1993; Lacombat, 2005). La variabilità di tali denti è molto ampia; la morfologia delle valli linguali, ad esempio, può variare all'interno della stessa serie dentaria così come può variare nello

stesso dente. Tali morfologie hanno poca affidabilità a livello diagnostico ed i caratteri morfologici dei denti inferiori sono quasi esclusivamente descritti sulla base della loro frequenza. Tale frequenza è ovviamente legata al numero di osservazioni, e queste osservazioni sono ovviamente influenzate dalle diverse determinazioni proposte dai diversi autori, che considerano caratteristiche differenti per l'attribuzione specifica di un dato esemplare. In Lacombat (2005) la morfologia ad U delle valli linguali dei denti inferiori è considerato carattere diagnostico per *Stephanorhinus kirchbergensis* mentre Billia & Petronio (2009) considerano come diagnostico di questa specie una morfologia a V stretta delle suddette valli. Sulla base delle osservazioni dirette si è notato come la morfologia ad U delle valli linguali negli esemplari riferiti a questa specie sia più frequente che non quella a V. Tuttavia, esiste un certo grado di incertezza che tali esemplari appartengano tutti alla stessa specie poiché nessuna delle mandibole analizzate è stata rinvenuta in connessione con un cranio di questa specie. Una mandibola recentemente attribuita a *S. kirchbergensis*, e rinvenuta insieme a diversi altri elementi craniali (inclusi giovanili) attribuibili alla stessa specie (Tong & Wu, 2010), possiede denti inferiori che mostrano una morfologia delle valli linguali altamente variabile, non solo nello stesso dente ma anche fra denti opposti della stessa mandibola (Tong & Wu, 2010: 1163).

La presenza di cingula linguali nei molari inferiori non viene riportata per la specie *S. hundsheimensis* mentre sembra essere quasi esclusiva (almeno per il secondo molare) di *S. etruscus* (Lacombat, 2006). Tuttavia, nell'olotipo della specie *S. hundsheimensis* (NHMW 2013/0282/0001) cingula linguali ridotti sono visibili nei molari inferiori.

Il fatto che esista anche una certa difficoltà nel distinguere le specie attuali asiatiche sulla base dei denti inferiori, quando non associati al cranio, dimostra come tali denti, in un certo senso morfologicamente molto più "conservativi" rispetto ai superiori, possano essere attribuiti ad una specie piuttosto che ad un'altra falsificando la codificazione di un determinato carattere. In accordo con Hooijer (1946) si ritiene quasi impossibile riuscire a determinare a livello specifico range dentari inferiori isolati, difficoltà questa che ammette anche Guérin (1980).

Variabilità dei caratteri relativi allo scheletro postcraniale

I caratteri relativi agli elementi postcraniali riportati in alcuni dei contributi precedentemente citati non vengono considerati in questo lavoro. Alcune codificazioni di caratteri potrebbero essere basate su tratti morfologici influenzati dall'età dell'animale, dal sesso e dal tipo di ambiente in cui viveva; a titolo di esempio si riporta l'estrema variabilità dei carpali riscontrata da Harrison & Manning (1983) nel genere *Teleoceras*. Tale variabilità nelle caratteristiche morfologiche sia dei carpali che dei tarsali è stata riscontrata anche nelle specie Plio-Pleistoceniche della tribù considerata. Inoltre, in letteratura e sulla base di osservazioni dirette, è ben documentata la variabilità nelle faccette articolari dei metapodiali delle specie Plio-Pleistoceniche dell'Eurasia (Guérin, 1980; Lacomat, 2005). Risulta chiaro che nel considerare tali elementi l'assegnazione di uno stato di carattere è fortemente influenzato dal numero di osservazioni disponibili, che per alcune specie può essere molto limitato o nullo, a differenza invece della dentatura che è molto più documentata. La quantità e qualità di dati relativi allo scheletro postcraniale è del tutto non omogenea. Le specie Plio-Pleistoceniche della sola area europea sono molto più rappresentate in termini di numero di esemplari di quanto non lo siano le specie asiatiche o africane, incluse probabilmente anche quelle attuali. Bisogna poi tenere in considerazione che numerosi sono i casi in cui elementi del postcraniale vengono attribuiti a specie diverse da diversi autori (vedi numerosi casi di esemplari del Plio-Pleistocene: Guérin, 1980; Fortelius et al., 1993; Mazza et al., 1993; Lacomat, 2005; Pandolfi & Petronio, 2011a), o non possono essere associati ad una determinata specie perché non in connessione anatomica o non assimilabili con certezza ad elementi craniali (vedi il caso dei rinoceronti di Rusinga: Hooijer, 1966).

I caratteri del postcranio hanno sicuramente una valenza a livello filogenetico ma la scelta di tali caratteri per il gruppo considerato necessita di un'ulteriore investigazione e di uno studio molto approfondito dello scheletro dei rinoceronti sia attuali che fossili. Alcuni dei caratteri del postcranio, come il quinto metacarpo non funzionale, hanno sicuramente una valenza non

indifferente nell'ambito dell'evoluzione della superfamiglia, cosa questa però che esula dagli scopi di questo lavoro.

Di seguito si riporta un esempio della variabilità di caratteri in alcuni elementi del postcranio.

Esempio della variabilità dei caratteri nel radio

Nel materiale studiato è stata riscontrata una certa variabilità, all'interno della stessa specie, nella morfologia dell'inserzione del bicipide brachiale. Tale inserzione risulta sia superficiale sia depressa negli esemplari di *Stephanorhinus hemitoechus* (Falconer, 1859) rinvenuti nel sito di Valle Radice (Sora, Frosinone, Italia Centrale) (Fig. 7). Una certa variabilità esiste anche nell'andamento del bordo anteriore dell'articolazione prossimale all'interno della specie *Coelodonta antiquitatis* (Fig. 8). Tale bordo varia da quasi diritto a molto concavo in diversi radi rinvenuti nei depositi del Pleistocene superiore della Germania.



Fig. 7. Inserzione del bicipide brachiale nei radi di *Stephanorhinus hemitoechus* da Valle Radice (Sora, Italia), visione frontale. **A**, inserzione depressa (MNPELP P40/66); **B**, inserzione in rilievo (MNPELP P40/4). Scala = 2 cm.

Fig. 7. Insertion for the biceps brachii on the radii of Stephanorhinus hemitoechus from Valle Radice (Sora, Italy), frontal view. A, depressed insertion (MNPELP P40/66); B, uplifted insertion (MNPELP P40/4). Scala = 2 cm.

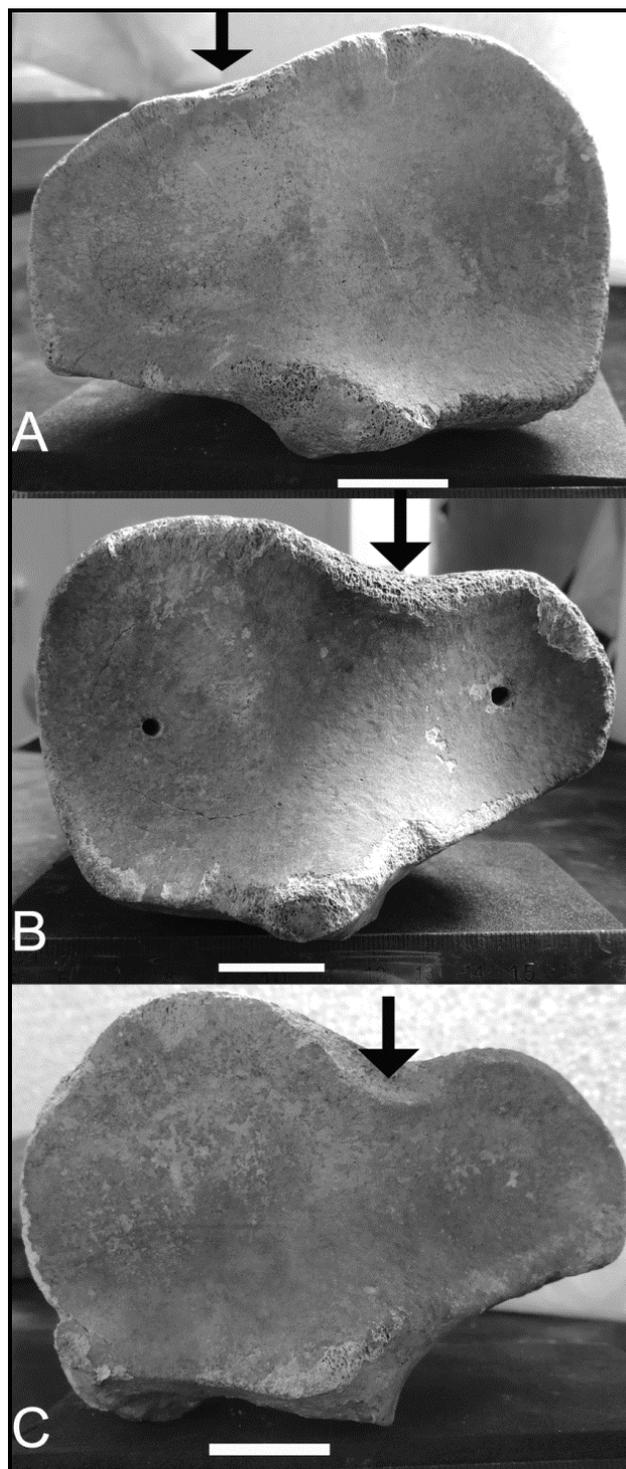


Fig. 8. Variabilità nell'andamento del bordo anteriore dell'articolazione prossimale del radio in *Coelodonta antiquitatis*, visione prossimale. **A**, Bordo anteriore quasi rettilineo (MfN MaMb24760); **B**, bordo anteriore concavo (MfN MbMa24769); **C**, bordo anteriore fortemente concavo (MfN MbMa24766). Scala = 2cm.

Fig. 8. Morphological variability of the anterior border of the proximal articular surface on the radius of *Coelodonta antiquitatis*, proximal view. **A**, Straight anterior border (MfN MaMb24760); **B**, concave anterior border (MfN MbMa24769); **C**, strongly concave anterior border (MfN MbMa24766). Scale bar = 2cm.

Analisi Bayesiana

L'analisi della parsimonia è un approccio non stocastico e non statistico all'inferenza filogenetica mentre l'analisi Bayesiana da una misura oggettiva della probabilità di un'ipotesi.

I metodi Bayesiani (basati su un principio di probabilità) permettono di ottenere misure della significatività del sostegno di un nodo senza ricorrere alla computazione irragionevole imposta da metodi già utilizzati come il bootstrapping (Lewis, 2001). Inoltre, l'approccio Bayesiano permette di testare un'ipotesi filogenetica senza dipendere da qualsiasi particolare albero ipotizzato (Lewis, 2001). In aggiunta, mentre i metodi probabilistici cercano di trovare l'albero (e la lunghezza dei nodi) massimizzando la probabilità dei dati osservati, il metodo Bayesiano restituisce la probabilità a posteriori, che è, la probabilità dell'albero condizionato sui dati osservati e la probabilità a priori (Lewis, 2001 e bibliografia). La metodologia è pochissimo utilizzato in data sets morfologici ed in generale in lavori paleontologici. In particolare, la mancanza di caratteri in un campione ed il tasso di eterogeneità fra i differenti caratteri campionati hanno portato alcuni ricercatori a sollevare problematiche circa l'applicabilità del metodo sotto queste determinate condizioni (Goloboff, 2005; Livesey & Zusi, 2007; Wagner, 2011; Lee & Worthy, 2012). Al momento, il modello più utilizzato per stimare alberi filogenetici da dati fenotipici è il modello Mk (Lewis, 2001). In questo modello, la probabilità di cambiamento da uno stato all'altro del carattere è la stessa che si ha nel cambiamento in direzione reversiva. Il modello è stato recentemente testato con data sets fenotipici e comparato con i risultati ottenuti dalla massima parsimonia (Wright & Hillia, 2014 e bibliografia).

MORFOMETRIA GEOMETRICA

La Morfometria Geometrica rappresenta un'analisi quantitativa delle differenze geometriche fra forme biologiche (fenotipo). L'innovazione di questo metodo sta nell'integrazione di metodi di statistica univariata e multivariata con un approccio geometrico basato su tratti descrittivi che includono informazioni biologiche.

I landmarks mostrano l'informazione geometrica su una struttura fornendo le basi matematiche nello studio della deformazione e fornendo una spiegazione biologica del fenomeno morfologico. Il sistema di coordinate dei landmarks, definito anche dei punti omologhi perchè identificabili in ogni esemplare, mette in luce le differenze di forma fra più oggetti; queste differenze sono visibili come differenze fra le configurazioni dei punti omologhi.

Questo approccio descrittivo è il fondamento della Morfometria Geometrica (Bookstein, 1991).

La Morfometria Geometrica utilizza, come variabili iniziali, le coordinate cartesiane dei landmarks. Le analisi morfometriche sono performate su un set di coordinate X, Y che definiscono la distribuzione dei landmarks. Secondo Bookstein (1991), i landmarks sono punti la cui comparazione è in accordo con le regole dell'omologia e che corrispondono realmente a caratteri anatomici. I semilandmarks, formalizzati da Bookstein (1997a, b), fanno riferimento a punti corrispondenti di una serie, localizzati relativamente ad un'altro che riveste un ruolo consistente, il cui set collettivamente esprime la geometria di una curva o un segmento curvo.

I landmarks ed i semilandmarks sono stati digitalizzati con l'utilizzo del software tpsDig2 (Rohlf, 2005a) sui crani di rinoceronte appartenenti alle specie incluse nella tribù Rhinocerotini e discusse nei capitoli successivi. Su ogni esemplare, in visione laterale, sono stati digitalizzati 19 landmarks e 17 semilandmarks (Fig. 9; Tab. 1). I landmarks sono stati scelti sulla base del loro significato biologico e dell'accuratezza della loro localizzazione su ogni esemplare e sono descritti in Tabella 1.

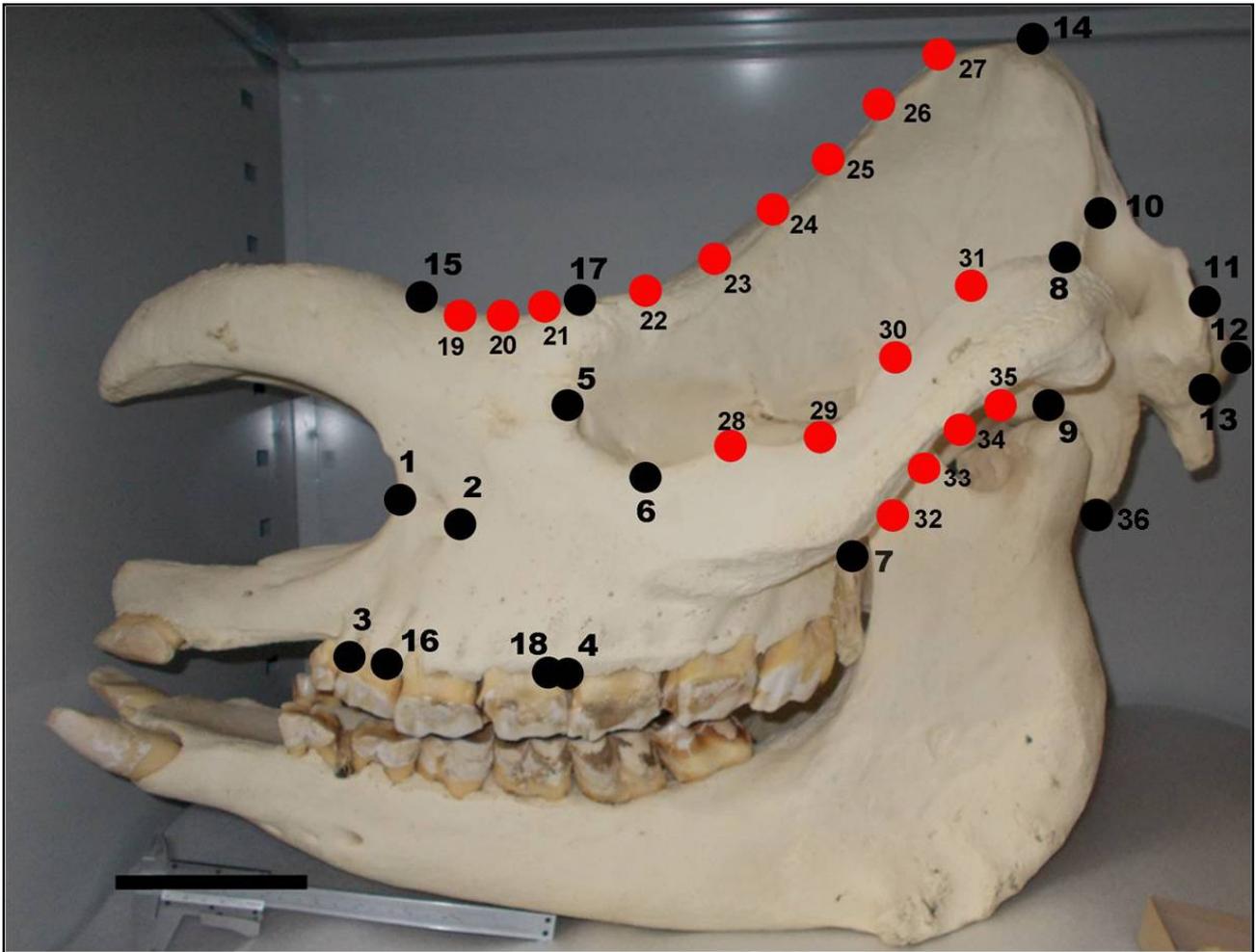


Fig. 9. Configurazione dei landmarks (punti neri) e semilandmarks (punti rossi) del cranio di *Rhinoceros unicornis* (NMB 009), visione laterale. Scala = 10cm.

Fig. 9. Landmark (black points) and semilandmark (red points) configuration of the skull of *Rhinoceros unicornis* (NMB 009), lateral view. Scale bar = 10 cm.

Landmark	Descrizione
1	Bordo posteriore dell'incisura nasale
2	Bordo posteriore del foramen infraorbitale
3	Bordo anteriore di P2
4	Contatto P4/M1
5	Bordo anteriore dell'orbita
6	Bordo inferiore della cavità orbitale
7	Massima curvatura del bordo ventrale dell'arcata zigomatica
8	Bordo postero-dorsale dell'arcata zigomatica
9	Bordo ventrale del tubercolo articolare dello squamoso
10	Inserzione fra le creste temporali e nucali
11	Contatto bordo dorsale del condilo occipitale/faccia occipitale
12	Massima curvatura del condilo occipitale
13	Contatto bordo ventrale del condilo occipitale/faccia occipitale
14	Bordo posteriore della cresta occipitale
15	Proiezione del punto 1 sul dorso del cranio
16	Proiezione del punto 1 sulla serie dentaria
17	Proiezione del punto 5 sul dorso del cranio
18	Proiezione del punto 5 sulla serie dentaria
36	Bordo ventrale del processo postglenoideo
Semilandmark	Descrizione
19-21	Profilo dorsale del cranio fra i punti omologhi 15 e 17
22-27	Profilo dorsale del cranio fra i punti omologhi 14 e 17
28-31	Profilo dorsale dell'arcata zigomatica fra i punti omologhi 6-8
32-35	Profilo ventrale dell'arcata zigomatica fra i punti omologhi 7-9

Tab. 1. Descrizione dei landmarks e semilandmarks riportati in Figura 9.

Tab. 1. Description of landmarks and semilandmarks showed in Figure 9.

La configurazione scelta è stata digitalizzata su un totale di 235 crani, sia di specie attuali che fossili, appartenenti al gruppo in studio. Non sono stati scelti punti omologhi sui nasali e sui premaxillari per diversi motivi. Il primo è che tali aree del cranio sono spesso mal conservate o assenti in alcuni esemplari fossili, il numero di esemplari presenti nel campione andrebbe così diminuendo. I punti omologhi, inoltre, devono essere riscontrabili in tutti gli esemplari appartenenti alle diverse specie, ma la variabilità nel campione considerato non permette di localizzare con esattezza eventuali punti omologhi sui premaxillari e sui nasali. Ad esempio, un eventuale punto omologo corrispondente all'alveolo di I1 sui premaxillari del genere *Rhinoceros* non troverebbe corrispondenza nelle specie Pleistoceniche europee ed in quelle Plio-Pleistoceniche dell'Africa.

Per rendere il campione uniforme, ogni oggetto è stato standardizzato al suo Centroid Size (CS), che corrisponde alla radice quadrata della somma delle distanze al quadrato fra il centroide e ogni configurazione landmark (Bookstein, 1991). Il CS è una stima sintetica della dimensione di ogni configurazione landmark e permette di stabilire l'esistenza di differenze in taglia fra i differenti esemplari. I valori di CS sono stati calcolati con *tpdRelw* (Rohlf, 2005b). Una volta definiti i CS, i vari oggetti sono stati allineati ed i centroidi sono stati sovrapposti con una traslazione attraverso il metodo della GPA (Analisi di Procruste generalizzata). Dalla sovrapposizione di tutti i landmarks si può definire una configurazione di consenso, oppure una configurazione media dove la GPA è utilizzata come referenza. La GPA minimizza la somma dei quadrati delle distanze fra i punti omologhi all'interno del campione ed il risultato di questo procedimento sono i Procrustes residuali da cui si ricava la matrice di deformazione parziale su cui possono essere applicate analisi statistiche univariate e multivariate.

MATERIALE STUDIATO

Questo studio è basato su un numero consistente di esemplari visionati in diversi Musei ed Istituzioni. La maggior parte del materiale è costituito da esemplari ascrivibili ad alcune delle specie Plio-Pleistoceniche dell'Eurasia, mentre altre specie sono risultate scarsamente rappresentate o rappresentate da un unico esemplare, il tipo della specie. Una parte del materiale considerato deriva ovviamente da letteratura.

Abbreviazioni Istituzionali e Musei:

AMNH, American Museum of Natural History, New York, USA;

BSPG, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Monaco, Germania;

CM, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, USA;

DMNH, Denver Museum of Natural History, Denver, USA;

FSL, Faculté des Sciences de Lyon, Lione, Francia;

HNHM, Hungarian Natural History Museum, Budapest, Ungheria;

IGF, Museo di Storia Naturale, sezione di Zoologia, Firenze, Italia;

IQW, Institute für Quartärpaläontologie, Weimar, Germania;

IVPP, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Pechino, Cina;

LACM, Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, California, USA;

MGFI, Geological and Geophysical Institute of Hungary, Budapest, Hungary;

MfN, Museum für Naturkunde, Berlino, Germania;

MGGC, Museo di Geologia Giovanni Capellini, Bologna, Italia;

MGPP, Museo di Geologia e Paleontologia, Padova, Italia;

MGPT, Museo di Geologia e Paleontologia, Università di Torino, Torino, Italia;

MNCN, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spagna;

MNHM, Museum NaturHistorisches, Mainz, Germania;

MNHNP, Muséum National d'Histoire Naturelle, Parigi, Francia;

MNPELP, Museo Nazionale Preistorico Etnografico Luigi Pigorini, Roma, Italia;

MPCR, Museo Provincial de Ciudad Real, Ciudad Real, Spagna;

MPLBP, Museo Paleontologico Luigi Boldrini, Pietrafitta, Perugia, Italia;

MPP, Museo di Paleontologia, Università di Parma, Parma, Italia;

MPPB, Museo di Palazzo Poggi, Bologna, Italia;

MPUR, Museo di Paleontologia, Sapienza Università di Roma, Roma, Italia;

MSN, Mesa Southwest Museum (Arizona Museum of Natural History), Mesa, USA;

MSNAF, Museo di Storia Naturale, Accademia dei Fisiocritici, Siena, Italia;

MSNF, Museo di Storia Naturale, sezione di Zoologia, Firenze, Italia;

MSNV, Museo di Storia Naturale, Verona, Italia;

NHM, Mongolian Natural History Museum, Ulaanbaatar (Ulan Bator), Mongolia;

NHML, Natural History Museum, London, Inghilterra;

NHMW, Naturhistorisches Museum, Vienna, Austria;

NMB, Naturhistorisches Museum, Basel, Svizzera;

NMMHN, New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque, USA;

RAM, Raymond Alf Museum of Paleontology, Claremont, USA;

SMF, Senckenberg Museum, Francoforte, Germania;

SMNK, Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Germania;

SMNS, Staatliches Museum für Naturkunde, Stoccarda, Germania;

USNM, United States National Museum (National Museum of Natural History), Smithsonian Institution, Washington, USA;

ZSM, Zoologische Staatssammlung, Monaco, Germania;

ZPAL, Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Varsavia, Polonia.

SISTEMATICA

GRUPPI ESTERNI INCLUSI NELL'ANALISI CLADISTICA

I taxa esterni al gruppo in esame, in totale 15, sono utilizzati per testare la monofilia del gruppo stesso. La specie *Trigonias osborni* Lucas, 1901 è stata scelta come outgroup. Tale scelta risiede nel fatto che questa specie è una delle più primitive appartenenti alla famiglia e, fra queste, è quella meglio documentata da numerosi resti craniali (Prothero, 2005). La scelta di utilizzare determinate specie come gruppo esterno piuttosto che altre risiede nel fatto che tali specie sono ben documentate da resti craniali, rappresentano i tipi di alcuni generi, o sono state largamente utilizzate in analisi precedenti. All'interno dei gruppi esterni sono presenti sia specie con caratteri primitivi che derivati, questo per meglio rappresentare i cladi di appartenenza.

Superfamiglia Rhinoceroidea Gray, 1821

Famiglia Rhinocerotidae Gray, 1821

Genere *Trigonias* Lucas, 1901

Trigonias osborni Lucas, 1901

Il tipo della specie è l'esemplare USNM 3924, un cranio parziale (Lucas, 1901; Prothero, 2005). L'esemplare proviene da una località del Sud Dakota, presumibilmente dalla Formazione Chadron delle Big Badlands (Prothero, 2005). La specie è presente in Nord America dalla fine dell'Eocene all'Oligocene inferiore (Prothero, 2005) (Fig. 9). Il genere era segnalato anche nell'Oligocene dell'Europa occidentale (Dal Piaz, 1930) ma tali segnalazioni sono state successivamente smentite in diversi contributi (Becker et al., 2013; Pandolfi, 2015).



Fig. 10. Cranio di *Trigonias osborni* (CM 97) dall'Oligocene del Nord America, visione laterale. Scala = 10 cm.

Fig. 10. Skull of Trigonias osborni (CM 97) from the Oligocene of North America, lateral view. Scale bar = 10 cm.

Genere *Ronzotherium* Aymard, 1854

Ronzotherium filholi (Osborn, 1900)

La specie è basata su una fila dentaria conservata a Parigi e proveniente dalle Fosforiti di Quercy, Francia, senza precisazioni sull'età (Osborn, 1900). La specie è segnalata a Villebramar (Francia, MP22), Montalban (Spagna, MP23), Bumbach (Svizzera, MP25; fig. 11) ed altre località dell'Oligocene inferiore (Guérin & Ménouret, 2009).



Fig. 11. Cranio di *Ronzotherium filholi* (NMB Um200) dall'Oligocene di Bumbach (Svizzera), visione laterale. Barra = 15 cm.

Fig. 11. Skull of Ronzotherium filholi (NMB Um200) from the Oligocene of Bumbach (Switzerland), lateral view. Bar = 15 cm.

Tribù Teleoceratini Hay, 1902

Genere *Diaceratherium* Dietrich, 1931

Diaceratherium aginense (Repelin, 1917)

La specie è stata definita a Laugnac (Lot-et-Garonne, Francia, MN2b) ma è segnalata anche in altri depositi più antichi (Ménouret & Guérin, 2009). Il materiale descritto da Repelin (1917) è conservato presso il Muséum d'Histoire Naturelle di Marsiglia. La distribuzione cronologica e stratigrafica delle specie in Europa è stata recentemente rivisitata in Antoine & Becker (2013).



Fig. 12. Cranio di *Diaceratherium aginense* ripreso da Repelin (1917), visione laterale.
Fig. 12. Skull of Diaceratherium aginense after Repelin (1917), lateral view.

Genere *Brachypotherium* Roger, 1904

Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)

La specie è trattata in diversi contributi (Guérin, 1980; Cerdeño, 1993a; Heissig, 1999) ed è segnalata in diversi depositi dell'Europa continentale, in particolare nel Miocene medio (MN6-MN9; Heissig, 1999; Fig. 13).



Fig. 13. Mandibola di *Brachypotherium brachypus* (NHML M4444) da Neuville aux Bois (Francia), visione laterale. Scala = 10 cm.

Fig. 13. Mandible of Brachypotherium brachypus (NHML M4444) from Neuville aux Bois (France), lateral view. Scale bar = 10 cm.

Tribù Aceratheriini Dollo, 1885

Genere *Chilotherium* Ringström, 1924

Chilotherium persiae (Pohlig, 1886)

La specie è al momento conosciuta nella sola località iraniana di Maragheh (Miocene superiore: Campbell et al., 1980; Bernor, 1986; Atabadi et al., 2013; Pandolfi, accepted). Come notato da Osborn (1900) la specie è rappresentata da numerosi crani e resti dentari (Fig. 14); tuttavia la sua morfologia risulta poco studiata.

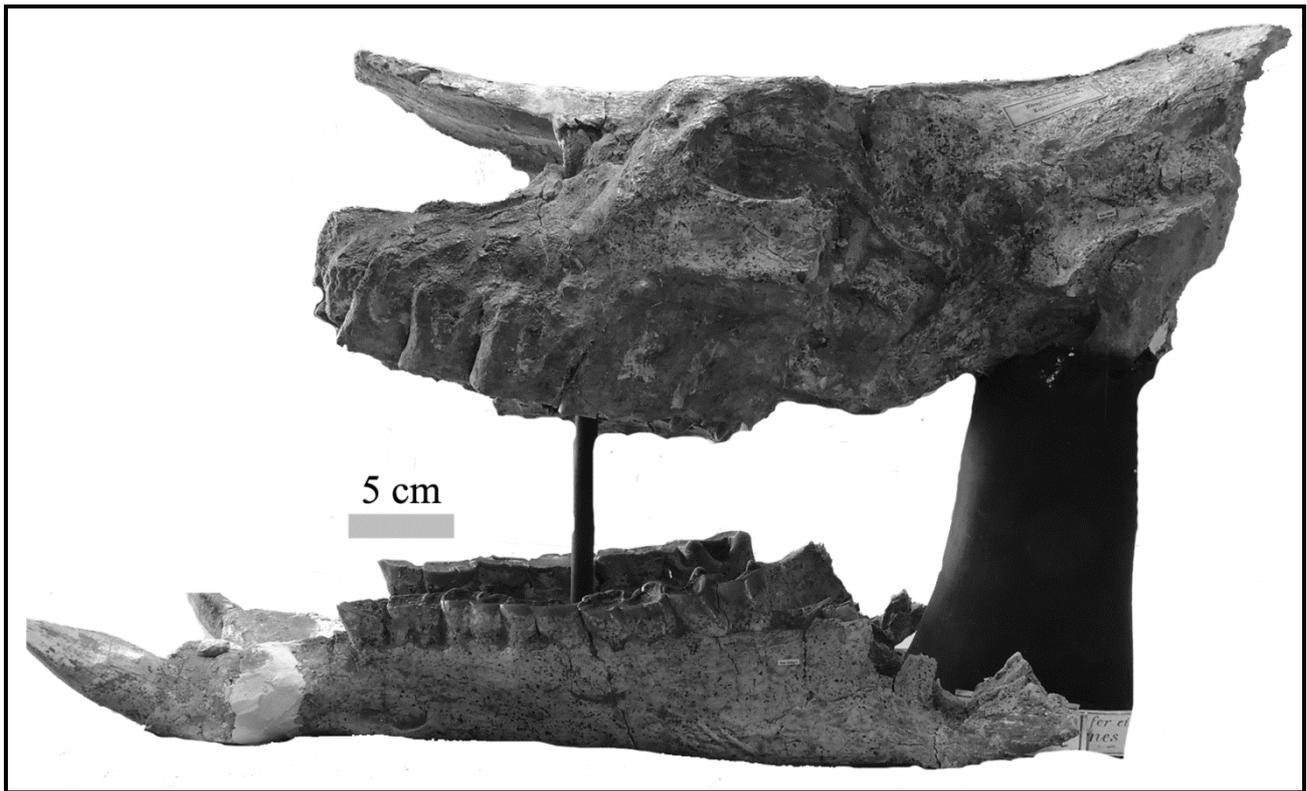


Fig. 14. Cranio e mandibola di *Chilotherium persiae* (NHMW mar0382) dal Miocene superiore di Maragheh (Iran), visione laterale.

Fig. 14. Skull and mandible of Chilotherium persiae (NHMW mar0382) from the late Miocene of Maragheh (Iran), lateral view.

Chilotherium anderssoni Ringström, 1924

La specie è attualmente conosciuta solo in Cina con una distribuzione geografica e cronologica limitata (Baode e Linxia, MN12: Deng, 2006). Di questa specie però si conoscono diversi resti craniali (Ringström, 1924; Fig. 15).

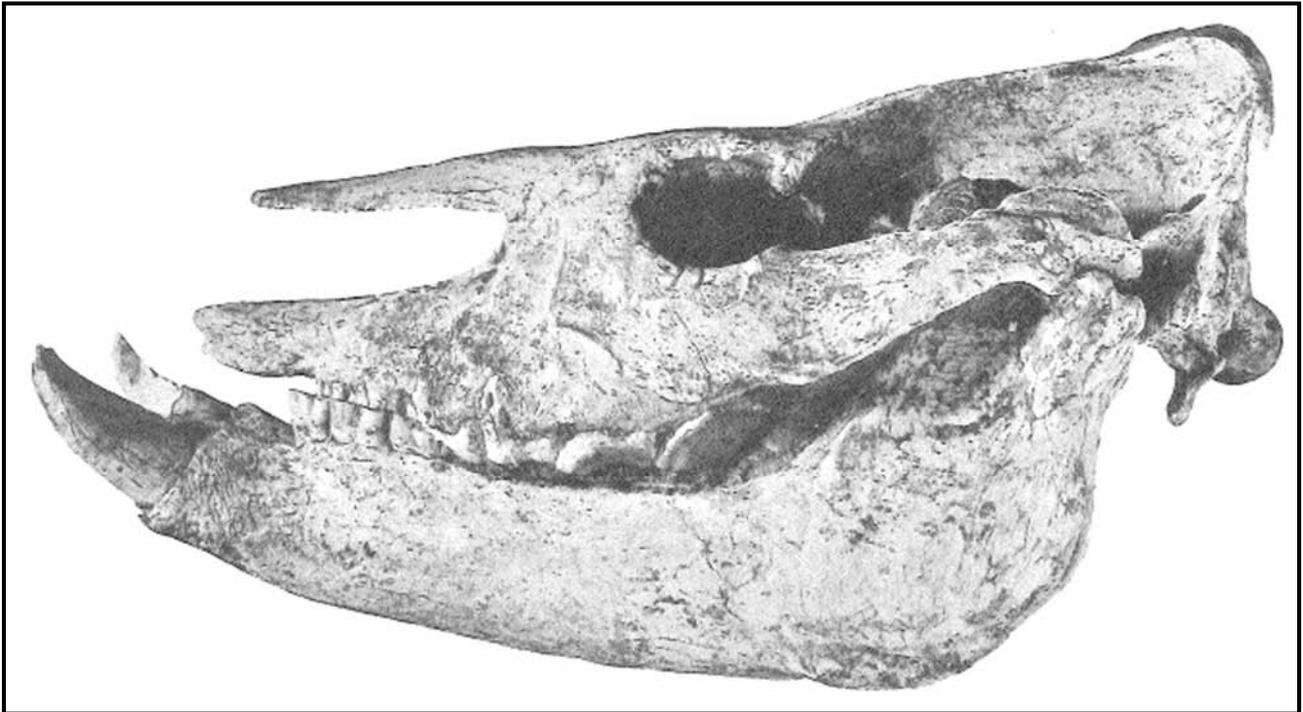


Fig. 15. Cranio di *Chilotherium anderssoni* ripreso da Ringström (1924), visione laterale.
Fig. 15 Skull of Chilotherium anderssoni after Ringström (1924), lateral view.

Genere *Shansirhinus* Kretzoi, 1942

Shansirhinus ringstroemi Kretzoi, 1942

La specie è conosciuta solamente in due località della Cina (Huangshigou e Yinchuan), in un intervallo cronologico che va dalla fine del Miocene superiore al Pliocene (MN12-MN15) (Deng, 2003). La diagnosi della specie è riportata in Deng (2003). Di questa specie si conosce solo un mascellare ed un cranio con mandibola associata (Fig. 16).



Fig. 16. Mascellare di *Shansirhinus ringstroemi* (IVPP V13764) dal Bacino di Linxia (Cina), visione oclusale.

Fig. 16. Maxilla of Shansirhinus ringstroemi (IVPP V13764) from the Linxia Basin (China), occlusal view.

Genere *Alicornops* Ginsburg & Guérin, 1979

Alicornops simorrense (Lartet, 1851)

La specie è una delle più piccole per dimensioni di quelle presenti nel Miocene medio europeo (Ginsburg & Guérin, 1979) ed è segnalata in numerosi depositi di Germania, Francia e Spagna dal Miocene medio alla prima parte del Miocene superiore (Ginsburg & Guérin, 1979; Cerdeño, 1989; Heissig, 1999; Cerdeño & Sánchez, 2000; Fig. 17). La diagnosi della specie, riportata in Ginsburg & Guérin (1979) è stata poi ripresa da Cerdeño (1989) e Cerdeño & Sánchez (2000).



Fig. 17. Cranio frammentario di *Alicornops simorrense* (NHML 33525) da Villefranche d'Astarac (Francia), visione ventrale. Scala = 10cm.

Fig. 17. Fragmentary skull of *Alicornops simorrense* (NHML 33525) from Villefranche d'Astarac (France), ventral view. Scale bar = 10cm.

Genere *Hoploaceratherium* Ginsburg & Heissig, 1989

Hoploaceratherium tetradactylum (Lartet, 1836)

Si tratta di una specie primitiva appartenente agli Aceratheriini ed è presente in Europa nel corso del Miocene medio (MN5-MN8) (Guérin, 1980; Ginsburg & Heissig, 1989; Heissig, 2012b; Fig. 18). La specie è stata descritta su un cranio frammentario rinvenuto a Sansan che rappresenta il lectotipo della specie (Heissig, 2012b).

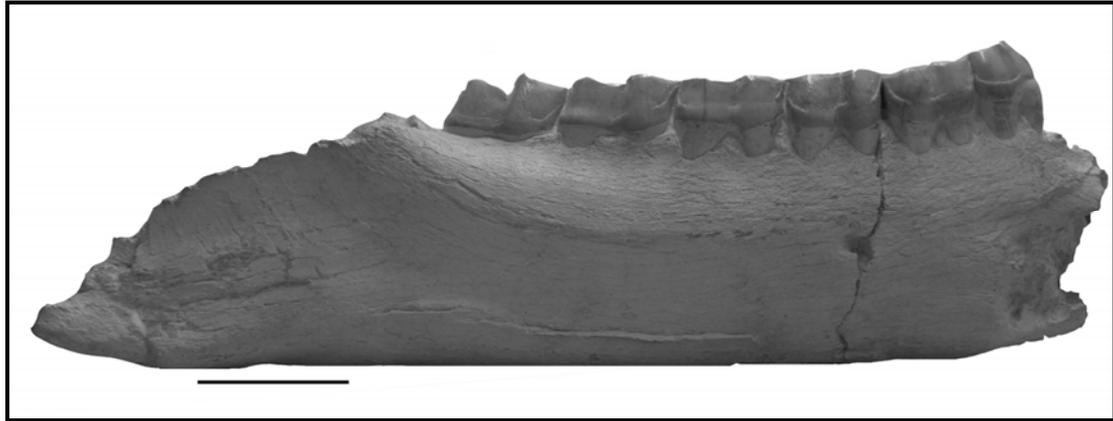


Fig. 18. Mandibola di *Hoploaceratherium tetradactylum* (NMB Ss131) da Sansan (Francia), visione laterale. Scala = 5cm.

Fig. 18. Mandible of Hoploaceratherium tetradactylum (NMB Ss131) from Sansan (Francia), lateral view. Scale bar = 5cm.

Tribù Diceratheriini Dollo, 1885

Genere *Diceratherium* Marsh, 1875

Diceratherium armatum Marsh, 1875

La specie, così come il genere, sono segnalati esclusivamente in Nord America a partire dall'Oligocene e nel corso del Miocene inferiore (Prothero, 2005). La specie è relativamente ben conosciuta e numerosi sono i resti craniali attribuiti ad essa (Prothero, 2005; Fig. 19).



Fig. 19. Mascellare di *Diceratherium armatum* (LACM 1725) dal Miocene dell'Oregon (USA), visione occlusale. Scala = 5cm.

Fig. 19. Maxilla of Diceratherium armatum (LACM 1725) from the Miocene of Oregon (USA), occlusal view. Scale bar = 5cm.

Tribù Elasmotheriini Bonaparte, 1845

Sottotribù Menoceratina Prothero et al., 1986

Genere *Menoceras* Troxell, 1921

Menoceras arikareense (Barbour, 1906)

La specie è segnalata solo in Nord America dove è ben rappresentata nel corso del Miocene inferiore (Prothero, 2005; Fig. 20). Il genere ha probabilmente origine in Europa dove è presente nell'Oligocene terminale con la specie *Menoceras zitteli* (Heissig, 2012a). Il taxon è caratterizzato dalla presenza, negli individui maschili, di due marcate rugosità sui nasali (Prothero, 2005).



Fig. 20. Mascellari di *Menoceras arikareense* (CM 1573) da Agate Spring Quarry (Nebraska, USA), visione oclusale.

Fig. 20. Maxillae of Menoceras arikareense (CM 1573) from Agate Spring Quarry (Nebraska, USA), occlusal view.

Sottotribù Elasmotheriina Bonaparte, 1845

Genere *Iranotherium* Ringström, 1924

Iranotherium morgani (Mecquenem, 1905)

La specie è conosciuta in solo due località in Iran (Maragheh e Kerjavol, Miocene superiore) ed una in Cina (bacino di Linxia, Miocene superiore) (Mecquenem, 1905; Antoine, 2002; Deng, 2005). Tre crani riferibili a *I. morgani* sono stati descritti in letteratura, ma la specie è rappresentata, almeno in Iran, anche da denti isolati, mandibola ed qualche elemento del postcranio (Fig. 21).

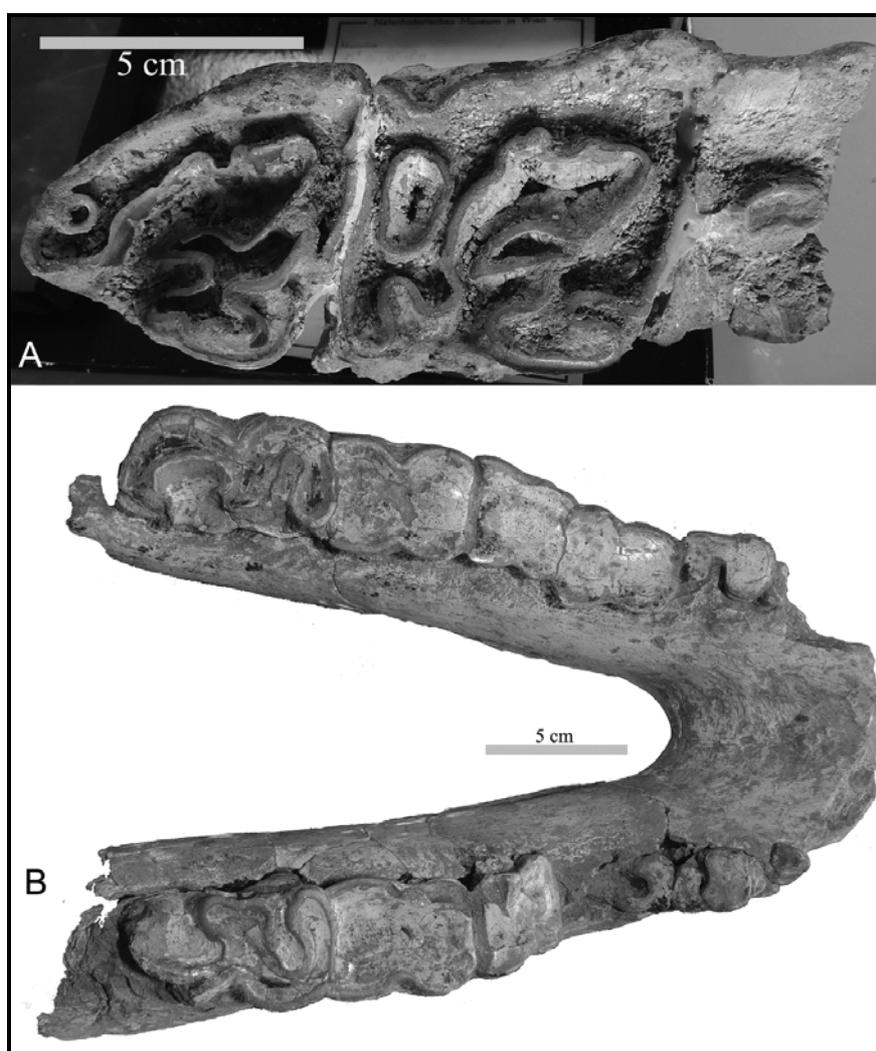


Fig. 21. Resti di *Iranotherium morgani* dal Miocene superiore di Maragheh (Iran). **A**, molari superiori con M1 parziale (NHMW mar0392), visione occlusale; **B**, mandibola frammentaria (NHMW mar0389), visione occlusale.

Fig. 21. Remains of Iranotherium morgani from the late Miocene of Maragheh (Iran). A, upper molars with damaged M1 (NHMW mar0392), occlusal view; B, fragmentary mandible (NHMW mar0389), occlusal view.

Genere *Hispanotherium* Crusafont & Villalta, 1947

Hispanotherium beonense (Antoine, 1997)

La specie è stata descritta da Antoine (1997) e rivisitata in Antoine (2002); ha una distribuzione geografica e cronologica limitata (originariamente descritta a Montréal-du-Gers, Francia, MN4: Antoine, 1997; Antoine et al., 2000a, b: Fig. 22).

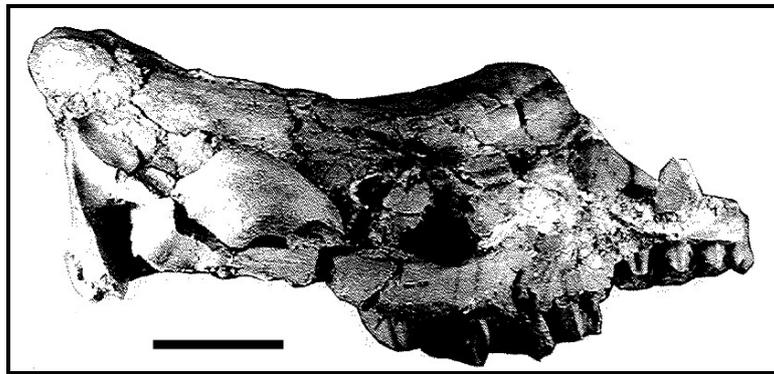


Fig. 22. Cranio di *Hispanotherium beonense* ripreso da Antoine (1997), visione laterale. Scala = 10cm.

Fig. 22. Skull of Hispanotherium beonense after Antoine (1997), lateral view. Scale bar = 10cm.

Hispanotherium matritense (Prado, 1864)

La specie ha una distribuzione geografica ampia, essendo segnalata in Spagna, Turchia, Mongolia e in Cina, dal MN4 al MN8 (Prado, 1864; Iñigo & Cerdeño, 1997; Deng, 2003, 2006; Sanisidro et al., 2012; Fig. 23). La specie è stata trattata in diversi lavori anche se la sua morfologia craniale è stata descritta recentemente (Sanisidro et al., 2012).



Fig. 23. Cranio di *Hispanotherium matritense* (MNCN 05/101/2/7000) da Príncipe Pío-2 (Madrid, Spagna), visione ventrale. Scala = 5cm.

Fig. 23. Skull of *Hispanotherium matritense* (MNCN 05/101/2/7000) from Príncipe Pío-2 (Madrid, Spain), ventral view. Scale bar = 5cm.

Genere *Bugtirhinus* Antoine & Welcomme, 2000

Bugtirhinus praecursor Antoine & Welcomme, 2000

Il genere e la specie sono stati descritti dai depositi del Miocene inferiore (MN3) dell'area di Dera Bugti (Pakistan) (Antoine & Welcomme, 2000) (Fig. 24). Questa specie è la più antica e primitiva del gruppo e recentemente il suo range stratigrafico è stato leggermente ampliato (23-19 Ma; approssimativamente MN1-3: Antoine et al., 2013).



Fig. 24. M1-M2 (NHML M15361) di *Bugtirhinus praecursor* dal Miocene inferiore di Dera Bugti (Pakistan), visione occlusale. Scala = 2cm.

Fig. 24. M1-M2 (NHML M15361) of Bugtirhinus praecursor from the early Miocene of Dera Bugti (Pakistan), occlusal view. Scale bar = 2cm.

RHINOCEROTINI INCLUSI NELL'ANALISI

Le specie appartenenti alla tribù Rhinocerotini considerate valide in questo lavoro sono 40. Di queste, 30 sono incluse nell'analisi cladistica mentre 10 non sono state incluse per i motivi forniti nel capitolo successivo e per motivi legati alla tempistica necessaria alla codificazione dei caratteri considerati. L'elenco delle specie assegnate nel tempo a tale tribù è estremamente vasto; una buona parte di tali specie è riportata nell'Appendice 1. La codificazione dei caratteri delle specie appartenenti a questo gruppo si basa sia su osservazioni dirette che su materiale incluso in vari contributi. Per ogni specie viene indicata l'eventuale diagnosi, il materiale tipo e la distribuzione geografica e cronologica rivisitata. La rivisitazione di tali distribuzioni è basata sulla revisione di numerosi esemplari studiati nei Musei e nelle Istituzioni precedentemente citati. Le specie trattate in questo lavoro sono state studiate sin dal 1758 e quindi la lista sinonimica per ogni specie richiederebbe un volume di svariate centinaia di pagine. Per questo motivo tale lista è limitata alle sinonimie più significative e riportata in Appendice 1. Per le lunghe liste sinonimiche si rimanda ai lavori citati nelle diagnosi di ogni specie.

Tribù Rhinocerotini Gray, 1821

Genere *Lartetotherium* Ginsburg, 1974

Diagnosi: La diagnosi è stata recentemente formulata da Heissig (2012b:350-351).

Specie tipo: *Lartetotherium sansaniense* (Lartet in Laurillard, 1848).

***Lartetotherium sansaniense* (Lartet in Laurillard, 1848)**

Materiale tipo: MNHNP sa 6478, l'olotipo è un cranio con mandibola associata.

Località tipo: Sansan, Gers, Francia, Miocene medio, MN6.

Diagnosi: La diagnosi è stata recentemente formulata da Heissig (2012b:350-351).

Distribuzione geografica e temporale: Secondo Heissig (2012b) la specie è presente dal Miocene inferiore (MN4) al Miocene superiore (MN9) in Europa. La specie è segnalata in Spagna (Cerdeño, 1989), Francia (Ginsburg, 1974; Guérin, 1980), Germania (Heissig, 1972) ed Ungheria (Heissig, 2005; Pandolfi, osserv. pers.). Le segnalazioni più antiche sono quelle riportate nelle località di Baigneaux-en-Beauce (Francia) e Ořechov (Repubblica Ceca) riferibili al MN4 (Heissig, 2012b). Fra il materiale studiato, la presenza di questa specie è confermata a La Cisterniga, Cerro del Otero e Relea (Spagna, materiale conservato al MNCN: vedi anche Cerdeño, 1989, Fig. 25), Sansan e La Grive (Francia, materiale conservato al MfN), Ottalerning (Austria, materiale conservato al NHMW) e probabilmente a Charmonille (Svizzera, materiale conservato al NMB: vedi anche Becker, 2003). Esempari morfologicamente molto simili a quelli attribuiti a *L. sansaniense* provengono dai depositi del Miocene della Dam Formation (Arabia Saudita: Gentry, 1987). Tali reperti presentano una serie di caratteristiche (nei molari superiori: crochet poco sviluppato, assenza di crista e antecrochet, bordo posteriore dell'ectolofo concavo, protocono leggermente costretto, assenza di cingula linguali) che protenderebbero per un'attribuzione alla specie descritta a Sansan. Tuttavia, in attesa di una comparazione più approfondita si preferisce ascrivere tali reperti a cf. *L. sansaniense*.



Fig. 25. Cranio frammentario di *Lartetotherium sansaniense* (MNCN 39258) da Cerro del Otero (Spagna), visione laterale. Scala = 10cm.

Fig. 25. Fragmentary skull of Lartetotherium sansaniense (MNCN 39258) from Cerro del Otero (Spain), lateral view. Scale bar = 10cm.

Genere *Gaindatherium* Colbert, 1934

Diagnosi: Nella diagnosi riportata da Colbert (1934) si considera il genere monospecifico, con la sola specie *G. browni*.

Specie tipo: *Gaindatherium browni*, Colbert, 1934.

Altre specie: *Gaindatherium vidali* Heissig, 1972.

***Gaindatherium browni* Colbert, 1934**

Materiale tipo: AMNH 19409, un cranio quasi completo è l'olotipo della specie (Fig. 26).

Località tipo: Punjab, distretto di Attock, Salt Range, zona di Chinji, Siwalik Hills, Pakistan, "Lower Siwaliks", Miocene medio, 14.2-11.2 Ma.

Diagnosi: La diagnosi è riportata in Colbert (1934:1) ed è stata recentemente emendata in Khan et al. (2014:454-455).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è al momento presente con certezza nella sola area delle Siwalik Hills. *Gaindatherium browni* viene elencato nella lista faunistica della "red bed sequence" nei pressi di Ramnagar (India, Lower Siwaliks, Miocene medio) (Basu, 2004).

Métais et al. (2009) e Antoine et al. (2013) segnalano la presenza di *G. cf. browni* nella Formazione di Chitarwata (Bugti, Pakistan, prima metà del Miocene inferiore, 22-20 Ma). Tafforeau et al. (2007) segnalano la presenza di un m3 riferibile a cf. *Gaindatherium* nei depositi del Miocene medio del sotto-bacino di Ban Na Sai (Thailandia nord-occidentale). Il genere è inoltre segnalato nelle miniere di carbone di Mae Moh (Thailandia, Formazione di Na Khaem, 13.3-13.1 Ma: Ginsburg & Tassy, 1985; Chaimanee et al., 2008), nel bacino del Pong (Thailandia, Miocene medio: Ducrocq et al., 1994) e nella Formazione di Manchar (Sindh, Pakistan, Miocene medio: Raza et al., 1984). Codrea (1996) assegna a *Gaindatherium?* alcuni resti provenienti da Tasad (Bihor, Romania, Miocene medio, MN6); sfortunatamente tali reperti non vengono figurati e le segnalazioni non possono essere né confermate né smentite.



Fig. 26. Cranio di *Gaindatherium browni* (AMNH 19409) ripreso da Colbert (1934), visione laterale.

Fig. 26. Skull of Gaindatherium browni (AMNH 19409) after Colbert (1934), lateral view.

Genere *Rusingaceros* Geraads, 2010

Diagnosi: La diagnosi è riportata in Geraads (2010).

Specie tipo: *Rusingaceros leakeyi* (Hooijer, 1966).

***Rusingaceros leakeyi* (Hooijer, 1966)**

Materiale tipo: KNM-RU 2821, l'olotipo è costituito da cranio danneggiato con associata mandibola.

Località tipo: località esatta sconosciuta, Rusinga, Kenya, seconda metà del Miocene inferiore, MN4.

Diagnosi: La diagnosi è riportata da Hooijer (1966) e semplificata da Geraads (2010).

Distribuzione geografica e temporale: Oltre che a Rusinga (Fig. 27), la specie è segnalata in altre poche località del Kenya, ma la maggior parte delle identificazioni si basa su denti isolati (Hooijer, 1966, Geraads, 2010) che al momento lasciano alcuni dubbi sulla loro effettiva validità.

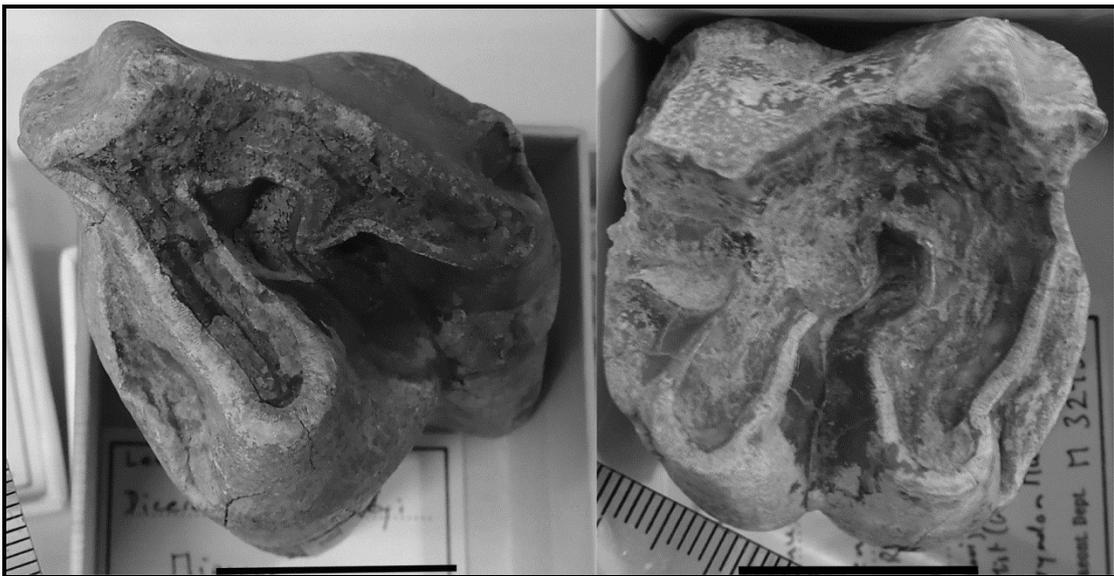


Fig. 27. M3 (NHML M32951) e M1 (NHML M32955) di *Rusingaceros leakeyi* dal Miocene inferiore di Rusinga (Kenya), visione occlusale. Scale = 2cm.

Fig. 27. M3 (NHML M32951) and M1 (NHML M32955) of *Rusingaceros leakeyi* from the early Miocene of Rusinga (Kenya), occlusal view. Scale bar = 2cm.

Genere "Nuovo Genere"

Diagnosi: vedi diagnosi cladistica.

Specie tipo: "Nuovo Genere" *steinheimensis* (Jäger, 1839).

"Nuovo Genere" *steinheimensis* (Jäger, 1839)

Materiale tipo: Materiale figurato da Jäger (1839: Pl. I, Pl. II, fig. 19-20) e conservato presso il SMNS.

Località tipo: Steinheim am Albuch, Baden-Württemberg, Germania, Miocene medio, MN7.

Nota: Una neodiagnosi parziale viene riportata in Guérin (1980:397). Cranio, mandibola e dentatura anteriore di questa specie sono, secondo Guérin (1980), "inconnus". Materiale inedito (conservato al NHMW) proveniente da depositi del Miocene medio di Devínská Nová Ves (Bratislava) e costituito da una mandibola quasi completa e da un cranio frammentario, ma provvisto di entrambi i mascellari, ha permesso di ampliare le conoscenze relative a questa specie.

Distribuzione geografica e temporale: La specie è relativamente rara ed è segnalata in pochi giacimenti miocenici (MN7-MN9) dell'Europa centro-occidentale (principalmente Francia e Germania: Guérin, 1980; Heissig, 1999; Fig. 28) e in Slovacchia (materiale inedito conservato presso il NHMW).



Fig. 28. Denti inferiori isolati di "*Nuovo Genere*" *steinheimensis* (NHMW senza numero) da Göriach (Austria), visione occlusale. Scala = 2cm.

Fig. 28. Isolated lower teeth of "New Genus" steinheimensis (NHMW without collection number) from Göriach (Austria), occlusal view. Scale bar = 2cm.

Sottotribù Dicerorhinina Ringström, 1924

Nota: Nell'analisi cladistica viene considerata una sola specie appartenete a questa sottotribù per i motivi riportati in seguito. Nei cladogrammi ottenuti tale gruppo non sarà quindi rappresentato

da un vero taxon monofiletico al pari degli altri ma dalla posizione della solo specie *D. sumatrensis*. Nonostante non compaia come un clade, nei rapporti a livello sopragenerico si utilizzerà il termine Dicerorhinina, seguendo la proposta di Groves (1983) che utilizzò tale nomenclatura per la sola specie attuale.

Genere *Dicerorhinus* Gloger, 1841

Diagnosi: Una diagnosi del genere è fornita da Geraads (1988:20).

Specie tipo: *Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer, 1814).

Altre specie: *Dicerorhinus gwebinensis* Zin-Maung-Maung-Thein et al., 2008, *Dicerorhinus cixianensis* Chen & Wu, 1976.

***Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer, 1814)**

Materiale tipo: Specie basata sull'esemplare riportato in Bell (1793).

Località tipo: 10 miglia da Fort Marlborough, Bintuhan, Sumatra, Indonesia.

Diagnosi: Una diagnosi esaustiva della specie attualmente vivente è riportata in Groves & Kurt (1972:1) e anche in Tong & Guérin (2009) e Tong (2012).

Distribuzione geografica e temporale: L'areale della specie è attualmente molto limitato (van Strien et al., 2008). In Cina la specie è presente nel corso del Pleistocene inferiore (Liucheng, Guangxi: Tong & Guérin, 2009) e nell'Olocene (varie località in Tong, 2012 e bibliografia), con un gap nel record fossile per il Pleistocene medio e superiore. Nel corso dell'Olocene, comunque, la specie era ampiamente distribuita nella Penisola Indocinese, Borneo e Malesia (Antoine, 2011 e bibliografia) (Fig. 29) mentre scarse sono le segnalazioni relative al Pleistocene (Antoine, 2011).

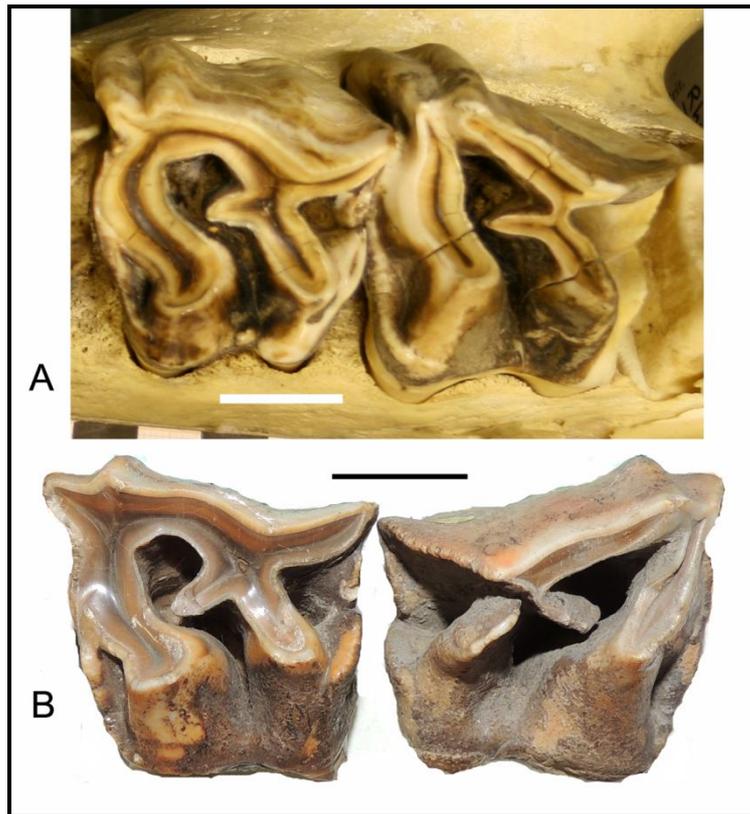


Fig. 29. M1 e M2 di *Dicerorhinus sumatrensis* in visione occlusale: **A**, materiale recente; **B**, materiale subfossile (Sarawak, Borneo). Scala = 2cm.

Fig. 29. M1 and M2 of Dicerorhinus sumatrensis in occlusal view: A, recent specimen (NHML 1931-5-28-1); B, subfossil remains (Sarawak, Borneo, Holocene: NHML M1968). Scale bar = 2cm.

Sottotribù Rhinocerotina Gray, 1821

Genere *Rhinoceros* Linnaeus, 1758

Diagnosi: Una diagnosi del genere è stata riproposta da Colbert (1938:418) e da Colbert & Hooijer (1953:90).

Specie tipo: *Rhinoceros unicornis* Linnaeus, 1758

Altre specie: *Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822, *Rhinoceros sivalensis* Falconer & Cautley, 1846, *Rhinoceros platyrhinus* Falconer & Cautley, 1846, *Rhinoceros sinensis* Owen, 1870.

***Rhinoceros unicornis* Linnaeus, 1758**

Materiale tipo: Linnaeus (1758) non ha specificato un tipo. Secondo Rookmaaker (1998), il lectotipo dovrebbe essere un rinoceronte giunto a Lisbona nel 1515.

Località tipo: Dato che la località di origine del rinoceronte di Lisbona è sconosciuta, la località tipo potrebbe essere il Bengala o il terai di Assam nell'area sub-Himalayana (Rookmaaker, 1998).

Diagnosi: La diagnosi esaustiva della specie è fornita da Laurie et al. (1983:1).

Distribuzione geografica e temporale: Storicamente la specie era distribuita lungo tutta la parte settentrionale del sub-continente Indiano, incluso il Nepal, il Bangladesh e il Bhutan (Foose & van Strien, 1997). Attualmente è rappresentata da piccole popolazioni nel Nepal e in India (Assam e Bengala occidentale) (Talukdar et al., 2008). La specie è segnalata nel Pleistocene inferiore a Giava, Cina meridionale, India e Pakistan ed in varie località del Pleistocene medio nel Sud-Est Asiatico (Antoine, 2011 e bibliografia). Nel Pleistocene superiore *R. unicornis* è ancora segnalato in Cina, Vietnam, India meridionale e Sri Lanka (Nanda, 2002; Antoine, 2011 e bibliografia; Fig. 30).



Fig. 30. Cranio frammentario di *Rhinoceros unicornis* (NHML senza numero) dal Pleistocene della Birmania, visione laterale. Scala = 10cm.

Fig. 30. Fragmentary skull of Rhinoceros unicornis (NHML without collection number) from the Pleistocene of Burma, lateral view. Scale bar = 10cm.

***Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822**

Materiale tipo: Non specificato.

Località tipo: Giava, Indonesia.

Diagnosi: La diagnosi è stata recentemente riportata in Groves & Leslie (2011:193).

Distribuzione geografica e temporale: La specie sembra attualmente limitata in due aree che comprendono l'estremità occidentale dell'isola di Giava ed il Vietnam meridionale (Talukdar et al., 2008; Groves & Leslie, 2011) ma il suo areale era molto più esteso agli inizi del 1800. La specie è riportata in depositi del Pleistocene inferiore e medio a Giava (Hooijer, 1964; Guérin & Faure, 2002; Antoine, 2011), nel Pleistocene medio della Malesia (Hooijer, 1962), del Vietnam (Bacon et al., 2004) e del Pleistocene della Cambogia (Beden et al., 1972; Beden & Guérin, 1973; Fig. 31). Resti subfossili della specie sono segnalati a Sumatra, Borneo, Giava e Malesia (Hooijer, 1948, 1962; Groves & Leslie, 2011). La specie era presente anche nella Cina meridionale (Rookmaaker, 2006).



Fig. 31. Denti superiori isolati di *Rhinoceros sondaicus* (NHML 17172) dal Pleistocene della Birmania, visione oclusale. Scala = 2cm.

Fig. 31. Isolated upper teeth of Rhinoceros sondaicus (NHML 17172) from the Pleistocene of Burma, occlusal view. Scale bar = 2cm.

***Rhinoceros sivalensis* Falconer & Cautley, 1846**

Materiale tipo: NHML 39626, il lectotipo è un cranio parziale indicato da Colbert (1935), ma la specie è meglio rappresentata dall'esemplare NHML 39625 (Colbert, 1935; Fig. 32).

Località tipo: Siwalik Hills, India, Upper Siwaliks, Pleistocene inferiore-Pleistocene medio iniziale.

Diagnosi: Una diagnosi è riportata in Colbert (1935:180).

Nota: Matthew (1929) e Colbert (1935) ritengono che la specie *R. sivalensis* sia specie valida e che *Rhinoceros palaeindicus* Falconer & Cautley (1846) sia un suo sinonimo. Secondo Laurie et al. (1983) la specie sarebbe sinonimo di *R. unicornis*, mentre secondo Groves & Leslie (2011) sarebbe sinonimo di *R. sondaicus*.

Distribuzione geografica e temporale: Matthew (1929) segnala la specie nei depositi delle Middle Siwaliks. Secondo Colbert (1942) *R. sivalensis* è strettamente relazionato con *R. unicornis*. Al momento la specie è presente con certezza nelle Siwalik Hills (India), dove è testimoniata da resti craniali (Falconer & Cautley, 1846). Colbert (1938) assegna a questa specie una sinfisi mandibolare con gli alveoli degli incisivi rinvenuta nei depositi del Pleistocene inferiore nei pressi del fiume Irrawaddy (Yenangyaung, Birmania) ed altri resti sempre rinvenuti in Birmania (Colbert, 1943). Tuttavia, questo materiale viene attribuito a *Rhinoceros* sp. da Zin-Maung-Maung-Thein et al. (2010). Le liste delle associazioni a mammiferi rinvenute nei depositi del Pleistocene medio del Laos a Tam Nang e Tam Hang, includono rispettivamente *R. sivalensis* e *R. cf. sivalensis* (Fromaget, 1936; Arambourg & Fromaget, 1938; Louys et al., 2007). Dennell et al. (2005) segnalano la specie nella località 642 delle Pabbi Hills in Pakistan (1.2-1.4 Ma).



Fig. 32. Cranio di *Rhinoceros sivalensis* (NHML 39625) da Siwalik Hills (India), visione laterale. Scala = 10cm.

Fig. 32. Skull of Rhinoceros sivalensis (NHML 39625) from Siwalik Hills (India), lateral view. Scale bar = 10cm.

***Rhinoceros platyrhinus* Falconer & Cautley, 1846**

Materiale tipo: Colbert (1935) indica, fra parentesi, il lectotipo NHML 33662 ma contemporaneamente istituisce il neotipo NHML 36661. Secondo l'artico 75 del ICZN il neotipo non può essere designato se esiste già un altro esemplare tipo (olotipo, lectotipo, sintipo o neotipo precedente), a meno che non esistano determinante esigenze. Fra le prerogative necessarie per l'istituzione del neotipo, nel punto 75.3.3. del codice viene menzionata la necessità di ottenere dati e descrizione sufficiente per una sicura attribuzione dell'esemplare designato. Il lectotipo riportato da Colbert (1935) è costituito da un frammento della porzione anteriore del cranio con i nasali danneggiati, serie dentarie incomplete e denti molto usurati e danneggiati. Dato che in questo esemplare non sono apprezzabili in modo chiaro né tutte le caratteristiche dentarie né quelle craniali, l'istituzione del neotipo indicato da Colbert (1935) potrebbe essere giustificata.

Località tipo: Siwalik Hills, fiume Jamuna, India, Upper Siwaliks, Pleistocene inferiore-Pleistocene medio iniziale.

Diagnosi: La diagnosi fornita da Khan (1971) è la seguente: "A large bicorn rhinocerotid; skull without nasal septum; postglenoid and posttympanic processes of the squamosal united below

the external auditory meatus; inclination of the occiput backward; praemaxilla with two incisors; cheek teeth hypsodont with well-developed crochet and crista".

Nota: Khan (1971) istituisce il genere *Punjabitherium* riportando nella diagnosi la presenza di un'inserzione per il corno frontale, ma lo stesso autore asserisce poche righe dopo che ci sono dubbi sulla presenza di questa inserzione ma che la lunghezza e la larghezza del cranio distinguono questo taxon dalle altre specie del genere *Rhinoceros*. Il materiale tipo conservato presso il NHML non mostra nessuna inserzione per il corno frontale e la presenza di rugosità nella parte dorsale del cranio sono dovute alla presenza di sedimento cementato. Inoltre, la faccia occipitale non è inclinata all'indietro ma piuttosto verticale e l'ampiezza del cranio (Khan, 1971:108) rientra nel campo di variabilità della specie *Rhinoceros unicornis* (Guérin, 1980:48). Il cranio pubblicato da Falconer & Cautley (1846) ha una lunghezza (L = ca. 750mm) prossima ai valori massimi di *Ceratotherium simum* (L massima misura da Guérin, 1980 pari a 748mm) e quindi maggiore di quella riscontrabile nelle specie attualmente viventi del genere *Rhinoceros* (il valore massimo misurato è di 686mm sul cranio NHML 1950-10-18-5, mentre Guérin, 1980 riporta un valore massimo di 694mm). Ad eccezione di questo valore, le caratteristiche morfologiche del cranio ricordano per alcuni aspetti quelle di *Rhinoceros unicornis* (Fig. 33). Il bordo posteriore dell'incisura nasale è situata sulla metà anteriore del P3 in M36661, mentre è di norma situata fra P2 e P3 in *R. unicornis* (Fig. 33). Il bordo posteriore del foramen infraorbitale è situata sulla metà posteriore di P3 in M36661 come osservato anche in *R. unicornis* (Fig. 33). Il bordo anteriore dell'orbita è situato sulla metà anteriore di M1 in M36661 e *R. unicornis*. La forma dei nasali e dell'area occipitale in M36661 è simile a quella di alcuni esemplari di *R. unicornis*. La morfologia dentaria in M36661 si avvicina a quella di *R. unicornis* ma presenta alcune peculiarità. La presenza della mediofossetta in M1 e M2 di M36661 (Fig. 34A) è stata riscontrata sporadicamente anche in *R. unicornis* (Fig. 34B-D) così come la presenza di un debole mesostilo e della piega del paracono (Fig. 34); in M36661, però, è presente una piega del metacono che risulta leggermente accennata solo in un M1 in eruzione di *R. unicornis* (Fig. 34E). La mediofossetta nei premolari è un carattere assente in M36661, mentre è molto

frequente in *R. unicornis*, solo un individuo giovanile con P3 appena eretto mostra assenza di mediofossetta (Fig. 34E). Altre caratteristiche presenti in M36661 sono difficilmente riscontrabili in *R. unicornis* (es., protocono e ipocono uniti da un ponte linguale in P3, piega del metacono stretta e marcata in P3-P4, protocono in M1 leggermente allungato lingualmente) ma tali differenze non sono maggiori di quante se ne possano riscontrare fra *R. unicornis* e *R. sondaicus*. Le dimensioni di M36661, unite ad alcune differenze morfologiche, giustificano la separazione a livello specifico dalle altre specie del genere *Rhinoceros*, ma non giustificano una separazione a livello di genere. Ragione per cui il genere *Punjabitherium* viene qui considerato sinonimo di *Rhinoceros*.

Distribuzione geografica e temporale: La specie è conosciuta solo nel Pleistocene delle Siwalik Hills (India settentrionale: Falconer & Cautley, 1846; Colbert, 1935; Khan, 1971; Nanda, 2002; Antoine, 2011).



Fig. 33. Comparazione fra il cranio di *Rhinoceros platyrhinus* e *Rhinoceros unicornis*, visione laterale. **A**, cranio di *R. platyrhinus* (NHML M36661); **B**, *R. unicornis* (NHML 1948-9-24-1); **C**, *R. unicornis*, individuo maschile (NMB 009). Scala = 10cm. 1, bordo posteriore dell'incisura nasale; 2, bordo posteriore del foramen infraorbitale; 3, bordo anteriore dell'orbita; 4, nasali; 5, regione fronto-occipitale.

Fig. 33. Morphological comparison between Rhinoceros platyrhinus and Rhinoceros unicornis, lateral view. A, skull of R. platyrhinus (NHML M36661); B, skull of R. unicornis (NHML 1948-9-24-1); C, skull of R. unicornis, male (NMB 009). Scale bar = 10cm. 1, posterior border of the nasal notch; 2, posterior border of the infraorbital foramen; 3, anterior border of the orbital cavity; 4, nasal bones; 5, frontal-occipital area.

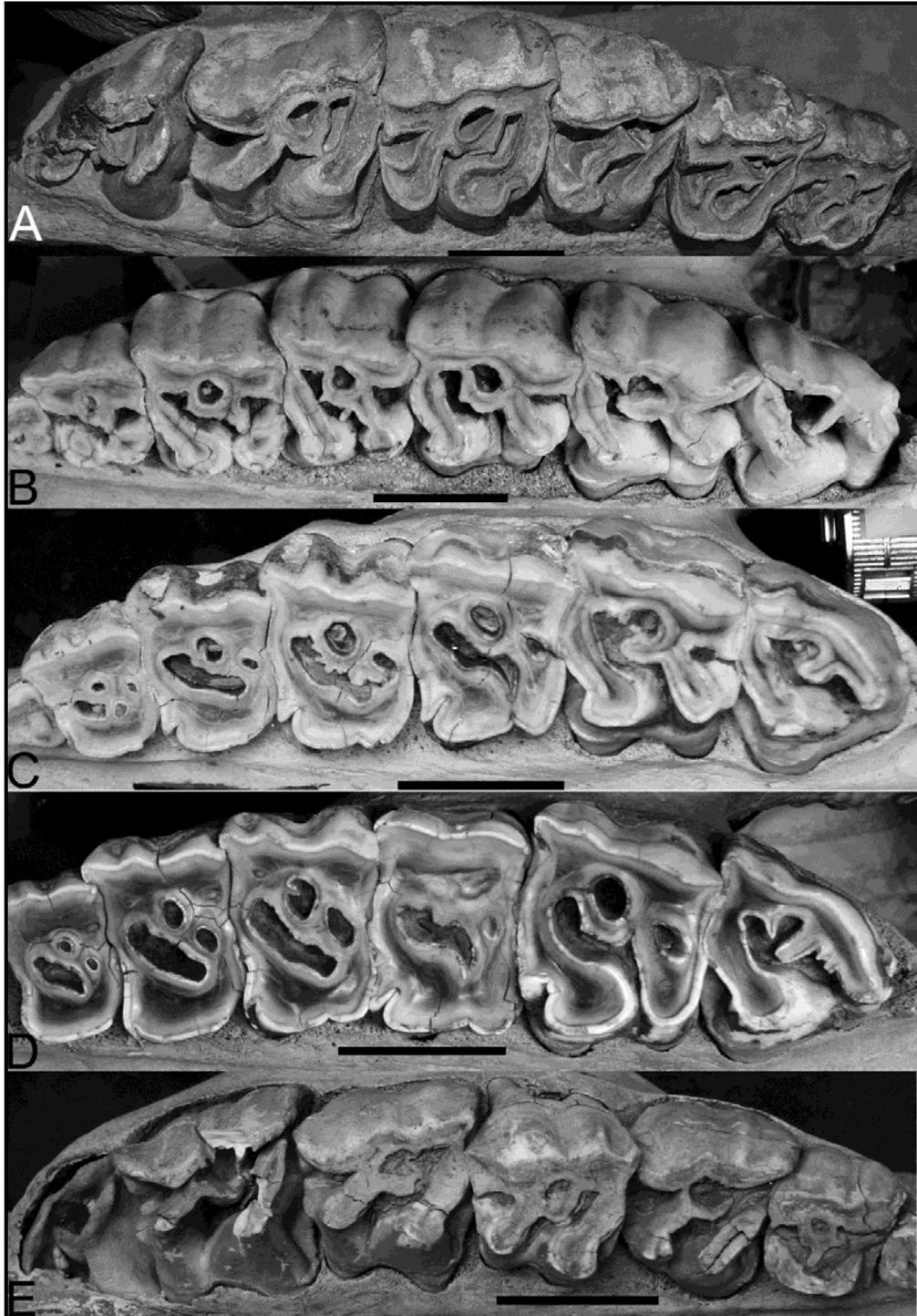


Fig. 34. Comparazione fra la serie dentaria di *Rhinoceros platyrhinus* e *Rhinoceros unicornis*, occlusal view. **A**, P2-M3 di *R. platyrhinus* (NHML M36661); **B**, P1-M3 di *R. unicornis* (NHML 1950-10-18-5); **C**, P1-M3 di *R. unicornis* (MNHNP 1967-101); **D**, P2-M3 di *R. unicornis* (NHML 72-12-30-1); **E**, mascellare di un individuo subadulto di *R. unicornis* con P2-P3, DP4, M1-M2 e M3 in eruzione (MNHNP 1932-49). Scala = 5cm.

Fig. 34. Morphological comparison between the upper tooth series of R. platyrhinus and R. unicornis, occlusal view. A, P2-M3 of R. platyrhinus (NHML M36661); B, P1-M3 of R. unicornis (NHML 1950-10-18-5); C, P1-M3 of R. unicornis (MNHNP 1967-101); D, P2-M3 of R. unicornis (NHML 72-12-30-1); E, maxilla of subadult individual of R. unicornis with P2-P3, DP4, M1-M2 and erupting M3 (MNHNP 1932-49). Scale bar = 5cm.

Sottotribù Coelodontina Kalandadze & Rautian, 1992

Genere *Dihoplus* Brandt, 1878

Nota: Il genere *Dihoplus* fu istituito per la specie *Rhinoceros schleiermacheri* da Brandt (1878) ma il suo utilizzo è relativamente recente. Groves (1983) per primo propose di restringere l'utilizzo del genere *Dicerorhinus* alla sola specie attuale e di prendere in considerazione la disponibilità del genere *Dihoplus* per *R. schleiermacheri*. Heissig (1989, 1996) sosteneva l'ipotesi di una linea evolutiva che dalla specie *R. schleiermacheri* avrebbe portato a *R. megarhinus*, ma la prima di queste specie fu inclusa formalmente nel genere *Dihoplus* in Heissig (1999). Giaourtsakis (2003) propose l'utilizzo di questo genere non solo per *R. schleiermacheri*, ma anche per *R. pikermiensis* e *R. ringstroemi*, escludendo però *R. megarhinus*. Secondo quest'ultimo autore, *R. schleiermacheri* e *R. pikermiensis* condividono caratteri tali da giustificare un'attribuzione allo stesso genere. Caratteri comuni a queste due specie vengono riportati nella diagnosi del genere *Dihoplus* proposta da Geraads & Spassov (2009). Infine, secondo Lacombat & Mörs (2008), Deng et al. (2011) e Pandolfi (2013) anche la specie *R. megarhinus* apparterebbe a questo genere.

Diagnosi: Per la diagnosi si rimanda a Geraads & Spassov (2009) e Pandolfi (2013).

Specie tipo: *Dihoplus schleiermacheri* (Kaup, 1834).

Altre specie: *Dihoplus miguelcrusafonti* (Guérin & Santafé-Llopis, 1978).

***Dihoplus schleiermacheri* (Kaup, 1834)**

Materiale tipo: Cranio (HLMD) figurato in Kaup (1834, fig. 1, 1a).

Località tipo: Eppelsheim, Germania, Miocene superiore, MN9.

Diagnosi: Kaup (1834:904) da una brevissima diagnosi della specie elencando qualche differenza rispetto al rinoceronte di Sumatra sulla posizione dell'incisura nasale rispetto agli intermascellari. Guérin (1980:398) fornisce una neodiagnosi più approfondita.

Distribuzione geografica e temporale: La specie è segnalata in particolare in Germania (es., Gauweinheim, Esselborn, Eppelsheim, MN9: Heissig, 1999) (Fig. 35), Francia (es., Soblay,

Luberon, MN9: Heissig, 1999), Spagna (es., Vallés-Penedés, Venta del Moro, La Roma2, Crevillente, MN9-11: Cerdeño, 1989, 1997) e in altre località europee (Guérin, 1980; Codrea, 1996). La specie è presente anche nel Miocene superiore dell'Austria, a Brunn am Gebirge e Loretto (materiale inedito, NHMW). Portis (1899) riportava la presenza di *Rhinoceros schleiermacheri* anche in Italia; tale segnalazione, basata su una mandibola rimaneggiata in depositi del Pleistocene, è stata recentemente rivisitata da Pandolfi et al. (2013a).

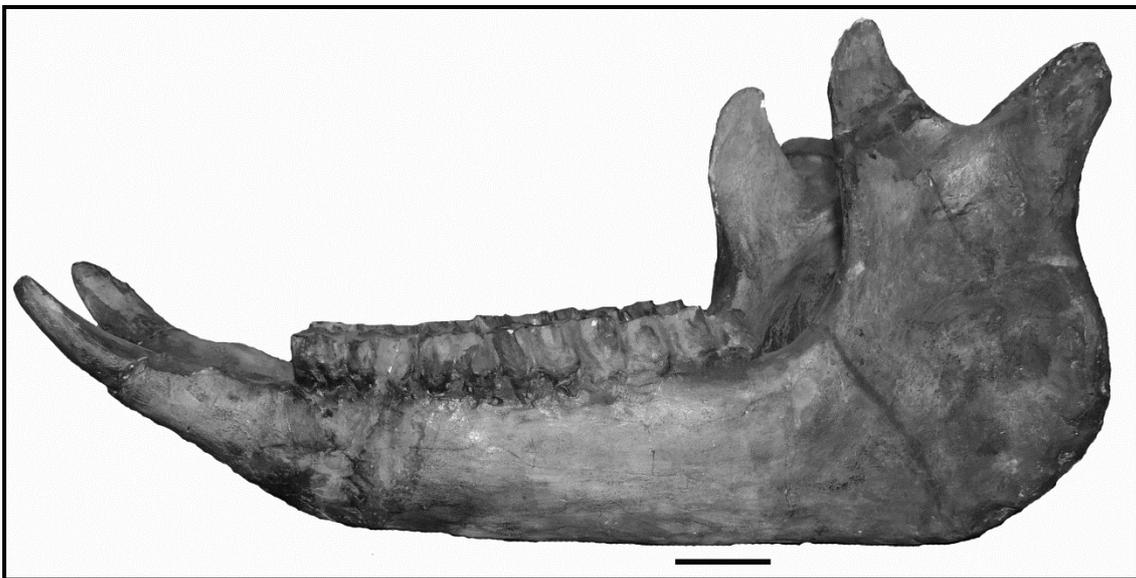


Fig. 35. Mandibola associata al cranio (NHML M2781, calco) di *Dihoplus schleiermacheri* dal Miocene superiore di Eppelsheim (Germania), visione laterale. Scala = 5cm.

Fig. 35. Mandible of the skull (NHML M2781, cast) of Dihoplus schleiermacheri from the late Miocene of Eppelsheim (Germany), lateral view. Scale bar = 5cm.

***Dihoplus miguelcrusafonti* (Guérin & Santafé-Llopis, 1978)**

Materiale tipo: IPS La15631, un frammento di emimandibola è l'olotipo della specie. Altro materiale tipo (paratipi), costituito essenzialmente da denti isolati e resti postcraniali, è riportato in Guérin & Santafé-Llopis (1978:480).

Località tipo: Giacimento carsico di Layna, bacino del Tage, Soria, Spagna, Pliocene.

Diagnosi: La diagnosi della specie è riportata in Guérin & Santafé-Llopis (1978:480).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è tipica del Pliocene inferiore MN15 ed è segnalata nella località tipo e nel giacimento di Perpignan (Francia) (Guérin & Santafé-Llopis, 1978; Guérin, 1980; Fig. 36). Alcuni resti dentari rinvenuti nei depositi del Red Crag in Gran Bretagna e conservati al NHML mostrano affinità morfologiche molto strette con *Di. miguelcrusafonti*. In particolare, un P3 può essere attribuito a questa specie sulla base della presenza di una doppia crista, di un doppio crochet, di una piega del paracono e del metacono evidenti, di un protofofo leggermente costretto, e di un cingulum linguale continuo ma poco marcato. Tutte queste caratteristiche non sono riscontrabili in "*Stephanorhinus*" *megarhinus*, *Stephanorhinus jeanvireti* e *Stephanorhinus etruscus*. La segnalazione in Gran Bretagna è la terza segnalazione in Europa di questa rara e poco conosciuta specie.



Fig. 36. M2 di *Dihoplus miguelcrusafonti* (MNCN 23779) da Layna (Spagna), visione occlusale. Scala = 2 cm.

Fig. 36. M2 of *Dihoplus miguelcrusafonti* (MNCN 23779) from Layna (Spain), occlusal view. Scale bar = 2 cm.

Genere Indeterminato

Specie: "*Stephanorhinus*" *megarhinus* (De Christol, 1832), "*Stephanorhinus*" *pikermiensis* (Toula, 1906).

"*Stephanorhinus*" *megarhinus* (De Christol, 1832)

Nota: La specie *Rhinoceros megarhinus* fu assegnata al genere *Dicerorhinus* da Guérin (1980) mentre Fortelius et al. (1993) proposero di includerla nel genere *Stephanorhinus*. Heissig (1989, 1996, 1999) ipotizzò una linea filetica che dalla specie miocenica *D. schleiermachersi* portava a *R. megarhinus* ma non assegnò mai ufficialmente quest'ultima al genere *Dihoplus*, come invece riportarono Lacomat & Mörs (2008). Quest'ultima posizione è stata recentemente supportata dai risultati ottenuti da Deng et al. (2011); tuttavia, questi ultimi autori hanno condotto un'analisi cladistica su solo 46 caratteri, escludendo la specie tipo del genere *Dihoplus*. Inoltre, nell'albero di consenso ottenuto da Deng et al. (2011), così come nei nove alberi più parsimoniosi riportati dagli stessi autori, la specie *R. megarhinus* non forma un clade con le altre specie del genere *Dihoplus*. In Pandolfi (2013) l'attribuzione al genere *Dihoplus* di *R. megarhinus* si basa sui caratteri diagnostici del genere proposti da Geraads & Spassov (2009). Nell'albero di consenso recentemente ottenuto da Pandolfi et al. (2014), e in questo lavoro, *R. megarhinus* non forma un clade con la specie tipo del genere *Dihoplus* ma è molto più vicino alle specie del genere parafiletico *Stephanorhinus*. Tale genere è stato definito, in particolare, sulla presenza del setto nasale parzialmente ossificato e sull'assenza della dentatura anteriore, caratteri che non sono riscontrabili in *R. megarhinus*.

Sulla base di queste evidenze e dei risultati ottenuti con l'analisi cladistica, si propone di assegnare, momentaneamente, "*Stephanorhinus*" come nome generico della specie *R. megarhinus*.

Materiale tipo: MNHNP AC2683, cranio con mandibola associata.

Località tipo: Montpellier, Hérault, Francia, Pliocene inferiore, MN14.

Diagnosi: La neodiagnosi esaustiva della specie è riportata in Guérin (1980:605).

Sinonimia: *Dicerorhinus ringstroemi* (= *Dicerorhinus ringströmi*) Arambourg, 1959.

Nota: La specie *Dihoplus ringstroemi* è segnalata in diverse località del Miocene superiore (MN12) della Cina ed è stata solitamente comparata con altre specie tipiche del Miocene superiore dell'Europa come *Di. schleiermacheri* e "*S.*" *pikermiensis*. Ringström (1924) per primo segnalava la presenza di alcuni resti di rinoceronte ascrivibili a *Dicerorhinus orientalis* (intendendo "*S.*" *pikermiensis*) in due località cinesi della provincia di Hennan e Shanxi. Arambourg (1959) successivamente propose di tenere separata la forma cinese da quella europea sulla base però delle sole dimensioni dei resti (Arambourg, 1959:73). Dal lavoro di Arambourg (1959) in poi, la specie *Dicerorhinus ringstroemi* (poi inclusa nel genere *Dihoplus*) è stata sempre considerata valida. Tuttavia, tutti i caratteri morfologici che caratterizzano questa specie e che vengono riportati anche in lavori recenti (vedi Dong, 2006; Tong, 2012) sono riscontrabili in diversi crani ascritti a "*S.*" *megarhinus* (es., Montpellier, Lens Lestang, Saint Laurens, Kávás: Falconer, 1868; Guérin et al., 1969; Guérin, 1980; Pandolfi et al., in rev.; Fig. 37). Il bordo anteriore dell'orbita è situato allo stesso livello in *D. ringstroemi* e "*S.*" *megarhinus*, il profilo dorsale del cranio e la morfologia dell'occipitale è molto simile nelle due specie e le creste fronto-parietali sono distanti in entrambe le specie. Altri caratteri comuni sono: canale uditivo esterno chiuso, profilo posteriore della cresta occipitale concavo, assenza di I2 e i1, presenza di i2 ridotto, presenza di I1 ridotto (visibile in "*S.*" *megarhinus* da Baccinello V3) (Fig. 38), assenza di P1, assenza della costrizione del protocono e dell'antecrochet nei premolari, presenza di una debole piega del paracono sui premolari superiori e presenza di una piccola crista su M3. Sulla base di tutte le caratteristiche morfologiche considerate (nonché di quelle morfometriche, visto che le dimensioni degli esemplari cinesi rientrano nel campo di variabilità riportato da Guérin, 1980 per "*S.*" *megarhinus*) la specie definita da Arambourg (1959) è considerata sinonimo di "*S.*" *megarhinus*.

Distribuzione geografica e temporale: La specie è segnalata in diversi depositi del Pliocene dell'Europa (Guérin, 1980), in particolare in Francia (ad esempio a Montpellier, Perpignan, Saint-Laurent-des-Abres, MN14-15: Guérin et al., 1969; Guérin, 1980) e in Italia (in una decina di località del Pliocene: Pandolfi, 2013). Scarse segnalazioni sono riportate in Spagna (Guérin, 1980;

Galobart et al., 1996; García Fernández, 2000), Europa Centrale (Czyżewska, 1958; Thenius, 1978; Guérin, 1980; Holec, 1996), Romania e Bulgaria (Apostol & Enache, 1979; Codrea, 1993; Spassov, 2003, 2005) ed infine Turchia (Guérin & Sen, 1998). Recentemente Fukuchi et al. (2009) hanno segnalato la presenza di questa specie nei depositi tardo Pliocenici di Udunga (Transbaikalia, Russia). Infine, Pandolfi (2013) e Pandolfi et al. (in rev.) segnalano la presenza di "*S.* *megarhinus*" nel sito tardo Miocenico (MN13) di Baccinello V3 (Italia Centrale) e nel deposito Miocenico (MN12) di Kávás (bacino di Zala, Ungheria Occidentale) estendendo così l'intervallo temporale della specie in Europa. Inoltre, la specie è presente nel Miocene superiore della Cina e molto probabilmente a Novo Elisavetovka (Ucraina, MN12: Alexejew, 1916). La specie potrebbe essere originaria dell'Asia (MN12) ed aver raggiunto dapprima l'Europa Orientale (MN12) e successivamente essersi diffusa verso l'Europa Occidentale (MN13) fino in Spagna (MN14-15).



Fig. 37. Cranio di "*Stephanorhinus*" *megarhinus* (BSPG 2000 I 56) da Gansu (Cina), visione laterale. Scala = 10cm.

Fig. 37. Skull of "Stephanorhinus" megarhinus (BSPG 2000 I 56) from Gansu (China), lateral view. Scale bar = 10cm.

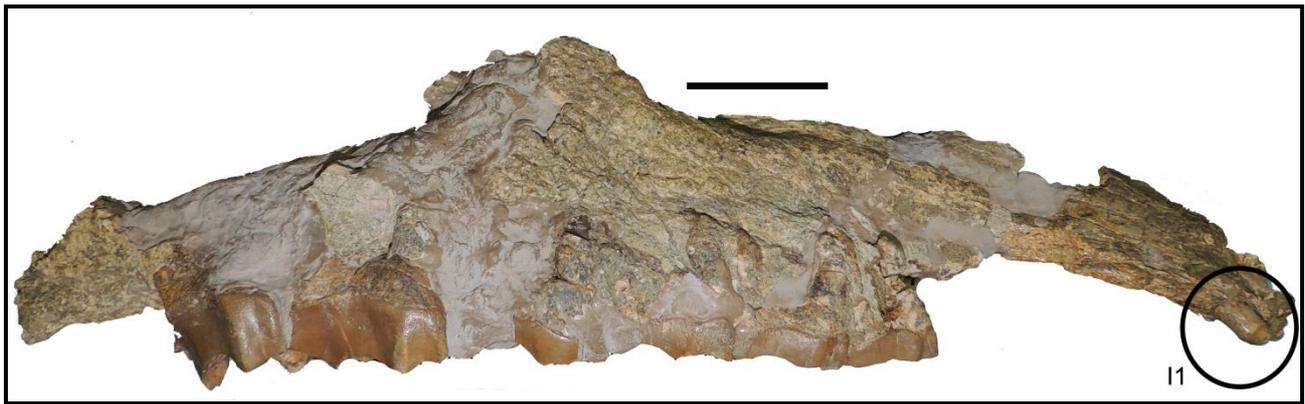


Fig. 38. Mascellare e premaxillare di "*Stephanorhinus*" *megarhinus* (NMB senza numero di collezione) dal tardo Miocene di Baccinello V3 (Italia), visione laterale. Scale = 5cm. In evidenza la presenza del primo incisivo superiore ridotto.

Fig. 38. Maxilla and praemaxilla of "Stephanorhinus" megarhinus (NMB without collection number) from the latest Miocene of Baccinello V3 (Italy), lateral view. Scale bar = 5cm. The presence of a reduced first upper incisor is marked.

"*Stephanorhinus*" *pikermiensis* (Toula, 1906)

Nota: La specie è stata in passato riferita al genere *Dicerorhinus* (Kretzoi, 1942a; Guérin, 1980; Geraads, 1988) e successivamente al genere *Lartetotherium* (Cerdeño, 1995, 1998) e *Stephanorhinus* (Heissig, 1996, 1999; Fortelius et al., 2003; Antoine & Saraç, 2005).

Cerdeño (1995, 1998) incluse tutte le specie europee mioceniche nel genere *Lartetotherium* ma tale posizione venne rigettata da Giaourtsakis (2003) poiché non basata su solide argomentazioni. In effetti, nelle recenti analisi cladistiche condotte da diversi autori (Antoine et al., 2003, 2010; Deng et al., 2011; Pandolfi et al., 2014; Pandolfi, accepted) ed in questo lavoro, la posizione del genere *Lartetotherium* risulta basale al gruppo dei Rhinocerotini e ben distante dal genere *Dihoplus* e *Stephanorhinus*. L'analisi con Geometria Morfometrica ha comunque riscontrato una certa somiglianza fra le forme medie del cranio delle due specie (p. 200). Secondo Heissig (1996, 1999), *S. pikermiensis* sarebbe filogeneticamente più vicino a *S. etruscus* che non a *Di. schleiermacheri*, ma tale supposizione venne rigettata da Giaourtsakis (2003) il quale notò una stretta affinità fra le due specie mioceniche e propose di ascrivere la specie di Pikermi al genere *Dihoplus*. Tale posizione venne ribadita in Giaourtsakis et al. (2006), e riportata in Geraads & Spassov (2009), Deng et al. (2011) e Pandolfi (2013). I risultati dell'analisi cladistica ottenuti in

questo lavoro mostrano però che la specie non forma un clade con il genotipo del genere *Dihoplus*, ma è molto più vicina a "*S.*" *megarhinus* ed al genere parafiletico *Stephanorhinus*. In particolare, nell'analisi con parsimonia la specie risulta inclusa e basale al clade formato da "*S.*" *megarhinus* e dalle specie generalmente ascritte al genere *Stephanorhinus* e *Coelodonta*. Data la posizione nei cladogrammi, la specie in questione viene provvisoriamente inclusa nel nome generico "*Stephanorhinus*".

Materiale tipo: Secondo Geraads (1988) il materiale tipo della specie è costituito da un cranio figurato da Wagner (1857:pl. VI, fig. 14) e da una serie dentaria figurata da Toula (1906:pl. II, fig. 2). Il materiale originale è andato perduto ma esistono diversi calchi dello stesso conservati in diversi Musei.

Località tipo: Pikermi, Grecia, Miocene superiore, MN12.

Diagnosi: Una diagnosi è riportata in Geraads (1988), che però include la specie nel genere *Dicerorhinus*. La diagnosi proposta da Geraads & Spassov (2009) tiene conto dell'inclusione della specie nel genere *Dihoplus*.

Distribuzione geografica e temporale: La specie, tipica del Turoliano, è segnalata, oltre che a Pikermi (Fig. 39), nel giacimento del Miocene superiore di Samos e Kerassia (Grecia: Geraads, 1988, Giaourtsakis et al., 2006) e in diverse località del Miocene superiore della Bulgaria (Strumyani, Hadjidimovo e Kalimantsi: Geraads & Spassov, 2009). La specie è stata inoltre segnalata in Anatolia (Sinap Formation, Upper Kavakdere, ca. 8.1 Ma: Fortelius et al., 2003) ma la serie decidua figurata da Fortelius et al. (2003:fig. 12.16) può essere ascritta a *C. neumayri*, in accordo con Giaourtsakis et al. (2006).



Fig. 39. Cranio di "*Stephanorhinus*" *pikermiensis* (NHMW 2009z-0085-0001) da Pikermi (Grecia), visione laterale. Scala = 10cm.

Fig. 39. Skull of "*Stephanorhinus*" *pikermiensis* (NHMW 2009z-0085-0001) from Pikermi (Greece) lateral view. Scale bar = 10cm.

Genere *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942

Diagnosi: per la diagnosi si rimanda a Tong & Wu (2010) e Pandolfi (2013).

Specie tipo: *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868).

Altre specie: *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839), *Stephanorhinus hemitoechus* (Falconer, 1859), *Stephanorhinus hundsheimensis* (Toula, 1902), *Stephanorhinus yunchuchenensis* (Chow, 1963a), *Stephanorhinus jeanvireti* (Guérin, 1972), *Stephanorhinus lantianensis* (Hu and Qi, 1978) e forse *Stephanorhinus? africanus* (Arambourg, 1970).

***Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839)**

Materiale tipo: M2 SMNS 34000.3, M3 SMNS 34000.2 e p3 SMNS34000.1; questi tre denti isolati figurati da Jäger (1839: Pl. 16, fig. 31-33) fanno parte del lectotipo della specie. Calchi di questi esemplari sono reperibili in diversi Musei europei (es., MNCN, NMB; Fig. 40).

Località tipo: Kirchberg, Baden-Württemberg, Germania, seconda metà del Pleistocene medio.

Diagnosi: Guérin (1980:1040-1041) riporta un'estesa neodiagnosi per *S. kirchbergensis* (= *Dicerorhinus mercki* in Guérin, 1980). Una diagnosi specifica viene anche riportata da Tong & Wu (2010:1158) e successivamente da Tong (2012:559-560).

Distribuzione geografica e temporale: La specie sembra assente nella Penisola Iberica (Cerdeño, 1990; Van der Made, 2010), nell'Italia meridionale (Pandolfi & Petronio, 2011b; Pandolfi et al., 2013) e in Grecia (Symeonidis et al., 2006). Le segnalazioni relative al Medio Oriente sono da ritenersi dubbie; la morfologia dei denti riportati da Hooijer (1961:Pl. I, fig. 3-6) non mostrano i caratteri tipici di *S. kirchbergensis* (ectolofa ondulata con pieghe poco accentuate e coni linguali bulbosi) ma piuttosto si avvicinano a *S. hemitoechus*. *S. kirchbergensis* è segnalato in diverse località del Centro e Nord Europa; in Gran Bretagna la specie è rappresentata da diversi esemplari conservati presso il NHML e rinvenuti a Grays (Essex, MIS 9), Swanscombe (Kent, MIS 11), Clacton (Essex, MIS 11) e altre località più antiche del MIS 5 (Schreve & Bridgland, 2002). La segnalazione più antica in Europa di *S. kirchbergensis* è probabilmente quella riportata in Francia, a Soleilhac (Guérin, 1980; Lacombat, 2005) e in Germania, a Mosbach2 (Guérin, 1980; von Koenigswald et al., 2007). Più recenti sono le segnalazioni nei siti tedeschi di Weimar-Ehringsdorf, Taubach e Burgtonna (Thüringen, Pleistocene superiore iniziale: Kahlke, 1975, 1977, 1978). La specie è presente in diverse altre località della Germania (es., orizzonte fossilifero di Rixdorf e Phoeben bei Werder) riferibili alla fine del Pleistocene medio e al Pleistocene superiore ed è ben rappresentata da denti e resti postcraniali, in parte inediti (materiale studiato a NMB e MfN). La presenza di *S. kirchbergensis* a Tegelen riportata da Bernsen (1927) è stata successivamente smentita da Loose (1960) e poi riconfermata da Guérin (1980). Buona parte del materiale figurato da Bernsen (1927) mostra caratteri morfologici prossimi a *S. hundsheimensis*; la presenza nel sito di questa specie è stata fra l'altro indirettamente riportata anche da Guérin (1980) il quale attribuisce diversi resti a *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*. La presenza di *S. kirchbergensis* a Tegelen è, secondo Guérin (1980), testimoniata da resti postcraniali, ma tale attribuzione non trova al momento conferma. In Croazia *S. kirchbergensis* è testimoniato da un cranio ben conservato

(Gorjanovich-Kramberger, 1913) così come in Polonia (Borsuk-Bialynicka & Jakubowski, 1972). Toula (1907) riporta la presenza di *S. kirchbergensis* a Wien-Heiligenstadt (Austria). Da questa località proviene una mandibola frammentaria (NHMW 1964-1630-1 e 1964-1630-1) non figurata in Toula (1907), mentre della porzione di cranio figurata da Toula (1907: Pl. XI) resta attualmente solo la serie dentaria (NHMW senza numero di collezione). Il record della specie a Solymár (Budapest, Ungheria, Pleistocene medio terminale: Jánossy, 1986) è discutibile, in quanto i resti frammentari rinvenuti nel sito (HNHM senza numero di collezione) mostrano uno smalto relativamente ruvido ed una corona più alta che in *S. kirchbergensis*. Le segnalazioni relative all'Europa Orientale e all'Asia sono state recentemente revisionate (Billia, 2008; Tong & Wu, 2010; Tong, 2012). La specie occupa quindi un'areale molto vasto se paragonato alle altre specie dello stesso genere ed include, oltre l'Europa, anche la Russia (inclusa la Siberia) e la Cina. Le segnalazioni più antiche restano quelle relative al Pleistocene inferiore della Cina, Zhoukoudian Loc. 13 (Teilhard & Pei, 1941) e Tuoqidong (ca. 2 Ma: Dong et al., 2013). Sempre in Cina sono riportate le segnalazioni più recenti di questa specie (Harbin, 0.02 Ma: Tong, 2012). Al momento *S. kirchbergensis* non è segnalato a Sud della catena Himalayana.



Fig. 40. M2 di *Stephanorhinus kirchbergensis* (NMB senza numero, calco) da Kirchberg (Germania), visione occlusale. Scala = 2cm.

Fig. 40. M2 of Stephanorhinus kirchbergensis (NMB without collection number, cast) from Kirchberg (Germany), occlusal view. Scale bar = 2cm.

***Stephanorhinus hemitoechus* (Falconer, 1859)**

Materiale tipo: NHML M48953, il lectotipo è rappresentato da un neurocranio (Fig. 41).

Località tipo: Minchin Hole, Gower, Galles del Sud, Pleistocene superiore iniziale, MIS 5.

Diagnosi: Secondo Falconer (1868:310) la specie "has the nasal septum incomplete in the centre, and it differs from *R. antiquitatis* (*R. tichorinus*) in other cranial characters, as well as in those of the teeth". Una neodiagnosi dettagliata della specie è riportata in Guérin (1980:1042).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è segnalata in numerosi depositi del Pleistocene medio e superiore dell'Europa. La prima segnalazione di *S. hemitoechus* in Europa è comunque relativamente controversa. Fortelius et al. (1993) segnalavano la presenza di *S. hemitoechus* a Mosbach2 in associazione con *S. hundsheimensis*, a Petralona (Grecia, Pleistocene medio), Visogliano (Italia settentrionale, MIS 12) e Caune de L'Arago (Francia, Pleistocene medio, ca. 0.45 Ma). Inoltre, Gliozzi et al. (1997) citavano la comparsa di *S. hemitoechus* alla transizione Pleistocene inferiore-Pleistocene medio. Comunque, la presenza di questa specie a Mosbach2 sembra del tutto infondata. Recentemente, von Koenigswald et al. (2007) riportano solo la presenza di *S. hundsheimensis* e *S. kirchbergensis* nel complesso faunistico di Mosbach2. Inoltre, nessuno degli esemplari rinvenuti in questo deposito e inclusi in questo studio (conservati presso MfN, MNHN, MNHN, NHML e NMB) è ascrivibile a *S. hemitoechus*, mentre trovano conferma le segnalazioni di *S. hundsheimensis* e *S. kirchbergensis*, entrambi rappresentati da resti craniali (es., MNHN PW 1977-13 per *S. hundsheimensis* e MNHN PW 1996-1138 per *S. kirchbergensis*). Il mascellare rinvenuto a Visogliano e pubblicato da Bartolomei et al. (1977) può essere ascritto a *S. kirchbergensis* per la presenza di un profilo ondulato dell'ectolofo nei molari e l'assenza di pieghe labiali marcate. La presenza di *S. hemitoechus* a Petralona può essere confermata, ma i reperti hanno un'attribuzione temporale incerta e sembrano provenire da livelli prossimi o più giovani di 0.4 Ma (Fortelius & Poulanos, 1979; Kahlke et al., 2011). A Caune de l'Arago la specie è ben rappresentata da diversi esemplari (Guérin, 1980; Lacomat, 2005) e questa segnalazione rappresenta una delle più antiche nell'Europa continentale. Le segnalazioni di *S. hemitoechus* in

depositi italiani degli inizi del Pleistocene medio, intervallo biocronologico dell'Unità Faunistica di Slivia in Gliozzi et al. (1997), sono del tutto infondate, come dettagliatamente descritto da Pandolfi et al. (2013b); la segnalazione più antica della specie nella Penisola è invece cronologicamente datata a ca. 0.5 Ma (Campagna Romana, Pleistocene medio: Pandolfi et al., 2013b). Nella Penisola Iberica, *S. hemitoechus* è segnalato a partire da ca. 0.4 Ma in numerose località elencate in dettaglio in Cerdeño (1990). La specie è inoltre presente a Genista Cave (Gibilterra, MIS 5: materiale conservato al NHML). In Gran Bretagna la specie è relativamente ben conosciuta a partire dal MIS 11 (Schreve, 1996; Bridgland et al., 2004) e numerosi esemplari conservati presso il NHML e rinvenuti a Clacton (Essex, MIS 11), Grays (Essex, MIS 9), Ilford (Essex, MIS 7) e Selsey (Sussex, MIS 7) possono essere ascritti ad essa (Stuart, 1982; Parfitt, 1998; Schreve, 2001). *S. hemitoechus* è segnalato anche nel deposito di Bilzingsleben (Germania, MIS 11: Van der Made, 2000) e Račiněves (Repubblica Ceca, MIS 11: Tyraček et al., 2001, 2004). Secondo Guérin (1980), i resti di rinoceronte rinvenuti a Binagady (Azerbaijan, Pleistocene superiore) possono essere riferiti a *S. hemitoechus*. Altri resti rinvenuti nella Russia europea e riportati da Pavlova (1925) e da Gromova (1935) come *Rhinoceros* aff. *hemitoechus* sembrano al momento non disponibili per una revisione (Pandolfi et al., 2013b) e nessuna attribuzione sistematica può essere estrapolata dalla figura riportata da Pavlova (1925). Guérin (1980) riporta la presenza di *S. hemitoechus* anche in Medio Oriente. Il materiale rinvenuto in depositi del Pleistocene superiore in Giordania (Beirut e Azrag) e Palestina (Tabün, Monte Carmel), e conservato presso il NHML, è tuttavia piuttosto frammentario e necessita di una più attenta revisione. Infine, la specie *Rhinoceros subinermis* istituita da Pomel (1895) sarebbe secondo Guérin (1980) sinonimo di *S. hemitoechus*. Tale posizione viene seguita da Geraads (1982, 2010). Gli esemplari figurati da Pomel (1895) mostrano caratteri comuni al genere *Stephanorhinus*, ma il materiale è piuttosto frammentario e necessiterebbe di una comparazione più dettagliata. *S. hemitoechus* perdura in Europa anche nel corso dell'ultima glaciazione (Guérin, 1980); la specie si estingue nella Penisola Italiana durante il MIS 3 (Pandolfi et al., 2013b) mentre persiste nella Penisola Iberica fino alla fine del Pleistocene superiore (Sánchez et al., 2003).



Fig. 41. Frammento di cranio di *Stephanorhinus hemitoechus* (NHML M48953) da Minchin Hole (Galles), visione laterale. Scala = 5cm.

Fig. 41. Fragment of skull of *Stephanorhinus hemitoechus* (NHML M48953) from Minchin Hole (Wales), lateral view. Scale bar = 5cm.

***Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868)**

Materiale tipo: Lectotipo IGF 756, cranio figurato e descritto da Falconer (1868:355-358, Pl. XXVI, Pl. XXVII fig. 2 e 5) (Fig. 42).

Località tipo: Valdarno superiore, Toscana, Italia, seconda metà del Pleistocene inferiore, MNQ19.

Diagnosi: Falconer (1868) non fornisce una diagnosi particolareggiata della specie, ma riporta una descrizione delle caratteristiche morfologiche e morfometriche dei vari esemplari da lui considerati. Una diagnosi dettagliata viene invece fornita da Guérin (1980).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è ampiamente diffusa in Europa, in particolare nell'Europa mediterranea. Le segnalazioni più antiche della specie sono quelle della

Penisola Iberica, dove *S. etruscus* è riportato a Las Higuieruelas (ca. 3 Ma: Mazo, 1995) ed a Piedrabuena (transizione MN15-MN16: Mazo & Torres, 1991, Mazo, 1999). La specie persiste nella Penisola Iberica fino alla fine del Pleistocene inferiore ed è segnalata a Huéscar (ca. 0.9 Ma: Cerdeño, 1993; Van der Made, 2010) ed Atapuerca TD4, TD6 e TD8 (transizione Brunhes-Matuyama: Van der Made, 1998, 1999, 2010). Guérin (1980) e Pandolfi (2013) segnalano la presenza di questa specie anche nei depositi del Villafranchiano inferiore (MN16) di Villafranca d'Asti (Italia Settentrionale) e Montopoli (Valdarno inferiore, Toscana, Italia Centrale). La presenza di questa specie è inoltre confermata nei depositi tardo Pliocenici di Castelnuovo di Baradenga Scalo (Cusani Politi, 1963, 1971). La segnalazione riportata da Fortelius et al. (1993) per la località di Palaia (Valdarno inferiore) è stata smentita da Pandolfi (2013) che ha attribuito i resti rinvenuti in questa località a "*S.*" *megarhinus*, mentre la segnalazione a Città della Pieve (Perugia, Italia Centrale) non trova al momento conferma in quanto il materiale fa parte di una non meglio definita Collezione Privata (Fortelius et al., 1993:67) e non vengono riportate informazioni circa il livello stratigrafico di provenienza o altri dati che supportino un'età tardo Pliocenica. *Stephanorhinus etruscus* è comunque ben documentato nel corso del Pleistocene inferiore in numerose località italiane (Guérin, 1980; Mazza, 1988; Pandolfi & Petronio, 2011) mentre le segnalazioni relative alle ultime presenze di questa specie in Italia risultano abbastanza controverse. Secondo Pandolfi & Petronio (2011a), la maggior parte dei resti di rinoceronte rinvenuti in depositi tardo Villafranchiani (seconda metà del Pleistocene inferiore) sono attribuibili a *S. etruscus*. I resti di rinoceronte provenienti dai depositi lignitiferi di Pietrafitta (Villafranchiano superiore, Perugia) sono stati ascritti a *S. cf. S. hundsheimensis* da Mazza et al. (1993) e relazionati con *S. etruscus* da Made (2010) e Pandolfi & Petronio (2011a). Tali esemplari, comunque, mostrano caratteri morfologici sicuramente riconducibili alla specie del Valdarno, in particolare per quanto riguarda le caratteristiche del cranio e delle mandibole. Il profilo dorsale della porzione di un neurocranio non deformata dalla fossilizzazione (MPLBP) è molto simile a quella del lectotipo di *S. etruscus* mentre è molto più concava in *S. hundsheimensis* (Fig. 42); le mandibole di quest'ultima specie sono

proporzionalmente più snelle e caratterizzate da un profilo ventrale quasi rettilineo. La presenza di *S. etruscus* a Les Etouaries segnalata da Guérin (1972, 1980, 2007) e Heintz et al. (1974) è confermata sulla base del materiale postcraniale conservato presso il NMB. La specie è inoltre ben rappresentata a Saint-Vallier (Francia, Villafranchiano medio: Guérin, 2004) e Senéze (Francia, Villafranchiano superiore) (Guérin, 1980). L'ultima segnalazione della specie in Francia sembrerebbe quella di Blassac-La-Girondie (Haute-Loire, MN19: Heintz et al., 1974) dove la specie è rappresentata in particolare da un cranio giovanile, mentre la segnalazione a Peyrolles (Haute-Loire, MN19) risulta improbabile sulle caratteristiche morfologiche dei denti figurati da Dawkins (1868:Pl. VIII) e la segnalazione a La Sartanelle (Gard, MN19) è basata su un solo metapode (Bonnet & Malaval, 1976; Guérin, 1980). Il dente segnalato da Hooijer (1981) per il Pliocene-Pleistocene inferiore dell'Olanda ("black bones" fauna, Villafranchiano inferiore o medio) è indeterminabile a livello specifico, mentre la segnalazione di *S. etruscus* a Tegelen (Villafranchiano superiore: Bernsen, 1927) risulta al momento infondata. I resti figurati da Bernsen (1927), infatti, mostrano affinità morfologiche con *S. hundsheimensis* piuttosto che con *S. etruscus*. Una serie dentaria superiore (Bernsen, 1927:Pl. I) mostra un cingulum linguale continuo sui premolari, la presenza di una crista e di un crochet complesso sui premolari, un protolofo costretto su P2, una piccola crista su M1 ed una relativamente piccola e prominente piega del paracono su M1 e M2. Questi caratteri sono ben evidenti nel materiale ascritto a *S. hundsheimensis* proveniente dalla località tipo di Hundsheim. Nel Villafranchiano superiore *S. etruscus* è comunque presente in alcuni siti dell'Europa Centrale (Lehmann, 1953; Dietrich, 1953, Guérin, 1980; Holec, 1996) e Settentrionale (Forest-Bed, varie località, Gran Bretagna: Guérin, 1980; Stuart, 1982), ed è riportato in varie località del Villafranchiano medio e superiore nei Balcani (Malez, 1986). In Grecia la specie è documentata da materiale molto scarso e frammentario ed è segnalata in pochissime località con un certo grado di incertezza (De Vos et al., 2002; Koufos, 2006; Symeonidis et al., 2006), mentre in Moldavia *S. etruscus* è documentato da un cranio ben conservato rinvenuto a Tiraspol (transizione Pleistocene inferiore-Pleistocene medio, Moldavia: Beljaeva & David, 1975).

Recentemente, materiale proveniente da un deposito del Villafranchiano superiore dell'Anatolia (bacino di Denizli: Boulbes et al., 2014) è stato avvicinato a *S. etruscus*. Hooijer (1958) attribuisce un cranio deformato proveniente dal deposito fossilifero di Bethlehem (Pleistocene inferiore, Palestina) a *Dicerorhinus etruscus*. Il cranio in questione, conservato presso il NHML, mostra tuttavia caratteri morfologici differenti rispetto a quelli riscontrabili in *S. etruscus*, come l'assenza del setto nasale ossificato (carattere che sulla base del materiale studiato non è attribuibile a dimorfismo sessuale come invece riportato da Hooijer, 1958), la presenza di nasali lunghi e stretti, e la presenza della mediofossetta nei premolari e nei molari. L'esemplare in questione mostra alcuni caratteri riconducibili al genere *Dihoplus*, ma la presenza della mediofossetta in tutta la serie dentaria è un carattere che si riscontra, al momento, solo nelle forme Pleistoceniche del genere *Coelodonta*. L'esemplare di Bethlehem viene quindi al momento classificato come *Dihoplus?* sp.

Infine, *S. etruscus* è segnalato da Guérin (1986) a Ubeidiya (Israele, Pleistocene inferiore terminale).

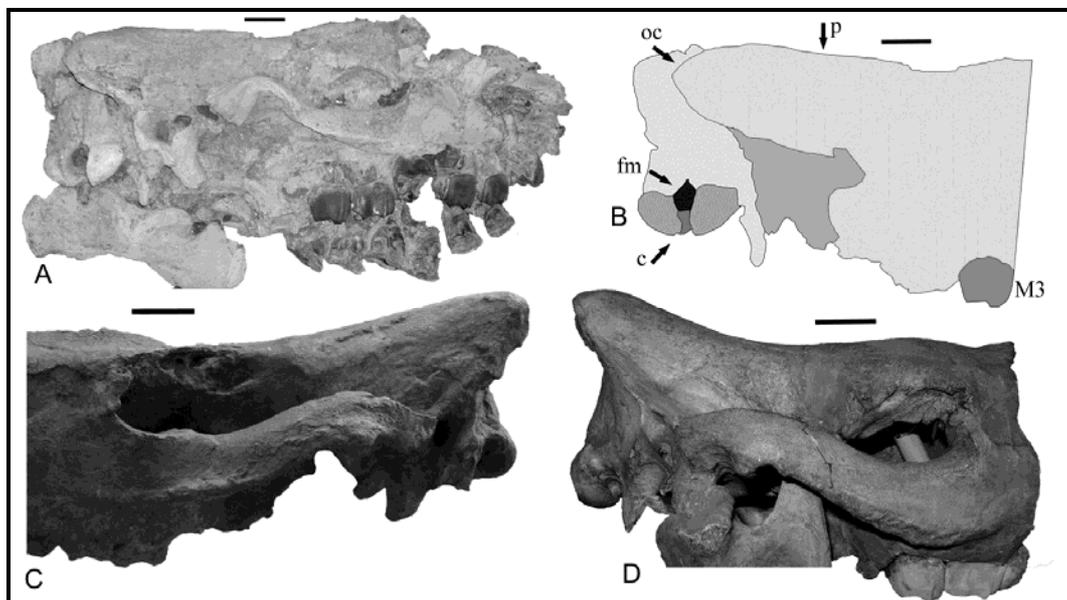


Fig. 42. Cranio di *Stephanorhinus etruscus* da Pietrafitta (A e B: MPLBP senza numero di collezione), *S. etruscus* dal Valdarno Superiore (C: IGF 756) e *S. hundsheimensis* da Hundsheim (D: NHMW 2013/0282/0001) in visione laterale. Scala = 5cm. oc = cresta occipitale; p = parietali; fm = foramen magnum; c = condili occipitali.

Fig. 42. Skull of Stephanorhinus etruscus from Pietrafitta (A and B: MPLBP without collection number), S. etruscus from Valdarno Superiore (C: IGF 756) and S. hundsheimensis from

Hundsheim (D: NHMW 2013/0282/0001), in lateral view. Scale bar = 5cm. oc = occipital crest; p = parietal bones; fm = foramen magnum; c = occipital condyles.

***Stephanorhinus hundsheimensis* (Toula, 1902)**

Materiale tipo: NHMW 2013/0282/0001, scheletro quasi completo descritto e figurato da Toula (1902) (Fig. 42).

Località tipo: Hundsheim, Austria, Pleistocene medio, MIS 15 o MIS 13.

Diagnosi: Toula (1902) descrive dettagliatamente i resti di rinoceronte di Hundsheim ma non fornisce una diagnosi adeguata. La neodiagnosi proposta da Guérin (1980:1039) per *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* non può essere facilmente trasferita a *S. hundsheimensis*.

Nota: La specie è stata inizialmente riconosciuta valida da diversi autori (vedi ad esempio Bernsen, 1927). Tuttavia, secondo Guérin (1980) essa non è altro che una sottospecie evoluta di "*D. etruscus* et ne se distingue de la sous-espèce nominale que par quelques détails anatomiques, des différences de proportions et une structure moins gracile" (Guérin, 1980:622). Successivamente, alcuni autori (vedi Fortelius et al., 1993; Sala & Fortelius, 1993) hanno riesumato la specie descritta da Toula (1902) ritenendola specie valida per le forme del Pleistocene medio di "*Stephanorhinus etruscus (sensu lato)*" (Fortelius et al., 1993:65). Dal quel momento, generalmente, tutte le segnalazioni riportate da Guérin (1980) per la sottospecie *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* (Schroeder, 1903), ad esclusione del tipo della sottospecie (il cranio di Daxlander, SMNK PAL4254, riferibile a *S. kirchbergensis*), sono state trasferite a *Stephanorhinus hundsheimensis*.

Le differenze fra *S. etruscus* e *S. hundsheimensis* per quanto riguarda la dentatura non sono molto marcate, tant'è che difficilmente si riesce ad attribuire denti isolati ad una delle due specie piuttosto che all'altra. Le due specie però mostrano differenze relativamente nette nel cranio (Fig. 42). Tali differenze riguardano soprattutto la morfologia della cresta occipitale (con un bordo posteriore diritto e un bordo superiore convesso in *S. hundsheimensis*) e della faccia occipitale (sub-trapezoidale in *S. hundsheimensis*).

Distribuzione geografica e temporale: *Stephanorhinus hundsheimensis* è tipico della prima metà del Pleistocene medio, ma sono riportate diverse segnalazioni anche nel corso del Pleistocene inferiore terminale. La specie è presente in Francia, a Vallonnet (Alpi marittime, ca. 1 Ma), Soleilhac (Puy-en-Velay, Pleistocene medio iniziale) e altre località (Guérin, 1980; Lacombat, 2005) e in Germania, a Untermassfeld (Thuringia, 1.2-0.9 Ma), Süssenborn (Thuringia, MIS 16?), Voigtstsedt (Thuringia, inizio del magnetocrono Brunhes) (Kahlke, 1965, 1969, 2001; Kahlke et al., 2011), Mosbach2 (Rheinland-Pfalz, MIS 15 o MIS 13: Kahlke et al., 2011) e Mauer (Baden-Württemberg, MIS 15: Kahlke et al., 2011). Recentemente la presenza di *S. hundsheimensis* è stata confermata in Gran Bretagna (varie località della prima metà del Pleistocene medio: Breda et al., 2010) ed è stata riportata per la prima volta anche nel tardo Pleistocene inferiore della Spagna (Madurell-Malapeira et al., 2010). In accordo con la morfologia dei reperti figurati da Bernsen (1927), buona parte degli esemplari rinvenuti a Tegelen (Olanda) possono essere ascritti a *S. hundsheimensis*. La specie è segnalata anche in Romania (Codrea & Czier, 1991) mentre Kahlke et al. (2011:1386) riportano la presenza di *S. cf. hundsheimensis* nel complesso faunistico di Tiraspol (0.9-0.4 Ma, Moldavia), ma non indicano se tale segnalazione è basata su una revisione del materiale craniale pubblicato da Beljaeva & David (1975). In Italia la specie è segnalata in diversi depositi della prima metà del Pleistocene medio (Pandolfi & Petronio, 2011a; Marra et al., 2014). La specie è ben rappresentata a Isernia La Pineta (Italia Centrale, ca. 0.6 Ma: Sala & Fortelius, 1993) e nel bacino Romano (Roma, Italia Centrale, fine del Pleistocene inferiore-prima metà del Pleistocene medio: Pandolfi & Petronio, 2011a; Pandolfi, 2013; Marra et al., 2014). Il rinoceronte rinvenuto a Lefte (Italia settentrionale, 1.5-0.95 Ma: Ravazzi et al., 2009) e pubblicato da Vialli (1956) sembra ascrivibile a *S. hundsheimensis* per le caratteristiche dei premolari (es., cingulum linguale continuo, presenza di crista e crochet). L'esemplare in questione potrebbe rappresentare la prima segnalazione effettiva della specie in Italia, che, sulla base di quanto discusso in Pandolfi & Petronio (2011a) e Marra et al. (2014) resta comunque relativamente controversa. Secondo Guérin (1980) *D. etruscus brachycephalus* è presente in Moldavia, ma l'autore non specifica se tale

segnalazione è basata sulla revisione del cranio figurato da Beljaeva & David (1975). *D. etruscus brachycephalus* è riportato anche nel Pleistocene medio del Caucaso (Baryshnikov & Guérin, 1986; Baryshnikov et al., 1989; Guérin et al., 1992).

***Stephanorhinus yunchuchenensis* (Chow, 1963a)**

Materiale tipo: IVPP V2879, cranio quasi completo (Fig. 43).

Località tipo: Yunchuchen, Yushe, Shanxi, Cina, la località esatta e la provenienza stratigrafica sono incerte.

Diagnosi: Una diagnosi modificata da Chow (1963a) è riportata in Tong (2012:559).

Distribuzione geografica e temporale: Al momento esiste una sola segnalazione di questa specie, ma la provenienza stratigrafica esatta dell'esemplare è incerta.



Fig. 43. Cranio di *Stephanorhinus yunchuchenensis* (IVPP V2879) da Yunchuchen (Cina), visione laterale. Scala = 10cm.

Fig. 43. Skull of Stephanorhinus yunchuchenensis (IVPP V2879) from Yunchuchen (China), lateral view. Scale bar = 10cm.

***Stephanorhinus jeanvireti* (Guérin, 1972)**

Materiale tipo: L'olotipo della specie è rappresentato da un cranio con mandibola NMB Vt627 (Fig. 44).

Località tipo: Vialette, Haute Loire, Francia, Pliocene terminale, MN16a, ca. 3 Ma.

Diagnosi: La diagnosi della specie è stata esaustivamente riportata da Guérin (1972) e successivamente anche da Guérin (1980). Una lunga lista sinonimica è riportata in Guérin & Tsoukala (2013).

Distribuzione geografica e temporale: Guérin (1972) segnala la specie, oltre che a Vialette, anche a Les Etouaries (Francia, ca. 2.78 Ma: Nomade et al., 2014), Villafranca d'Asti e Dusino (Italia settentrionale, MN16: Guérin, 1972; Pandolfi, 2013), Hajnacka e Strekov (Svolacchia, MN16?: Fejfar, 1964; Guérin, 1980, Holec, 1996). Diversi resti di rinoceronte segnalati in giacimenti del Pliocene della Romania potrebbero, secondo Guérin (1972:140), essere riferiti a *S. jeanvireti*. Recentemente, Lacombe & Mörs (2008) hanno segnalato la specie ad Hambach (bacino del Reno, Germania), Gómez de Soler et al. (2009) riportano *S. jeanvireti* a Camp dels Ninots (Spagna) e Guérin & Tsoukala (2013) a Milia (Grecia). Infine, Pandolfi (2013) segnala la specie in altre sette località dell'Italia settentrionale oltre Villafranca d'Asti e Dusino. La specie è presente anche nei depositi del Pliocene dell'Ungheria, in particolare a Pula e Rákoscsaba (materiale inedito, HNHM).



Fig. 44. Cranio ricostruito di *Stephanorhinus jeanvireti* (NMB Vt627) da Vialette (Francia), visione laterale.

Fig. 44. Restored skull of Stephanorhinus jeanvireti (NMB Vt627) from Vialette (France), lateral view.

***Stephanorhinus lantianensis* (Hu & Qi, 1978)**

Materiale tipo: IVPP V5413, cranio quasi completo (Fig. 45).

Località tipo: Gongwangling, Lantian, Shanxi, Cina, tardo Pleistocene inferiore, ca. 1.15 Ma.

Diagnosi: Una diagnosi è riportata in Tong (2012:559)

Distribuzione geografica e temporale: La specie è conosciuta nella sola località tipo.



Fig. 45. Cranio di *Stephanorhinus lantianensis* (IVPP V5413) da Lantian (Cina) in visione dorsale. Scala = 10cm.

Fig. 45. Skull of *Stephanorhinus lantianensis* (IVPP V5413) from Lantian (China), dorsal view. Scale bar = 10cm.

Genere *Coelodonta* Bronn, 1831

Diagnosi: Per la diagnosi si rimanda a Qiu et al. (2004).

Specie tipo: *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799).

Altre specie: *Coelodonta tologijensis* Beliajeva, 1966, *Coelodonta nihowanensis* Kahlke, 1969, *Coelodonta thibetana* Deng et al., 2011.

***Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799)**

Materiale tipo: Secondo Gehler et al. (2007) il materiale su cui Blumenbach (1799) si era basato per l'istituzione della nuova specie era conservato nel "Royal Academic Museum" all'Università Georg-August di Göttingen. Gli autori elencano fra il materiale del sintipo diversi esemplari rinvenuti a Düna (Sassonia, Germania) e un cranio parziale proveniente dalla Siberia occidentale, ma non indicano alcun lectotipo.

Località tipo: Blumenbach (1799) riporta la presenza della specie in Siberia e Germania, a Herzberg am Harz e Burgtonna (Blumenbach, 1799:679). Sulla base della scelta del lectotipo, la

località dovrebbe essere Düna (Sassonia, Germania), che però non viene nominata da Blumenbach (1799:679), o una località della Siberia occidentale, area di Ufa (Gehler et al., 2007).

Diagnosi: Blumenbach (1799) non da una diagnosi esaustiva per la specie. Una neodiagnosi dettagliata viene però fornita da Guérin (1980:1043-1044) a cui si rimanda.

Distribuzione geografica e temporale: *Coelodonta antiquitatis* è probabilmente una delle specie del gruppo con la più ampia diffusione geografica. La specie è segnalata in Francia dalla fine del Pleistocene medio (Guérin, 1973, 1980, 2010), in varie località dell'Europa Centrale (Guérin, 1980; Van der Made, 2010) e settentrionale (Guérin, 1980; Jacobi et al., 2009; Fig. 46), in Spagna a partire dal MIS 6 (Álvarez-Lao & García, 2011), in Italia a partire dal MIS 4 (ca. 70 ka: Pandolfi & Tagliacozzo, 2013), in Grecia (Koufos, 1981; Pavlides, 1985; Tsoukala, 1991), in diverse località dell'Europa orientale e dei Balcani (Apostol, 1967, 1970; Borsuk-Bialynicka, 1973; Malez, 1986; Holec, 2002; Codrea, 2005; Nedeljkovič, 2006), e numerose località dell'Asia a nord della catena Himalayana (Ringström, 1927; Chow, 1978; Boeskorov, 2001; Kahlke, 2014; Turvey et al., 2013). Secondo Orlova et al. (2004, 2008) l'ultima segnalazione della specie in Siberia è datata approssimativamente fra 11.000 e 9.700 BP.



Fig. 46. Cranio di *Coelodonta antiquitatis* (NHML M9130) da Cambridge (Inghilterra), visione laterale. Scala = 10 cm.

Fig. 46. Skull of Coelodonta antiquitatis (NHML M9130) from Cambridge (England), lateral view. Scale bar = 10 cm.

***Coelodonta tologijensis* Beliajeva, 1966**

Materiale tipo: Diversi resti craniali e postcraniali sono stati descritti e figurati da Beliajeva (1966). Fra il materiale tipo va menzionato un frammento dei nasali (Beliajeva, 1966:102, fig. 41), diversi decidui superiori (Beliajeva, 1966:104, fig. 42-43 e 105, fig. 44) ed una mandibola quasi completa (Beliajeva, 1966:106, fig. 45) (Fig. 47).

Località tipo: Tologoi, fiume Selenga, Transbaikalia occidentale, Pleistocene inferiore.

Diagnosi: Secondo Beliajeva (1966:98) la specie è meno massiccia rispetto a *C. antiquitatis* e presenta arti relativamente allungati e snelli.

Distribuzione geografica e temporale: Oltre che nella località tipo la specie è riportata a Zasuhino 3 (Transbaikal occidentale, 1-0.78 Ma: Vangengeim et al., 1990). Secondo Kahlke & Lacomat (2008), la specie è presente nel sito di Bad Frankenhausen (Germania, MIS 12, ca. 0.46 Ma) ma l'attendibilità di tale rinvenimento, nonché l'attribuzione sistematica dei reperti, sono state fortemente criticate da Guérin (2010).

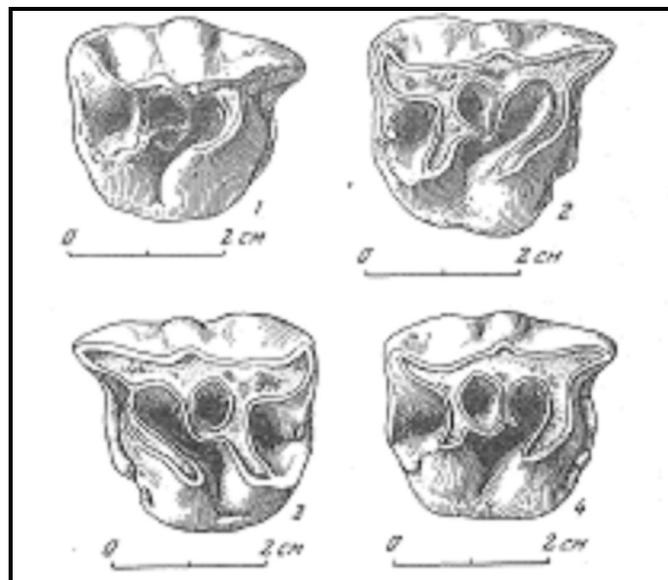


Fig. 47. Decidui superiori di *Coelodonta tologijensis* ripresi da Beliajeva (1966), visione occlusale.

Fig. 47. Upper deciduous of Coelodonta tologijensis after Beliajeva (1966), occlusal view.

***Coelodonta nihowanensis* Kahlke, 1969**

Materiale tipo: Serie di denti decidui superiori riportati da Teilhard et al. (1930).

Località tipo: Nihewan, Hebei, Cina, prima metà del Pleistocene inferiore.

Diagnosi: Kahlke (1969) non ha dato una diagnosi esaustiva della specie ed i caratteri distintivi menzionati dall'autore includono nasali stretti e alcune differenze nei denti senza però, come notato da Deng (2008), fornire una spiegazione dettagliata.

Distribuzione geografica e temporale: Secondo Kahlke (1969), la specie sarebbe presente anche a Gonghe, Linyi e Loc. 9 di Zhoukoudian (Cina) ma secondo Qiu et al. (2004), solamente il materiale rinvenuto a Nihewan può essere attribuito a *C. nihowanensis*. Oltre che nella località tipo, la specie è segnalata nei depositi tardo Pliocenici di Longdan (bacino di Linxia, Cina settentrionale: Deng, 2002; Qiu et al., 2004; Fig. 48) da dove provengono un cranio e mandibola completi ed un cranio giovanile. Recentemente la specie è stata segnalata anche a Shanshenmiaozui (Hebei, Cina) in depositi del Pleistocene inferiore (Tong & Wang, 2014).

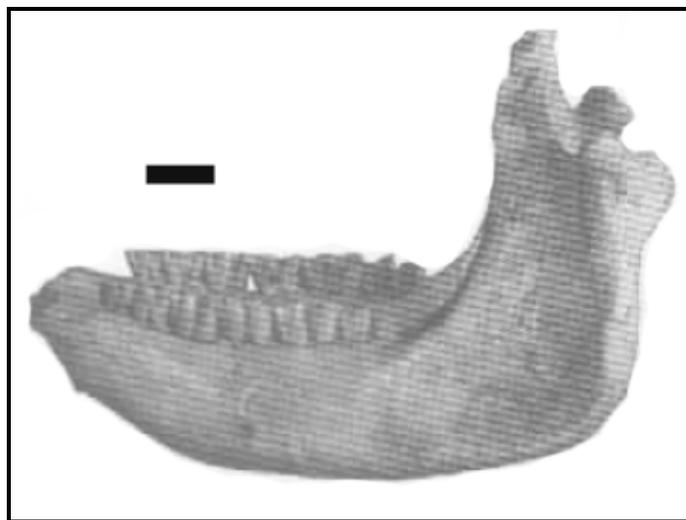


Fig. 48. Mandibola di *Coelodonta nihowanensis* ripresa da Deng (2002), visione laterale. Scala = 5cm.

Fig. 48. Mandible of Coelodonta nihowanensis after Deng (2002), lateral view. Scale bar = 5cm.

***Coelodonta thibetana* Deng et al., 2011**

Materiale tipo: IVPP V15908, cranio (Fig. 49) e mandibola associati con atlante, epistrofeo e terza vertebra cervicale.

Località tipo: Località ZD0740, 10.2 Km a nord-est del paesino di Zanda, distretto di Ngari, Tibet, Cina. I reperti provengono dalla Formazione di Zanda ed hanno un'età stimata di 3.7 Ma.

Diagnosi: Deng et al. (2011:1286) riportano la diagnosi esaustiva della specie.

Distribuzione geografica e temporale: La specie è conosciuta solo nella località tipo.



Fig. 49. Cranio di *Coelodonta thibetana* ripreso da Deng et al. (2011), visione laterale. Scala = 10cm.

Fig. 49. Skull of *Coelodonta thibetana* after Deng et al. (2011), lateral view. Scale bar = 10cm.

Sottotribù Dicerotina Ringström, 1924

Genere *Paradiceros* Hooijer, 1968

Diagnosi: Diagnosi riportata in Hooijer (1968).

Specie tipo: *Paradiceros mukirii* Hooijer, 1968

***Paradiceros mukirii* Hooijer, 1968**

Materiale tipo: KNM-FT2866, l'olotipo è un cranio giovanile, ma il materiale tipo include anche un frammento di cranio ed una mandibola di un individuo adulto (Fig. 50).

Località tipo: Fort Ternan, Kenya, Miocene medio terminale, ca. 13-14 Ma.

Diagnosi: Diagnosi riportata in Hooijer (1968) e semplificata in Geraads (2010).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è riportata in Uganda (Guérin, 1994) e in Marocco (Guérin, 1976), ma queste segnalazioni sono basate su materiale scarso e secondo Geraads (2010) potrebbero essere state influenzate dall'età dei giacimenti. Un cranio di un individuo adulto viene riportato nella località tipo da Geraads (2010: 677-678, fig. 34.5).



Fig. 50. Frammento di cranio di individuo adulto di *Paradiceros mukirii* (NHML 29930, calco) da Fort Ternan (Kenya), visione laterale. Scala = 5cm.

Fig. 50. Fragmentary skull of Paradiceros mukirii (NHML 29930, cast) from Fort Ternan (Kenya), lateral view. Scale bar = 5cm.

Genere *Ceratotherium* Gray, 1868

Diagnosi: Diagnosi riportata in Geraads (2005, 2010).

Specie tipo: *Ceratotherium simum* (Burchell, 1817)

Altre specie: *Ceratotherium mauritanicum* (Pomel, 1888), *Ceratotherium neumayri* (Osborn, 1900), *Ceratotherium efficax* (Dietrich, 1942), *Ceratotherium douariense* (Guérin, 1966), e probabilmente *Ceratotherium? primaevum* (Arambourg, 1959).

***Ceratotherium simum* (Burchell, 1817)**

Materiale tipo: La specie è basata su un individuo incontrato in Africa meridionale e figurato da Burchell (1817: fig. 1-2) (Fig. 51).

Località tipo: Chué Spring, Makuba Range, Botswana.

Diagnosi: La diagnosi riportata da Burchell (1817) si basa su differenze con l'altra specie africana *D. bicornis*. Una diagnosi particolareggiata è riportata da Groves (1972: 1) mentre un'altra basata solo su resti osteologici è riportata in Geraads (2005, 2010).

Distribuzione geografica e temporale: Due sottospecie sono generalmente riconosciute: *C. simum simum*, in Africa meridionale, e *C. simum cottoni*, in Africa centro-settentrionale. Recentemente Groves et al. (2010) hanno ritenuto opportuno separare a livello di specie il rinoceronte bianco del Nord Africa, ma questa separazione non è al momento largamente accettata (Emslie, 2012a). Le popolazioni di rinoceronte bianco mostrano attualmente un range discontinuo (Emslie, 2012a). Il rinoceronte bianco settentrionale occupa alcune aree dell'Uganda, del Sudan, del Chad meridionale e del Congo (Emslie, 2012a) mentre il rinoceronte bianco meridionale occupa diverse aree in Sud Africa e piccole aree in Botswana, Zimbabwe, Swaziland e Mozambico; recentemente è stato introdotto in Kenya, Uganda e Zambia (Emslie, 2012a). La specie è segnalata a partire dal Pleistocene inferiore in Etiopia (Konso Formation, ca. 1.8 Ma) e Tanzania (Olduvai Bed I, ca. 1.8 Ma; Peninj, ca. 1.7 Ma) da Hooijer (1969) e Geraads (1987, 2010). La sua presenza è stata riscontrata in diversi siti pleistocenici della Tanzania (Fig. 52).

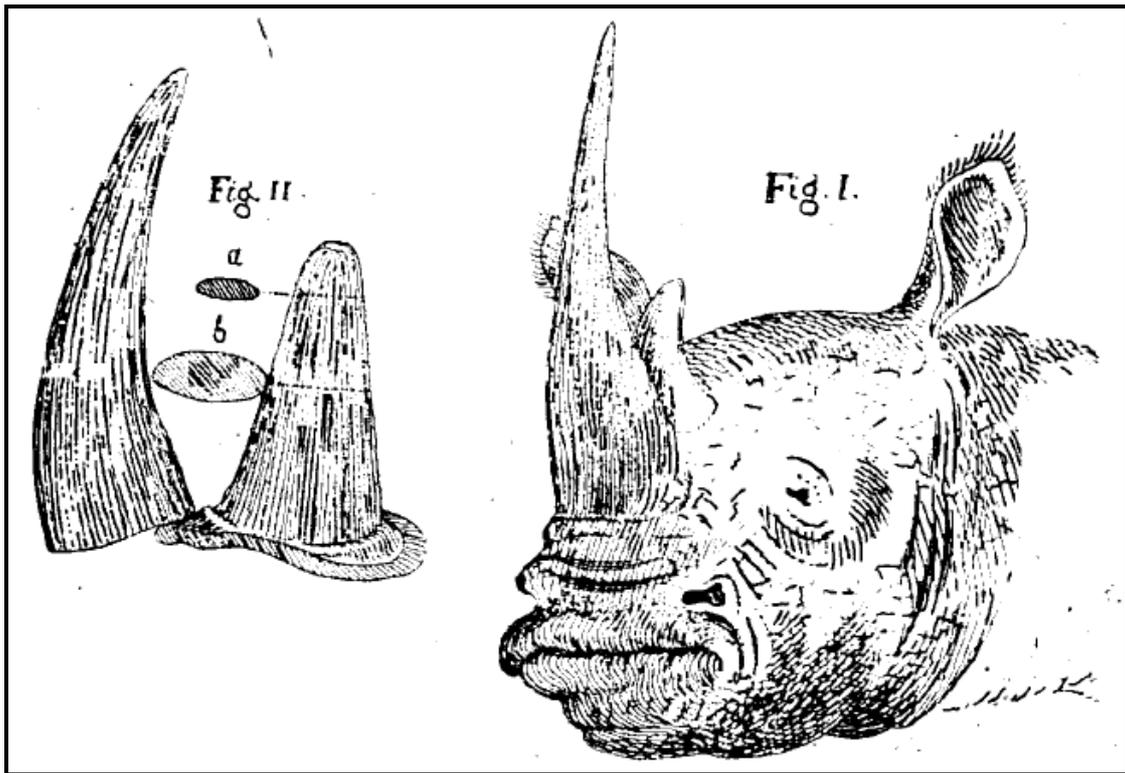


Fig. 51. Disegno originale dell'individuo riportato da Burchell (1817).
 Fig. 51: Original pictures of the species figured by Burchell (1817).



Fig. 52. Cranio frammentario di *Ceratotherium simum* (MfN MbMa24717) da Njarasa (= Eyasi; Serengeti, Tanzania), visione laterale. Scala = 5cm.

Fig. 52. Fragmentary skull of *Ceratotherium simum* (MfN MbMa24717) from Njarasa (= Eyasi; Serengeti, Tanzania), lateral view. Scale bar = 5cm.

***Ceratotherium mauritanicum* (Pomel, 1888)**

Materiale tipo: MNHNP Ter-2261, un M2 isolato è il lectotipo della specie.

Località tipo: Tighenif (= Ternifine, = Palikao), Algeria, Pleistocene inferiore-medio.

Diagnosi: La diagnosi è riportata in Geraads (2005) e ripresa in Geraads (2010).

Nota: Secondo Geraads (2005, 2010) la sottospecie *Ceratotherium simum germanoaffricanum* è sinonimo di *C. mauritanicum*, mentre, secondo Hernesniemi et al. (2011), essa rappresenterebbe una specie valida, *C. germanoaffricanum*, distinta da *C. mauritanicum* per una serie di caratteristiche dentarie. La specie *Serengeticeros efficax* Dietrich, 1942 istituita sulla base di resti fossili provenienti da Vogelflussgebiet, Serengeti meridionale (= Laetoli, Tanzania) è messa in sinonimia con *C. mauritanicum* da Geraads (2005, 2010). Il materiale tipo però mostra caratteri morfologici più primitivi rispetto al quello di *C. mauritanicum* e, in accordo con Hernesniemi et al. (2011), *C. efficax* è considerata specie valida. Secondo Hernesniemi et al. (2011) *C. efficax* è presente nel corso del Pliocene in Africa orientale mentre *C. mauritanicum* in Africa settentrionale. Inoltre, *C. efficax* rappresenterebbe l'antenato comune di *C. mauritanicum*, *C. germanoaffricanum* e *C. simum* secondo Hernesniemi et al. (2011).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è segnalata in diverse località dell'Africa dal Pliocene inferiore alla fine del Pleistocene medio (Pomel, 1895; Raynal et al., 1993; Geraads, 2010) (Fig. 53).

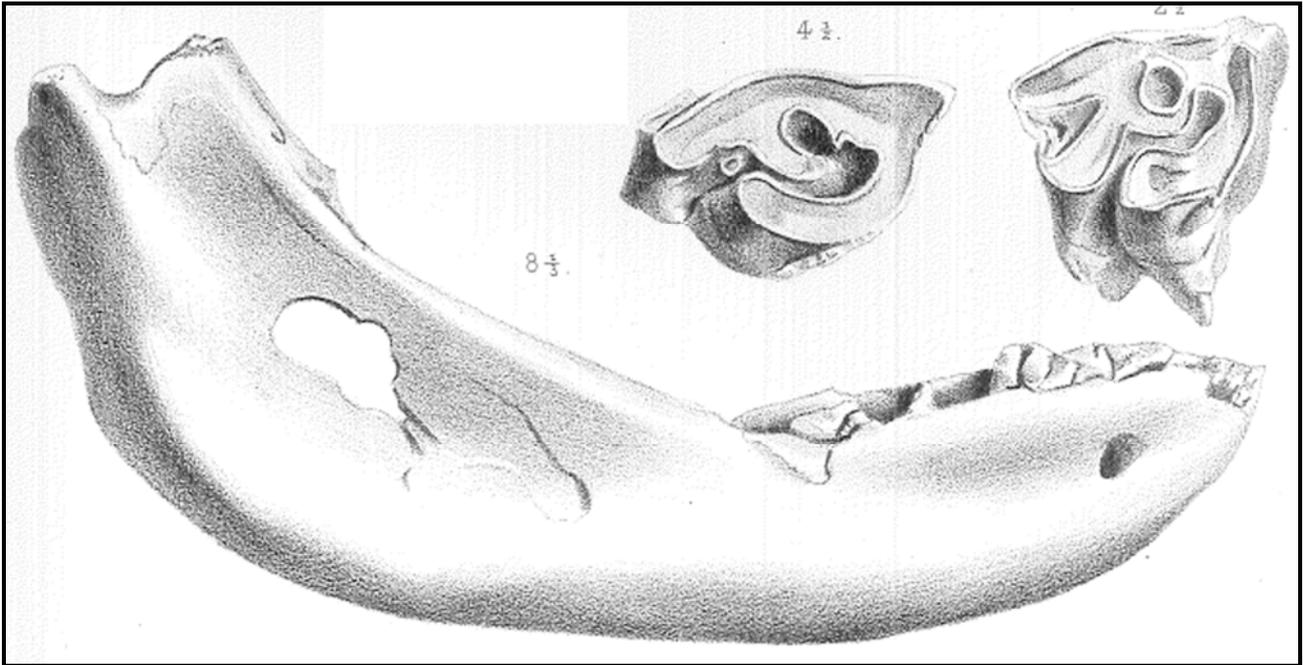


Fig. 53. Mandibola, in visione laterale, e denti superiori isolati, in visione occlusale, di *Ceratotherium mauritanicum* da Pomel (1895).

Fig. 53. Mandible, lateral view, and isolated upper teeth, occlusal view, of Ceratotherium mauritanicum from Pomel (1895).

***Ceratotherium neumayri* (Osborn, 1900)**

Materiale tipo: NHMW mar0381, cranio quasi completo (Fig. 54) con mandibola associata.

Località tipo: Kopran, Maragheh, Iran nord-occidentale, Miocene superiore, unità biostratigrafica "Lower Maragheh", Vallesiano terminale, ca. 9 Ma.

Diagnosi: Diagnosi riportata in Osborn (1900:263). Geraads (1988:36) fornisce una diagnosi rivisitata.

Distribuzione geografica e temporale: *Ceratotherium neumayri* è una specie relativamente comune nei depositi del Miocene superiore dell'Europa Sud-Orientale. La specie è ben rappresentata a Pikermi e Samos (Grecia: Geraads, 1988), in Bulgaria (Kalimantsi e Strumyani: Geraads & Spassov, 2009), nel Caucaso (= *Diceros gabuniae* in Tsiskarishvili, 1987), in Turchia (numerose località: Kaya, 1993; Geraads, 1994, 2013; Fortelius et al., 2003; Antoine & Saraç, 2005; Antoine et al., 2012) ed a Maragheh (Iran) (Osborn, 1900; Geraads, 1988; Pandolfi & Kotsakis, 2014) (Fig. 54). La specie è tipica del Turoliano, ma le segnalazioni di Pentalophos (Grecia:

Geraads & Koufos, 1990), Sinap (Anatolia: Fortelius et al., 2003) e Kopran (Maragheh, Iran: materiale conservato al NHMW) sono riferibili al Vallesiano terminale. I resti di rinoceronte segnalati da Seguenza (1902) nel deposito tardo miocenico di Gravitelli (Sicilia, Italia meridionale) e ascritti a *Diceros* aff. *pachygnatus* da Hooijer (1946) possono essere ascritti a *C. neumayri*. Tale segnalazione, al momento è la più occidentale della specie. *Diceros neumayri* è segnalato a Sahabi (Libia) da Bernor et al. (1987), ma tale segnalazione è basata su un P2 usurato che non mostra caratteri morfologici peculiari da permettere una corretta identificazione. La scoperta di nuovo e meglio conservato materiale a Sahabi o altre località potrebbe supportare la presenza di *C. neumayri* in Nord Africa e quindi una sua possibile diffusione verso l'Italia peninsulare come già riportato per altri taxa (es., *Samotherium* e *Stegotetrabelodon*: Marra et al., 2011).



Fig. 54. Cranio incompleto di *Ceratotherium neumayri* (NHMW mar0381) dal Miocene superiore di Maragheh (Iran), visione laterale.

Fig. 54. Fragmentary skull of Ceratotherium neumayri (NHMW mar0381) from the late Miocene of Maragheh (Iran), lateral view.

Genere *Diceros* Gray, 1821

Diagnosi: Diagnosi in Geraads (2005, 2010).

Specie tipo: *Diceros bicornis* (Linnaeus, 1758).

Altre specie: "*Diceros*" *praecox* (Hooijer & Patterson, 1972), *Diceros gansuensis* Deng & Qiu, 2007.

***Diceros bicornis* (Linnaeus, 1758)**

Materiale tipo: Non specificato. Secondo Rookmaaker (1998) sarebbe tassonomicamente corretto accettare come neotipo l'esemplare conservato presso il Museo di Leiden indicato da Zukowsky (1965).

Località tipo: Linnaeus (1758) riportava come località tipo l'India, successivamente è stata indicata come località tipo il Capo di Buona Speranza (Sud Africa: Thomas, 1911; Rookmaaker, 1998).

Diagnosi: Linnaeus (1758) riporta come diagnosi della specie "*R. cornibus duobus cuneiformibus*"; una diagnosi più esaustiva è riportata in Hillman-Smith & Groves (1994:1-2) mentre una diagnosi basata su materiale osteologico è riportata in Geraads (2005).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è attualmente distribuita principalmente in Sud Africa, Namibia, Zimbabwe e Kenya (Emslie, 2012b). *Diceros bicornis* è segnalato a Koobi Fora (Kenya, ca. 2.5 Ma) da Harris (1983) ed è riportata in vari siti del Pleistocene inferiore dell'Africa (vedi Geraads, 2010). La presenza di questa specie è confermata in alcuni siti del Pleistocene della Tanzania (materiale conservato presso il MfN, Pandolfi osserv. pers.) (Fig. 55).



Fig. 55. Frammento di cranio di *Diceros bicornis* (MfN MbMa24725) da Njarasa (Serengeti, Tanzania), visione laterale. Scala = 5cm).

Fig. 55. Skull fragment of *Diceros bicornis* (MfN MbMa24725) from Njarasa (Serengeti, Tanzania), lateral view. Scale bar = 5cm.

"*Diceros*" *praecox* (Hooijer & Patterson, 1972)

Materiale tipo: KNM-KP 36, l'olotipo è un cranio mal conservato (Fig. 56).

Località tipo: Kanapoi, Kenya, Pliocene, ca. 4 Ma.

Diagnosi: La diagnosi consiste interamente di caratteri plesiomorfi (Geraads, 2005). La diagnosi rivisitata da Geraads (2005:455, 2010:679) comprende pochi caratteri apomorfi rispetto al suo probabile antenato *C. neumayri*. Tuttavia, in accordo con Giaourtsakis et al. (2009:444), *C. neumayri* non è il probabile antenato di "*D.*" *praecox* ed i pochi caratteri craniali riportati da Geraads (2005, 2010: una posizione dell'orbita più anteriore rispetto alla serie dentaria, un profilo dorsale più concavo, un piano occipitale più verticale ed una cresta nucale meno estesa posteriormente) non sono apomorfi (vedi capitolo 3).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è presente a Kanapoi e Ekora (Kenya, ca. 3.5 Ma) ma altre segnalazioni, inclusa quella di Laetoli (Guérin, 1987) sono relativamente dibattute (cfr. Giaourtsakis et al., 2009; Geraads, 2010; Hernesniemi et al., 2011).

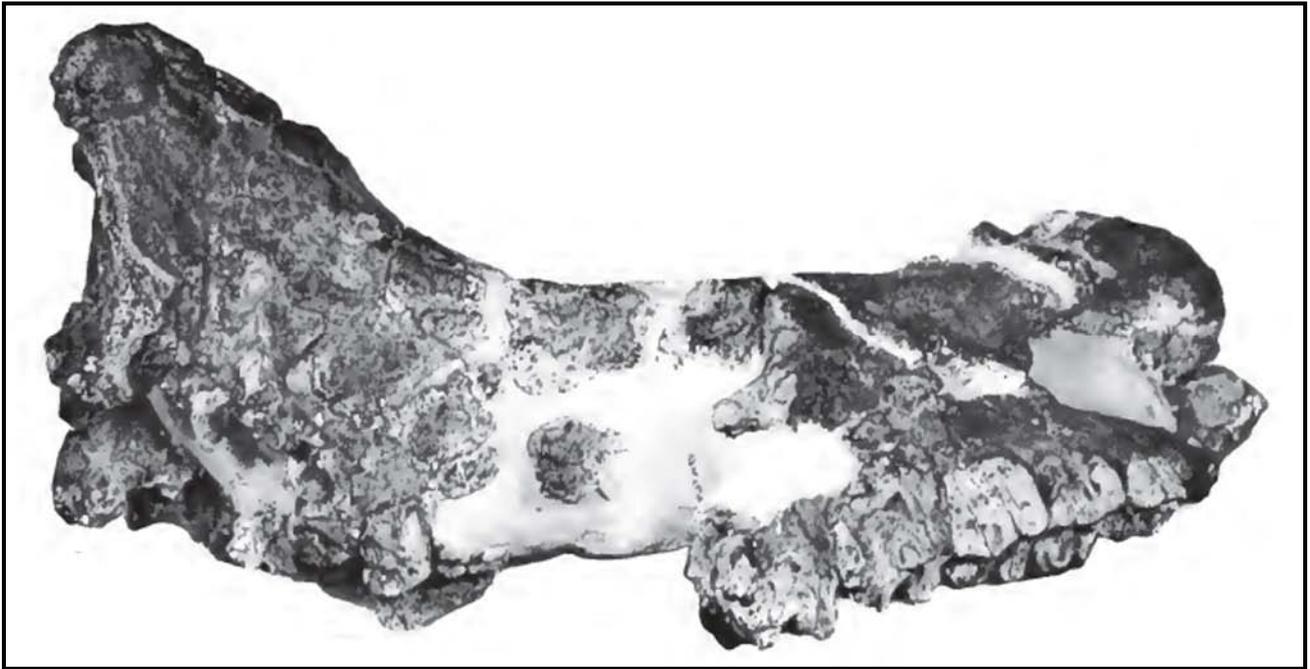


Fig. 56. Cranio di "*Diceros*" *praecox* ripreso da Hooijer & Patterson (1972), visione laterale.
Fig. 56. Skull of "Diceros" praecox after Hooijer & Patterson (1972), lateral view.

RHINOCEROTINI NON INCLUSI NELL'ANALISI CLADISTICA

Le 10 specie elencate di seguito non sono incluse nell'analisi del gruppo per diverse problematiche riportate separatamente per ogni taxon.

***Gaioadatherium vidali* Heissg, 1972**

Materiale tipo: GSP 1956 II260, serie dentaria inferiore p2-m2, BSPG, frammento di mandibola con p4, m3 e un p2 isolato.

Località tipo: Nagri, Salt range, Formazione di Nagri, Siwalik Hills, Pakistan, "Middle Siwaliks", Miocene superiore.

Diagnosi: La diagnosi riportata da Heissig (1972) è stata recentemente emendata da Khan et al. (2014:458).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è stata recentemente segnalata anche nella Formazione di Chinji (Punjab, Pakistan, Lower Siwaliks) (Khan, et al., 2014) estendendo così l'intervallo stratigrafico al Miocene medio. La specie risulta quindi coeva con *G. browni*.

Nota: Il materiale tipo su cui è basata la specie è costituito da denti inferiori che, come ricordato nei capitoli introduttivi, vengono esclusi dall'analisi (ad eccezione di un solo carattere) a causa dell'ampia variabilità morfologica degli stessi e dell'impossibilità spesso di associare tali resti ad una specie ben definita. Inoltre, i denti superiori riferiti a questa specie non sono stati rinvenuti in associazione con il tipo e quindi tale attribuzione può essere facilmente contestabile. Al momento si considera questa specie valida, nonostante alcune caratteristiche suggeriscano un'attribuzione ad un'altro genere (vedi le ridotte dimensioni e la morfologia degli incisivi).

Sottotribù Dicerorhinina Ringström, 1924

***Dicerorhinus cixianensis* Chen & Wu, 1976**

Materiale tipo: IVPP V4833, cranio giovanile frammentario con mandibola.

Località tipo: Jiulongkou, Cixian, provincia di Hebei, Cina, Miocene medio, MN6.

Diagnosi: La diagnosi è riportata in Tong (2012:556-557).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è conosciuta nella sola località tipo.

Nota: Il materiale attribuito a questa specie è molto scarso e conosciuto nella sola località tipo. Il taxon è escluso dall'analisi in attesa della scoperta di più materiale, possibilmente di individui adulti.

***Dicerorhinus gwebinensis* Zin-Maung-Maung-Thein et al., 2008**

Materiale tipo: NMMP-KU-IR 0469-1, l'olotipo è un cranio adulto parzialmente danneggiato.

Località tipo: Gwebin, Seikphyu, Birmania, "Upper Irrawaddy", Pliocene superiore-Pleistocene inferiore .

Diagnosi: La diagnosi è fornita da Zin-Maung-Maung-Thein et al. (2008:1422).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è conosciuta nella sola località tipo.

Nota: Il materiale attribuito a questa specie è mal conservato. La dentatura è molto usurata e il cranio manca di porzioni utili per l'attribuzione degli stati di carattere. Data l'impossibilità di codificare almeno una buona parte dei caratteri considerati, questo taxon è escluso dall'analisi. Comunque, le morfologie del cranio e della mandibola descritti da Zin-Maung-Maung-Thein et al. (2008) sono molto simili a quelle di *D. sumatrensis* e le due specie differiscono, secondo questi autori, per i seguenti caratteri: nasali più corti, profilo dorsale più concavo, faccia occipitale più alta, presenza della crista su M3 che tende a formare una mediofossetta. Tuttavia, il cranio figurato da Zin-Maung-Maung-Thein et al. (2008: figs. 3-4) è danneggiato proprio sui nasali e sul dorso del cranio ed i profili di queste due aree sembrano stimati. L'altezza della faccia occipitale in *D. gwebinensis* è di 170 mm secondo Zin-Maung-Maung-Thein et al. (2008) ma, sulla base della figura del cranio e della scala riportata in Fig. 3, tale altezza non sembra eccedere i 139 mm. La presenza di una crista sul terzo molare superiore non è stata riscontrata in nessun esemplare di *D. sumatrensis* studiato, ma Guérin (1980:59) segnala la presenza di una mediofossetta su un M3 di questa specie.

Sottotribù Rhinocerotina Gray, 1821

***Rhinoceros sinensis* Owen, 1870**

Materiale tipo: NHML 41935, un M3 isolato rappresenta il lectotipo della specie. Un cranio deformato AMNH 18628 viene designato da Matthew & Granger (1923) come neotipo.

Località tipo: Una cava presso la città di Chung-king-foo, Szechuan, Cina, Pliocene?

Diagnosi: Una diagnosi viene riportata in Matthew & Granger (1923).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è riportata da Matthew & Granger (1923) e Colbert & Hoojier (1953) nei depositi pliocenici a Szechuan (Cina). La specie è anche segnalata da Schlosser (1903). Ringström (1927) è critico riguardo la diagnosi fornita da Matthew & Granger (1923) e ascrive il materiale riferito a *R. sinensis* da questi autori ad una nuova specie, *R. oweni*. La

specie viene riportata in diverse altre località ma tali attribuzioni sono relativamente problematiche. Secondo Antoine (2011) la specie, così come altre descritte nell'area, potrebbe essere sinonimo di *R. unicornis*. Tong & Wu (2010) asseriscono che per lungo tempo tutti i fossili di rinoceronte del Pleistocene medio della Cina meridionale sono stati esclusivamente attribuiti a *R. sinensis*, inclusi i resti di rinoceronte della Rhino Cave (Shennongjia, Hubei, Cina) attribuibili invece a *S. kirchbergensis*. Tale affermazione pone non pochi problemi nella ricostruzione effettiva dell'areale di distribuzione della specie in questione e un'attenta revisione di tutto il materiale si rende perciò necessaria.

Nota: Oggettivamente esiste un certo grado di confusione circa la validità di questa specie e le sue caratteristiche morfologiche. Il taxon è citato in numerosi lavori in particolare nell'area del Sud-Est Asiatico e della Cina meridionale, ma, come notato da Tong & Wu (2010), l'effettiva veridicità di tali segnalazione è alquanto dubbia. La specie è in parte sinonimo di *S. kirchbergensis*, in parte di *Dicerorhinus sumatrensis* (Tong, 2012), in parte di altre specie dell'Asia meridionale. Il taxon viene escluso dall'analisi in attesa di una più attenta revisione di tutto il materiale asiatico assegnato ad esso.

Sottotribù Coelodontina Kalandadze & Rautian, 1992

***Stephanorhinus? africanus* (Arambourg, 1970)**

Materiale tipo: MNHNP 1948-2-21, l'olotipo è un M3 isolato.

Località tipo: Ichkeul, Tunisia, prima metà del Pliocene.

Diagnosi: Secondo Arambourg (1970) la specie è intermedia in dimensioni fra *S. etruscus* e *D. sumatrensis*, con molari più brachiodonti ma morfologicamente simili a quelli della specie attualmente vivente.

Distribuzione geografica e temporale: La specie è conosciuta nella sola località tipo.

Nota: Il materiale riferibile a questa specie mostra delle morfologie che escluderebbero una vicinanza alle specie tipicamente africane. Gli esemplari conosciuti, però, si limitano ad un terzo

molare superiore, un molare inferiore isolato, un frammento di mandibola con due denti usurati ed un atlante. Nessun carattere utile è codificabile sui resti dentari a disposizione. La morfologia del terzo molare, come menzionato anche da Arambourg (1970), non differisce in modo sostanziale da quella di *S. etruscus*. La presenza di un cingulum mesiale e di un tubercolo distale, la piega del paracono debole e la presenza della crista, sono caratteri che si riscontrano in diversi esemplari di *S. etruscus* (ad esempio nell'esemplare NMB Va4). La presenza di un doppio crochet non è sicuramente un carattere comune alle specie Plio-Pleistoceniche dell'Europa (Guérin, 1980; Lacomat, 2006), ma la presenza di un secondo debole crochet in un M3 superiore è stata notata in un mascellare di *S. etruscus* proveniente da Senèze (NMB Se187). I denti inferiori figurati da Arambourg (1970) mostrano caratteri morfologici comuni a tutte, o quasi, le specie Plio-Pleistoceniche descritte. Le dimensioni degli esemplari non possono essere considerate come discriminanti per l'istituzione di una nuova specie; il numero di esemplari utilizzati da Arambourg (1970) per la comparazione con la specie da lui istituita è del tutto insufficiente (un solo esemplare da Senèze) e le dimensioni del materiale recuperato a Ichkeul rientra nel campo di variabilità di *S. etruscus* (vedi Guérin, 1980). Secondo Geraads (2010), *S.? africanus* non sarebbe originario dell'Africa ma di un'area più settentrionale e questo sarebbe confermato dalla segnalazione del genere *Stephanorhinus* a Koro Toro 13 in Chad (circa 3-3.5 Ma). L'ipotesi di Geraads (2010) sembra del tutto plausibile, ma l'autore cita una tesi non pubblicata per cui risulta difficile ottenere informazioni e dati circa l'eventuale presenza del genere *Stephanorhinus* in questa regione. Sulla base della mancanza di disponibilità di tale materiale, della mancanza di comparazione con quello di Ichkeul e delle strettissime affinità morfologiche di quest'ultimo con *S. etruscus*, *S.? africanus* viene considerato *nomen dubium*.

Sottotribù Dicerotina Ringström, 1924

***Ceratotherium efficax* (Dietrich, 1942)**

Materiale tipo: MfN MbMa42009, mandibola frammentaria.

Località tipo: Vogelflussgebiet, fiume Garussi, Serengeti meridionale (= Laetoli), Tanzania, Pliocene.

Diagnosi: La diagnosi rivisitata è dettagliatamente riportata in Hernesniemi et al. (2011:277-278).

Distribuzione geografica e temporale: Secondo Hernesniemi et al. (2011) la specie sarebbe presente in diverse località plioceniche dell'Africa Orientale (Tanzania, Kenya, Etiopia, Uganda), incluso il materiale proveniente dal Lower Awash e ascritto da Geraads (2005) a *C. mauritanicum*.

Nota: Non si conosce materiale craniale completo riferibile a questa specie e la mandibola su cui è basato il tipo è incompleta. Le caratteristiche dentarie rivelano che il taxon è meno derivato della specie attuale *C. simum*, ma differisce per alcuni caratteri da *C. mauritanicum*. Secondo Hernesniemi et al. (2011) tale specie sarebbe contemporanea di *C. mauritanicum*. La validità di questo taxon, comunque, è abbastanza dibattuta. Il materiale visionato personalmente al MfN supporterebbe la proposta di Hernesniemi et al. (2011).

I premolari superiori di *C. efficax* non presentano la mediofossetta tipica di *C. simum*; il P4 ha ipocono e protocono separati; i molari di *C. efficax* differiscono da quelli di *C. simum* nell'avere un metalofo più corto, un protolofo meno allungato lingualmente e un parastilo leggermente più sviluppato (Fig. 57). In *C. mauritanicum*, P4 presenta la mediofossetta come in *C. simum* ed il protolofo appare più allungato lingualmente che in *C. efficax*. Inoltre il protolofo in M2 è piuttosto curvo nella sua metà linguale. Alcuni caratteri, tuttavia sono relativamente variabili con lo stato di usura del dente e una comparazione più dettagliata unita alla revisione di tutto il materiale tipo (incluso il post-craniale) descritto da Dietrich (1942) si rende necessaria per meglio appoggiare una delle due posizioni precedentemente esposte.

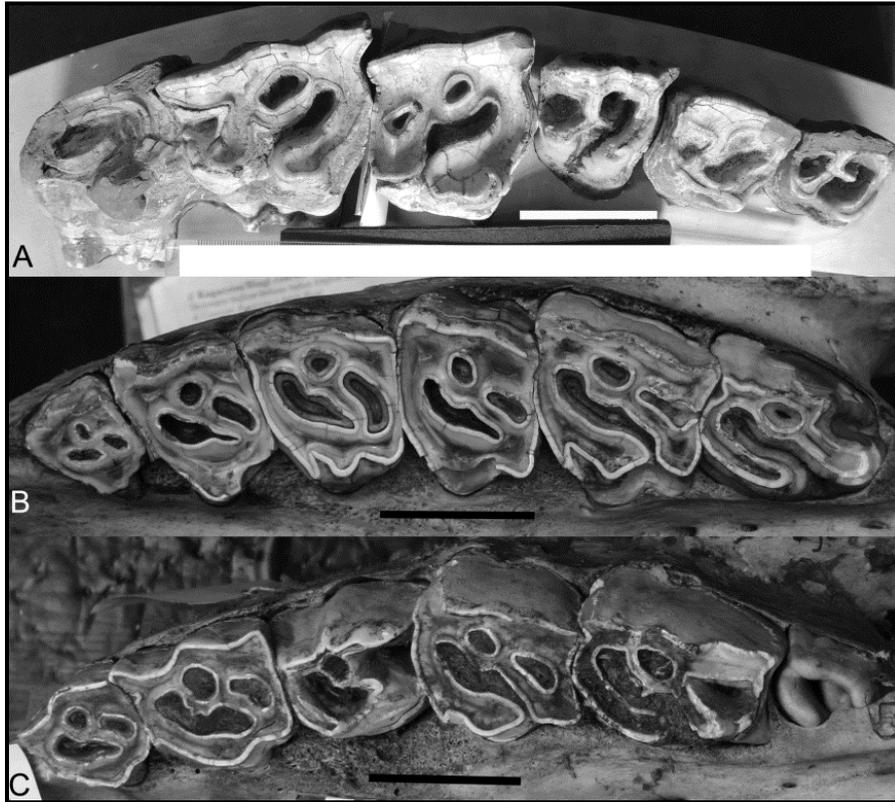


Fig. 57. Comparazione delle serie dentarie di *Ceratotherium efficax* e *C. simum*, visione occlusale. **A**, P2-M3 di *C. efficax* da Garussi (MfN MbMa42009); **B**, P2-M3 di *C. simum* (MNHNP 1928-310); **C**, P2-M3 di *C. simum* (NHML 72-716). Scala = 5cm.

Fig. 57. Morphological comparison between Ceratotherium efficax and C. simum, occlusal view. A, P2-M3 of C. efficax from Garussi (MfN MbMa42009); B, P2-M3 of C. simum (MNHNP 1928-310); C, P2-M3 of C. simum (NHML 72-716). Scale bar = 5cm.

***Ceratotherium? primaevum* (Arambourg, 1959)**

Materiale tipo: MNHNP 1951-9-222, l'olotipo è un cranio giovanile incompleto.

Località tipo: Oued el Hammam (= Bou Hanifia), Algeria, prima parte del Miocene superiore.

Diagnosi: La diagnosi della specie è riportata da Geraads (2010:678).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è conosciuta nella sola località tipo.

Nota: Il taxon in questione è al centro di un vivo dibattito sull'origine delle specie africane, ma il materiale ascrivibile a *C.? primaevum* è conosciuto nella sola località tipo. Inoltre, la specie è conosciuta da un unico elemento craniale, per di più giovanile. I caratteri inclusi nell'analisi prendono in considerazione solo caratteri codificabili in individui adulti o al massimo subadulti, e in

nessun altro contributo precedentemente pubblicato sono stati presi in considerazione crani prettamente giovanili. La mancanza di elementi craniali e dentari di individui adulti non permette di fare chiarezza sulla posizione filetica di questo taxon che viene dubitativamente incluso da Geraads (2010) nel genere *Ceratotherium*.

***Ceratotherium douariense* (Guérin, 1966)**

Materiale tipo: FSL-16750 e 16751, l'olotipo è un cranio parziale con mandibola.

Località tipo: Douaria, Tunisia, molto probabilmente Miocene superiore.

Diagnosi: Una diagnosi esaustiva è riportata in Guérin (1966:46) mentre una diagnosi semplificata è riportata in Geraads (2010). Inoltre, una diagnosi rivisitata e dettagliata è riportata da Giaourtsakis et al. (2009:429-430).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è riportata con certezza nella località tipo, mentre più problematiche sono le segnalazioni a Jebel Krechem (Tunisia) e Sahabi (Libia) riportate da Geraads (1989, 2010), poiché basate su scarso materiale. Un cranio relativamente danneggiato proveniente da Kuseralee (Middle Awash, Etiopia, limite Miocene-Pliocene) è stato attribuito a questa specie (Giaourtsakis et al., 2009).

Nota: La specie è stata descritta su un cranio frammentario ed associata mandibola. Secondo Geraads (2010) la specie potrebbe essere sinonimo di *C. neumayri*. Inoltre, secondo Giaourtsakis et al. (2009) l'esemplare giovanile utilizzato da Guérin (1966) per complementare l'ipodigma di *C. douariensis* sarebbe riferibile ad un giovanile di aceratherio o di brachipoterio. Il materiale dell'individuo adulto descritto da Guérin (1966) è mal conservato e non permette di valutare importanti morfologie del cranio. Giaourtsakis et al. (2009) assegnano un cranio danneggiato di un individuo adulto a questa specie, ma, nonostante la dettagliata descrizione, la comparazione con *C. neumayri* sembra piuttosto limitata. Secondo Giaourtsakis e coautori, il cranio di *C. neumayri* è di solito più lungo e dolicocefalo di quello da loro analizzato, il bordo anteriore dell'orbita si trova allo stesso livello, la faccia occipitale è più inclinata posteriormente, in molti esemplari la cresta

occipitale si estende dietro il livello dei condili occipitali, il bordo posteriore della cresta occipitale è più concava o a forca. Tuttavia, questi caratteri non sono fortemente discriminanti e la morfologia della cresta occipitale nell'esemplare figurato dagli autori sopra menzionati non è ben visibile perché l'area è fortemente danneggiata (e il cranio è completamente riassembleto). La serie dentaria, inoltre, è relativamente usurata ed alcune caratteristiche dell'ectolofo non sono apprezzabili.

Qualora la specie in questione fosse posta in sinonimia con *C. neumayri*, quest'ultima avrebbe una distribuzione geografica ancora più ampia che includerebbe quindi anche il Nord Africa.

In attesa di una revisione completa di tutto il materiale riferibile a *C. neumayri* e della scoperta di nuovo e più completo materiale craniale di rinoceronte da depositi del Nord Africa, si preferisce non includere questo taxon nell'analisi.

"Diceros" australis Guérin, 2000

Materiale tipo: Un terzo metacarpo conservato al Geological Survey della Namibia a Windhoek, è l'olotipo della specie.

Località tipo: Arrisdrift, Namibia, Miocene inferiore, ca. 17 Ma.

Diagnosi: Diagnosi riportata in Guérin (2000) e ripresa in Geraads (2010).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è conosciuta nella sola località tipo.

Nota: La specie è rappresentata in particolare da elementi postcraniali e da qualche dente isolato. Le caratteristiche di tali esemplari però non sono, a parere di Geraads (2010), esclusivi del gruppo dei rinoceronti africani e relativi. La specie sembra del tutto valida ma, in accordo con Geraads (2010), solo ulteriore materiale craniale potrebbe fare luce sulle affinità di questo taxon.

Diceros gansuensis Deng & Qiu, 2007

Materiale tipo: HMV 1421, l'olotipo è un cranio quasi completo con mandibola associata.

Località tipo: Housan, bacino di Linxia, Gansu, Cina, parte inferiore della Formazione di Liushu, Miocene superiore.

Diagnosi: La versione inglese della diagnosi è riportata in Deng & Qiu (2007:301-302).

Distribuzione geografica e temporale: La specie è conosciuta nella sola località tipo.

Nota: La specie è ben rappresentata da elementi craniali e mandibola. La morfologia craniale di questa specie è molto vicina a quella della specie attuale *D. bicornis*, come confermato dall'analisi con Morfometria Geometrica (p. 200), ma se ne distingue per alcune caratteristiche (cranio leggermente più lungo, bordo posteriore dell'incisura nasale e bordo anteriore dell'orbita in posizione più posteriore) che la pongono al di fuori del campo di variabilità della specie attuale e la collocano fra questo e il campo di variabilità del genere *Ceratotherium*. Le caratteristiche della serie dentaria permanente in *D. gansuensis* sono molto simili a quelle di *D. bicornis*, mentre caratteri della dentatura decidua sono riscontrabili anche in *C.? primaevum* ed in "*D.*" *praecox* (Deng & Qiu, 2007:44). In modo particolare, però, l'esemplare giovanile di *D. gansuensis* figurato da Deng & Qiu (2007: fig. 3) è molto simile al cranio giovanile di *C.? primaevum* descritto da Arambourg (1959: Tav. VI) anche se, sfortunatamente, non viene fornita una visione laterale del materiale cinese. La serie dentaria giovanile di *D. gansuensis* è molto usurata ed in parte danneggiata (Deng & Qiu, 2007: fig. 4B), quindi risulta difficile una comparazione con il materiale di Bou Hanifia; comunque, le poche differenze fra questo e *D. gansuensis* riportate da Deng & Qiu (2007: cingulum linguale sui molari marcato, incisura del protocono marcata, dimensioni maggiori) non sembrano sufficienti per una discriminazione a livello specifico. Il cingulum linguale sui molari di *C.? primaevum* non è molto marcato e ben sviluppato, ma piuttosto leggero; un leggero cingulum linguale sui molari sembrerebbe presente anche in *D. gansuensis* (Deng & Qiu, 2007: fig. 3B). Inoltre, i molari superiori di *D. gansuensis* sono piuttosto usurati ed il primo molare è anche danneggiato nella parte anteriore dell'ectolofo; la differenza nello sviluppo dell'incisura del protocono non sembra quindi un carattere discriminante attendibile anche perché influenzato dall'usura dentaria. Una comparazione diretta e più approfondita fra il materiale cinese ed africano si rende necessariamente opportuna.

ANALISI CLADISTICA: CARATTERI ANATOMICI

I caratteri anatomici considerati per l'analisi cladistica sono in totale 156 e sono costituiti da 66 caratteri craniali, 10 mandibolari e 80 dentari. Di questi, 4 vengono definiti in questo lavoro e sono discussi nel capitolo successivo. Tutti gli altri caratteri sono stati descritti e discussi in contributi precedenti a cui si rimanda in Appendice 2. Alcuni di questi sono stati leggermente modificati per essere adattati alle caratteristiche del gruppo considerato.

La quasi totalità dei caratteri codificati si basa su osservazioni dirette; in alcuni casi i caratteri sono stati codificati basandosi sulle diagnosi degli autori e sugli esemplari da essi raffigurati.

La lista in inglese dei caratteri considerati e degli stati di carattere è riportata in Appendice 2.

CARATTERI CRANIALI

1. Nasali: apofisi laterale = 0, assente; 1; presente.

2. Nasali: profilo dorsale = 0, diritto; 1, dorsalmente convesso; 2, rivolto all'insù.

Lu (2013) riporta uno stato di carattere aggiuntivo, "profilo dorsale ondulato", che però non è stato riscontrato nel campione in esame. Tale stato di carattere viene quindi escluso dall'analisi.

3. Nasali: bordo anteriore = 0, a livello del DP1 o dopo il DP1; 1, prima del DP1 ma senza sovrastare i premascellari; 2, prima o al livello del bordo anteriore dei premascellari.

Il secondo stato di carattere è stato definito originariamente come terminazione dei nasali "prima dei premascellari". Tuttavia, in diverse specie la terminazione dei nasali si trova

approssimativamente allo stesso livello di quella dei premaxillari. La definizione del secondo stato di carattere è stata leggermente modificata.

4. Mascellare: foramen infraorbitale = 0, a livello dei premolari; 1, a livello dei molari.
5. Foramen infraorbitale = 0, dietro l'incisura nasale; 1, sotto l'incisura nasale.
6. Foramen infraorbitale = 0, uno; 1, due o tre.
7. Incisura nasale = 0, su P1-P3; 1, su P4-M1.
8. Incisura nasale = 0, a forma di U, 1, a forma di V.
9. Incisura nasale = distanza dall'orbita/lunghezza del cranio = 0, lunga (>17%); 1, corta ($\leq 17\%$).
10. Setto nasale = 0, mai ossificato; 1, ossificato anche occasionalmente.
11. Setto nasale: ossificazione = 0, parziale; 1, totale.
12. Contatto nasale/lacrimale = 0, lungo; 1, puntuale o assente.
13. Orbita: bordo anteriore = 0, a livello di P4-M2; 1, a livello di M3; 2, dietro M3.
14. Lacrimale: processo lacrimale = 0, presente; 1, assente.

15. Frontale: processo post-orbitale = 0, presente; 1, assente.
16. Mascellare: base anteriore del processo zigomatico mascellare = 0, alto; 1 = basso.
17. Arcata zigomatica = 0, bassa; 1, alta; 2, molto alta.
18. Arcata zigomatica: processo post-orbitale = 0, presente; 1, assente;
19. Arcata zigomatica: processo post-orbitale = 0, sullo iugale; 1, sullo squamoso.
20. Sutura iugale/squamoso = 0, liscia; 1, ruvida.
21. Cranio: profilo dorsale = 0, piano; 1, concavo; 2, molto concavo.
22. Sfenoide: foramen sfenorbitale e foramen rotondo = 0, distinti; 1, fusi.
23. Squamoso: area fra le creste temporali e nucali = 0, piana; 1, depressa.
24. Complesso temporale: canale uditivo esterno = 0, aperto verso il basso; 1, parzialmente chiuso; 2, completamente chiuso.
25. Faccia occipitale = 0, inclinata in avanti; 1, verticale; 2, inclinata all'indietro.
26. Occipitale: bordo ventrale del processo paraoccipitale relativo a quello del processo post-glenoidale = 0, sotto; 1, sopra; 2, quasi uguale.

27. Occipitale: tubercolo nucale = 0, poco sviluppato; 1, sviluppato; 2, molto sviluppato.
28. Segmento dentario: posizione = 0, fino alla metà posteriore del cranio; 1, limitato alla metà anteriore del cranio.
29. Pterigoide, margine posteriore = 0, quasi orizzontale; 1, quasi verticale.
30. Cranio = 0, dolicocefalo ($I/L * 100 < 50$); 1, brachicefalo ($I/L * 100 > 50$).
31. Nasali: estremità rostrale = 0, stretta; 1, larga; 2, molto larga.
32. Nasali = 0, totalmente separati; 1, separati anteriormente; 2, fusi.
33. Nasali = 0, lunghi; 1, corti; 2, molto lunghi.
34. Inserzione per il corno nasale mediano = 0, assente; 1, presente.
35. Inserzione per il corno nasale mediano = 0, piccola; 1, sviluppata.
36. Doppia inserzione per i corni nasali = 0, assente; 1, presente.
37. Doppia inserzione per i corni nasali = 0, rigonfiamenti terminali; 1, cresta laterale.
38. Inserzione per il corno frontale = 0, assente; 1, presente.
39. Inserzione per il corno frontale = 0, piccola; 1, grande.

40. Orbite, proiezione laterale = 0, non proiettate; 1, proiettate.
41. Indice zigomatico (lunghezza massima arcata zigomatica/lunghezza massima dei frontali) = 0, basso ($I < 1,5$); 1, alto ($I \geq 1,5$).
42. Frontali-parietali = 0, cresta sagittale; 1, creste fronto-parietali poco separate; 2, creste molto separate.
43. Cresta occipitale = 0, concava; 1, diritta; 2, a forca.
44. Vomere = 0, acuto; 1, arrotondato.
45. Mascellare: margine anteriore del processo zigomatico mascellare = 0, progressivo; 1, brutale.
46. Squamoso, tubercolo articolare = 0, liscio; 1, alto.
47. Squamoso, profilo trasversale del tubercolo articolare = 0, diritto; 1, concavo.
48. Squamoso, foramen postglenoideo = 0, distante dal processo postglenoidale; 1, vicino al processo postglenoidale.
49. Squamoso, processo post-glenoidale = 0, piatto; 1, convesso; 2, a diedro.
50. Basioccipitale: foramen nervi hypoglossi = 0, al centro della fossa condiloidea; 1, spostato antero-esternamente.

51. Basioccipitale: cresta sagittale sul processo basilare = 0, assente; 1, presente.
52. Squamoso, incisura posteriore sul processo zigomatico = 0, assente; 1, presente.
53. Squamoso-occipitale, processo post-timpanico e processo paraoccipitale = 0, fusi; 1, distanti.
54. Squamoso, processo post-timpanico = 0, ben sviluppato; 1, poco sviluppato.
Antoine (2002) riporta un terzo stato per questo carattere, "gigantesque", che però è proprio di *Elasmotherium sibiricum*, taxon non incluso nella presente analisi.
55. Processo paraoccipitale = 0, ben sviluppato; 1, poco sviluppato.
56. Contorno della faccia occipitale = 0, a campana; 1, trapezoidale; 2, quadrata.
57. Foramen magnum, incisione dorsale = 0, assente; 1, presente.
58. Faccia occipitale: foramen magnum = 0, circolare; 1, subtriangolare.
59. Basioccipitale: lamina mediana sul condilo = 0, assente; 1, presente.
60. Basioccipitale: troncatura mediana sul condilo = 0, assente; 1, presente.
61. Basioccipitale: troncatura mediana sul condilo = 0, presente allo stadio giovanile; 1, presente allo stadio adulto.

CARATTERI MANDIBOLARI

62. Sinfisi = 0, rivolta fortemente all'insù; 1, rivolta all'insù; 2, quasi orizzontale.

63. Sinfisi = 0, snella; 1, massiccia; 2, molto massiccia.

64. Sinfisi, superficie ventrale = 0, piana o leggermente convessa; 1, concava.

Lo stato 0 del carattere includeva nella definizione originale solamente il termine "piana", ma in alcuni taxa inclusi nella presente analisi la sinfisi appare leggermente convessa (ad esempio in "*Stephanorhinus" megarhinus* della Val di Pugna, MSNAF).

65. Sinfisi, margine posteriore = 0, davanti al p2; 1, a livello di p2-p4.

66. Corpus mandibulae, incisura linguale = 0, presente; 1, assente.

67. Corpus mandibulae, incisura linguale = 0, ancora presente negli adulti; 1, presente solo negli individui giovanili.

68. Corpus mandibulae: bordo ventrale = 0, rettilineo; 1, convesso; 2, molto convesso.

69. Branca ascendente = 0, verticale; 1, inclinata in avanti; 2, inclinata all'indietro.

70. Branca ascendente, processo coronoideo = 0, ben sviluppato; 1, poco sviluppato.

71. Foramen mandibulare = 0, sotto il colletto della serie dentaria; 1, sopra il colletto della serie dentaria.

CARATTERI DENTARI

72. Serie lunghezza P3-P4/M1-M3 = 0, lunga (I P/M >50); 1, corta ($42 < I P/M \leq 50$); 2, molto corta ($I P/M \leq 42$).

73. Serie dentaria, pieghe dello smalto = 0, assenti; 1, deboli; 2, sviluppate; 3, intense.

74. Serie dentaria: cemento = 0, assente; 1, poco o variabile; 2, abbondante.

Lo stato di carattere "assente" è stato aggiunto ai due stati inizialmente descritti da Antoine (2002) in accordo con Deng et al. (2011).

75. Serie dentaria: corona = 0, bassa; 1, alta.

76. Serie dentaria: corona = 0, alta; 1, parzialmente ipsodonte; 2, sub-ipsodonte; 2, ipsodonte.

77. Serie dentaria: radici = 0, distinte; 1, unite; 2, fuse.

78. I1 = 0, presente; 1, assente.

79. I1 = 0, sviluppato; 1, ridotto.

La presenza del primo incisivo superiore è un carattere plesiomorfo ed è stata riscontrata in diversi taxa sotto forma di dente ben sviluppato. Tuttavia, in alcuni taxa il dente è regredito ma non scomparso del tutto, e conserva ancora la corona che fuoriesce dai premascellari (Fig. 58).

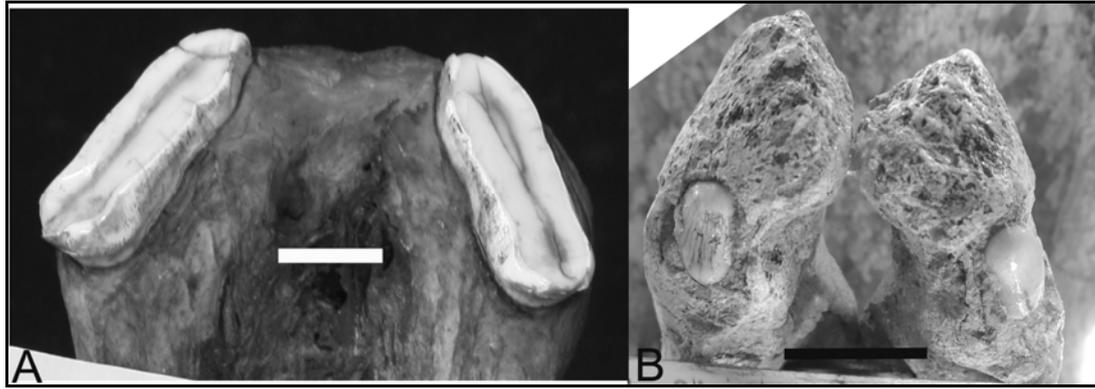


Fig. 58. Premascellare, visione ventrale. **A**, I1 sviluppato (stato 0), premascellare di *Rhinoceros unicornis* (ZSM Am416); **B**, I1 ridotto (stato1), premascellare di "*Stephanorhinus*" *pikermiensis* (NHMW 2009z-0085-0001). Scala = 2cm.

Fig. 58. Praemaxilla, ventral view. **A**, I1 well-developed (state 0), praemaxilla of *Rhinoceros unicornis* (ZSM Am416); **B**, I1 reduced (state 1), praemaxilla of "*Stephanorhinus*" *pikermiensis* (NHMW 2009z-0085-0001). Scale bar = 2cm.

80. I1, forma della corona = 0, a mandorla; 1, ovale; 2, a mezza luna.

81. I2 = 0, presente; 1, assente.

82. I3 = 0, presente; 1, assente.

83. C1 = 0, presente; 1, assente.

84. i1 = 0, presente; 1, assente.

85. i1, corona = 0, sviluppato, con un colletto pronunciato; 1, ridotto.

86. i2 = 0, presente; 1, assente.

87. i2 = 0, sviluppato; 1, ridotto.

La presenza del secondo incisivo inferiore è un carattere plesiomorfo. Tale dente può essere presente e ben sviluppato oppure presente e ridotto (Fig. 59).



Fig. 59. Corpus incisivi, visione dorsale. **A**, i2 sviluppato (stato 0), *Chilotherium persiae* (NHMW mar2134); **B**, i2 ridotto (stato 1), "*Stephanorhinus*" *pikermiense* (NHML M10150). Scala = 2cm.

Fig. 59. Incisor corpus, dorsal view. **A**, i2 well-developed (state 0), *Chilotherium persiae* (NHMW mar2134); **B**, i2 reduced (state 1), "*Stephanorhinus*" *pikermiense* (NHML M10150). Scale bar = 2cm.

88. i2, forma = 0, a incisivo; 1, a zanna.

89. i2, orientazione = 0, paralleli; 1, divergenti.

90. i3 = 0, presente; 1, assente.

91. c1 = 0, presente; 1, assente.

92. Premolari superiori, cingulum labiale = 0, sempre presente; 1, di solito presente; 2, di solito assente; 3, sempre assente.

93. P2-P4, crochet = 0, sempre assente; 1, di solito presente; 2, sempre presente.

94. P2-P4, crochet = 0, semplice o di solito semplice; 1, a volte multiplo o di solito multiplo.

95. P2-P4, costrizione del metalfo = 0, assente; 1, presente.

96. P2-P4, cingulum linguale = 0, sempre presente; 1, di solito presente; 2, di solito assente; 3, sempre assente.

97. P2-P4, cingulum linguale = 0, sempre presente; 1, assente.

98. P2-P4, postfossetta = 0, stretta; 1, ampia; 2 muro posteriore.

99. P2-P3, antecrochet = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, di solito presente.

100. P1 negli adulti = 0, presente; 1, assente.

A questo carattere erano stati attribuiti tre stati (Antoine, 2002). Deng et al. (2011) includono gli stati "a volte assente" e "sempre assente" nell'unico stato "assente".

101. P1, cingulum antero-linguale = 0, presente; 1, assente.

102. P2 = 0, presente; 1, assente.

103. P2, protocono e ipocono = 0, fusi; 1, ponte linguale; 2, separati; 3, muro linguale.

104. P2, metalfo = 0, ipocono posteriore al metacono; 1, trasverso; 2, ipocono anteriore al metacono.

105. P2, incisura linguale = 0, presente; 1, assente.
106. P2, protocono = 0, uguale o più sviluppato rispetto all'ipocono; 1, meno sviluppato dell'ipocono.
107. P2, protolofo = 0, presente; 1, assente.
108. P2, protolofo = 0, unito all'ectolofo; 1, interrotto.
109. P3-P4, mediofossetta = 0, sempre assente o rara; 1, di solito assente; 2, di solito presente; 3, sempre presente.
110. P3-P4, costrizione del protocono = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, di solito presente; 3, sempre presente.
111. P3-P4, protocono e ipocono = 0, fusi; 1, ponte linguale; 2, separati; 3, muro linguale.
112. P3-P4, metalofo = 0, trasverso; 1, ipocono posteriore al metacono; 2, ipocono anteriore al metacono.
113. P3, protolofo = 0, unito all'ectolofo; 1, interrotto.
114. P3, crista = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, di solito presente; 3, sempre presente.
115. P3, pseudometalofo = 0, sempre assente; 1, a volte presente.

116. P4, antecrochet = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, di solito presente; 3, sempre presente.
117. P4, ipocono e metacono = 0, uniti; 1, separati.
118. Molari superiori, cingulum labiale = 0, sempre presente; 1, di solito presente; 2, di solito assente; 3, sempre assente.
119. Molari superiori, antecrochet = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, di solito presente; 3, sempre presente.
120. Molari superiori, crochet = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, di solito presente; 3, sempre presente.
121. Molari superiori, crista = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, di solito presente; 3, sempre presente.
122. Molari superiori, mediofossetta = 0, sempre assente o rara; 1, di solito assente; 2, di solito presente.
123. Molari superiori, cingulum linguale = 0, sempre presente; 1, di solito presente; 2, di solito assente; 3, sempre assente.
124. M1-M2, costrizione del protocono = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, di solito presente; 3, sempre presente.

125. M1-M2, costrizione del protocono = 0, debole; 1, forte.
126. M1-M2, piega del paracono = 0, presente; 1, assente.
127. M1-M2, piega del paracono = 0, debole; 1, forte.
128. M1-M2, piega del metacono = 0, presente; 1, assente.
129. M1-M2, metastilo = 0, corto; 1, lungo.
130. M1-M2, metalofo = 0, lungo; 1, corto.
131. M1-M2, parte posteriore dell'ectolofo = 0, diritta; 1, concava.
132. M1-M2, cristella = 0, sempre assente; 1, di solito presente; 2, sempre presente.
133. M1-M2, cingulum posteriore = 0, continuo; 1, basso e ridotto.
134. M1, metalofo = 0, continuo; 1, ipocono isolato.
135. M1, antecrochet-ipocono = 0, sempre separati; 1, a volte uniti; 2, sempre uniti.
136. M1, postfossetta = 0, presente; 1, di solito assente.
137. M2, incisura linguale sull'ipocono = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, sempre presente.

138. M2, metalfo = 0, continuo; 1, ipocono isolato.

139. M2, mesostilo = 0, assente; 1, presente.

140. M2, mesostilo = 0, vago; 1, debole; 2, forte.

Lo stato di carattere "vago" è stato aggiunto agli originali due stati di carattere "debole" e "forte". Con il termine "vague" viene indicato un mesostilo appena visibile sul secondo molare superiore di alcune specie da Guérin (1980).

141. M2, antecrochet e ipocono = 0, separati; 1, uniti.

142. M3, ectolofa e metalfo = 0, distinti; 1, fusi (ectometalfo).

143. M3, forma = 0, quadrangolare; 1, triangolare.

144. M3, costrizione del protocono = 0, sempre assente; 1, di solito assente; 2, sempre presente.

145. M3, protocono = 0, trilobato; 1, dentellato.

146. M3, protolofa = 0, trasverso; 1, allungato lingualmente.

147. M3, incisura posteriore sull'ectometalfo = 0, presente; 1, assente.

148. Denti inferiori, trigonide = 0, angoloso; 1, arrotondato.

149. dp1/p1 negli adulti = 0, sempre presente; 1, di solito presente; 2 di solito assente.

CARATTERI CRANIALI E DENTARI ADDIZIONALI

150. Cranio, distanza dal bordo anteriore dei nasali all'orbita/dal bordo anteriore dell'orbita ai condili = 0, <75; 1, 75-90; 2, >90.

151. Sommità dell'inserzione del corno nasale = 0, arrotondata; 1, stretta.

152. Inserzione del corno nasale, cresta sagittale sulla sommità = 0, assente; 1, presente.

153. Molari superiori, coni linguali = 0, con rigonfiamento; 1, nessun rigonfiamento.

154. Molari superiori, topografia oclusale = 0, ectolofodonte; 1, plagiolofodonte.

155. Giunzione fra il bordo anteriore dei nasali e quello dei premascellari = 0, assente; 1, presente.

Il setto nasale può presentarsi occasionalmente ossificato anche in alcune specie non appartenenti ai generi *Stephanorhinus* e *Coelodonta*. Tuttavia tale ossificazione non interessa le aree più rostrali dell'incisura nasale e non si verifica mai la saldatura anteriore fra i premascellari ed i nasali (Fig. 60).

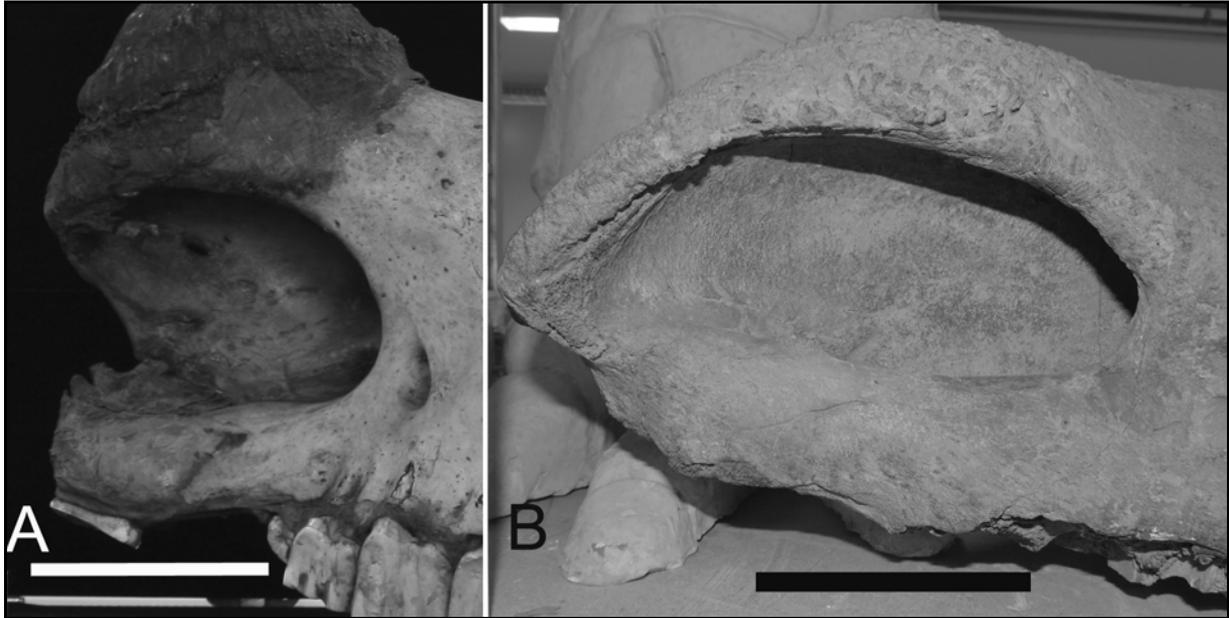


Fig. 60. Incisura nasale, visione laterale. **A**, tip dei nasali non uniti al tip dei mascellari (stato 0), *Rhinoceros unicornis* (ZSM Am416); **B**, tip dei nasali unito al tip dei premaxillari (stato 1), *Coelodonta antiquitatis* (HNHM v63.105). Scala = 10cm.

Fig. 60. Nasal notch, lateral view. A, nasal tip not joined with the tip of the praemaxilla (state 0), Rhinoceros unicornis (ZSM Am416); B, nasal tip joined with the tip of the praemaxilla (state 1), Coelodonta antiquitatis (HNHM v63.105). Scale bar = 10cm.

156. Basioccipitale: foramen ovale e foramen lacerato = 0, distinti; 1, fusi.

La fusione fra questi foramina (Fig. 61) è un carattere notato anche da Geraads & Spassov (2009) per distinguere gli aceratheri dai rinoceronti muniti di inserzioni per i corni. Il carattere non è codificabile per alcuni taxa a causa dello stato di conservazione degli esemplari.

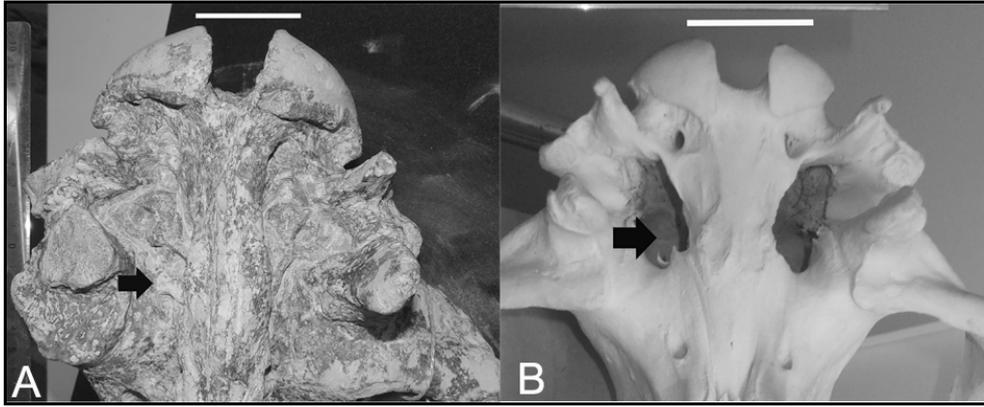


Fig. 61. Basicranio, visione ventrale. **A**, foramen ovale e foramen lacerato distinti (stato 0), *Hoploaceratherium tetradactylum* (MfN MbMa45485); **B**, foramen ovale e foramen lacerato fusi (stato 1), *Dicerorhinus sumatrensis* (NMB 10529). Scala = 5cm.

Fig. 61. Basicranium, ventral view. **A**, oval foramen and lacerated foramen distinct (state 0), *Hoploaceratherium tetradactylum* (MfN MbMa45485); **B**, oval foramen and lacerated foramen joined (state 1), *Dicerorhinus sumatrensis* (NMB 10529). Scale bar = 5cm.

RISULTATI ANALISI CLADISTICA

Analisi della parsimonia

Quattordici alberi sono stati ottenuti con l'analisi della parsimonia in PAUP 4b10 (Swofford, 2001), comando Heuristic search. La matrice dei caratteri utilizzata per l'analisi è riportata in Appendice 3.

L'albero di consenso stretto (Fig. 62) misura una lunghezza di 918 passi, l'Indice di Consistenza (CI) è di 0.23, l'Indice di Ritenzione (RI) è di 0.543 e l'Indice di Omoplasie (HI) è di 0.77. I valori di questi parametri calcolati per i singoli caratteri considerati sono riportati in Appendice 4.

Come notato da Antoine (2002) il basso valore del CI riflette l'importanza delle omoplasie, in parte spiegabili dal numero relativamente alto di taxa terminali inclusi nell'analisi. Infatti, più il numero di taxa è alto più le omoplasie saranno frequenti. Inoltre, il CI può variare in base alla posizione dei taxa considerati.

Il RI esprime la quantità di sinapomorfie potenziali effettivamente ritenute come sinapomorfie. Per valori di RI alti si hanno un numero maggiore di cambiamenti degli stati di carattere nei nodi interni dell'albero, mentre per valori di RI bassi il numero di cambiamenti maggiore è nei taxa terminali. Il valore ottenuto è un valore relativamente medio, pari a quello ottenute in altre analisi della famiglia.

In Figura 63 è riportato l'albero di consenso la cui topologia riflette il numero di osservazioni, maggiori al 50%, della posizione di alcuni nodi negli alberi ottenuti e risolti con una politomia nell'albero di consenso stretto (da qui in poi chiamato albero al 50% majority-rule).

I due alberi differiscono principalmente per la presenza, nell'albero di consenso stretto (Fig. 62), di una politomia all'interno dei Rhinocerotini (nodo 1); tale politomia è assente nell'albero del

consenso al 50% majority-rule dove nella stessa posizione è invece presente una divergenza fra il clade che raggruppa le specie filogeneticamente legate alle specie attuali africane e quello filogeneticamente legate alle specie attuali asiatiche (nodo 1).

L'analisi della stessa matrice in TNT comando Traditional Search (Goloboff et al., 2003) restituisce 14 alberi, il cui consenso stretto mostra una topologia simile all'albero di consenso ottenuto in PAUP (Fig. 64). Il supporto di Bremer (Dc) è stato calcolato per l'albero ottenuto in TNT ed i relativi valori sono riportati sui nodi dell'albero (Fig. 64).

Sia nel consenso ottenuto con PAUP che in quello ottenuto con TNT possono essere individuati i seguenti cladi maggiori:

- 1 - Clade Rhinocerotini (nodo 1);
- 2 - Clade Teleoceratini (nodo 2);
- 3 - Clade Aceratheriini (nodo 3);
- 4 - Clade Elasmotheriini (nodo 4).

In entrambi gli alberi di consenso, il clade Elasmotheriini diverge precocemente rispetto agli altri ed è ben supportato (Dc = 3). Teleoceratini (Dc = 4) è il sister group del clade Aceratheriini+Rhinocerotini (Dc = 2). Aceratheriini (Dc = 3) è il sister group del clade Rhinocerotini (Dc > 5).

Alcuni cladi minori possono essere individuati all'interno dei Rhinocerotini:

- il clade che include le specie del genere *Rhinoceros*: Rhinocerotina (nodo 5);
- il clade che include le specie del genere *Paradiceros*, *Diceros* e *Ceratotherium*: Dicerotina (nodo 6);
- il clade che include le specie del genere *Dihoplus*, *Stephanorhinus* e *Coelodonta*: Coelodontina (nodo 7).

La posizione di *Dicerorhinus sumatrensis* è ambigua in entrambi gli alberi, ma la specie è il sister taxon del clade Coelodontina nell'albero di consenso al 50% majority-rule.

Il clade minore formato dalle specie *Lartetotherium sansaniense* e *Gaioatherium browni* non è presente nel consenso ottenuto in TNT.

Le posizioni di "*Dicerorhinus*" *steinheimensis* e *Rusingaceros leakeyi* sono ambigue e solo nell'albero di consenso al 50% majority-rule mostrano rispettivamente una posizione basale ai cladi delle specie Euroasiatiche ed una posizione basale al clade Dicerotina.

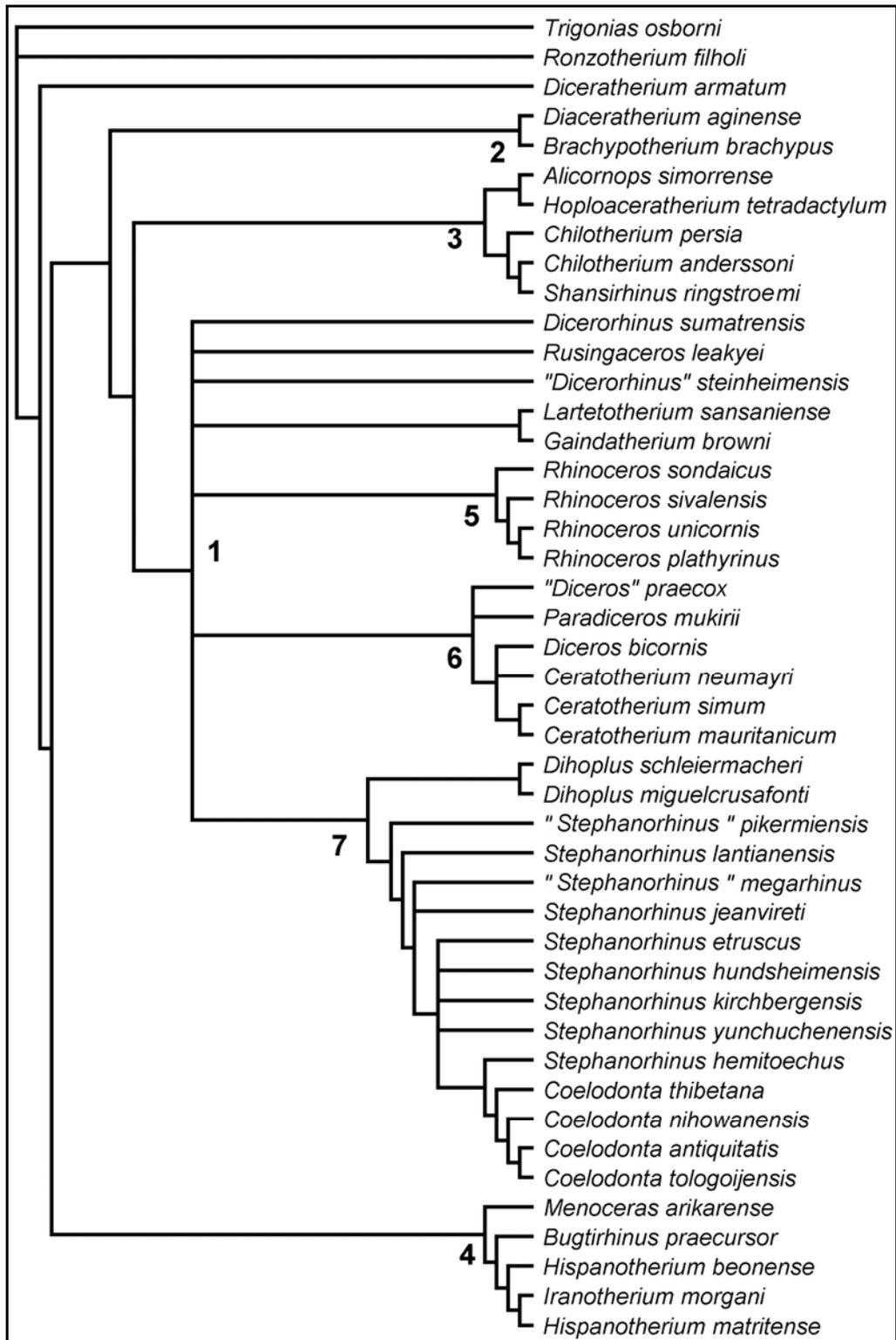


Fig. 62. Albero di consenso stretto ottenuto con l'analisi della parsimonia in PAUP. 1 = Rhinocerotini; 2 = Teleoceratini; 3 = Aceratheriini; 4 = Elasmotheriini; 5 = Rhinocerotina; 6 = Dicerotina; 7 = Coelodontina.

Fig. 62. Strict consensus tree obtained with Heuristic search in PAUP. 1 = Rhinocerotini; 2 = Teleoceratini; 3 = Aceratheriini; 4 = Elasmotheriini; 5 = Rhinocerotina; 6 = Dicerotina; 7 = Coelodontina.

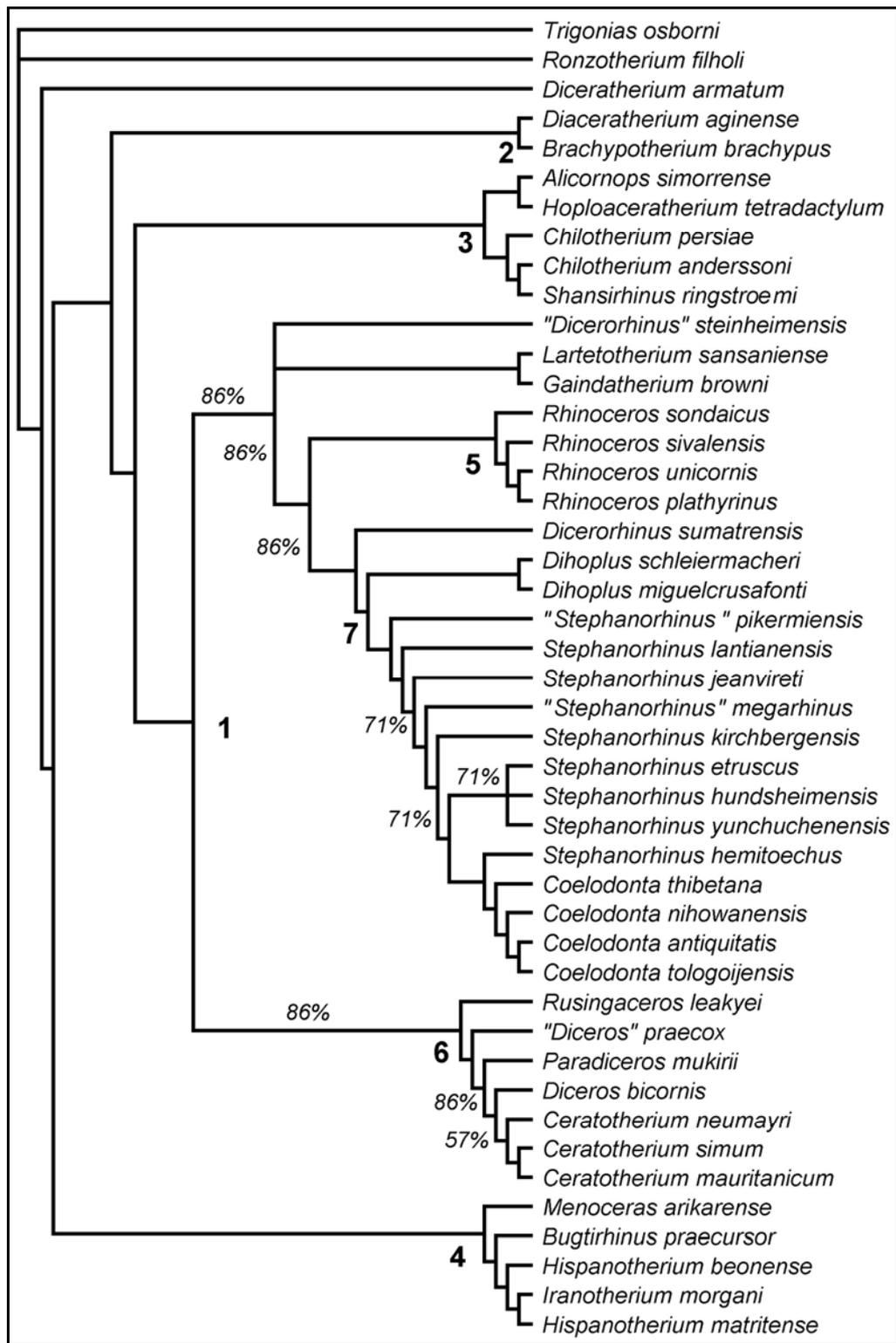


Fig. 63. Albero di consenso al 50% majority-rule ottenuto in PAUP. I valori inferiori al 100% delle osservazioni sono riportati sui rispettivi nodi. 1 = Rhinocerotini; 2 = Teleoceratini; 3 = Aceratheriini; 4 = Elasmotheriini; 5 = Rhinocerotina; 6 = Dicerotina; 7 = Coelodontina.

Fig. 63. 50% majority-rule tree obtained in PAUP. The values < 100% are reported on the nodes. 1 = Rhinocerotini; 2 = Teleoceratini; 3 = Aceratheriini; 4 = Elasmotheriini; 5 = Rhinocerotina; 6 = Dicerotina; 7 = Coelodontina.

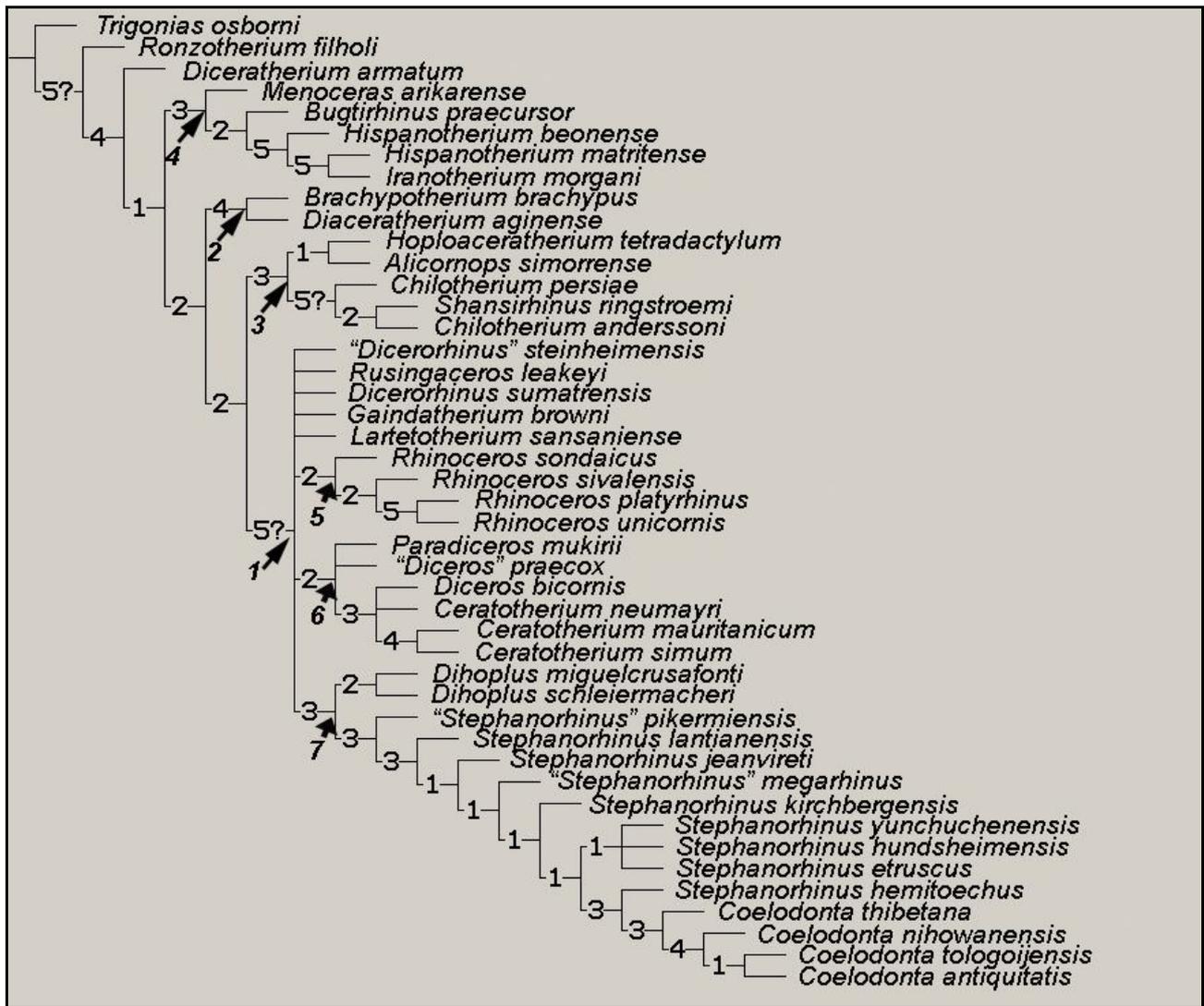


Fig. 64. Albero di consenso ottenuto con TNT e testato con il supporto di Bremer; i valori sono mostrati sui rispettivi rami. 1 = Rhinocerotini; 2 = Teleoceratini; 3 = Aceratheriini; 4 = Elasmotheriini; 5 = Rhinocerotina; 6 = Dicerotina; 7 = Coelodontina.

Fig. 64. Strict consensus tree obtained with TNT e testato con il supporto di Bremer (= decay value). The values of the Bremer support are showed on the branches. 1 = Rhinocerotini; 2 = Teleoceratini; 3 = Aceratheriini; 4 = Elasmotheriini; 5 = Rhinocerotina; 6 = Dicerotina; 7 = Coelodontina.

Nell'albero di consenso stretto in PAUP, il **nodo 1 (Rhinocerotini)** è supportato dalle seguenti sinapomorfie non ambigue:

- 2 profilo dorsale dei nasali arcuato;
- 3 bordo anteriore dei nasali anteriore o allo stesso livello di quello dei premaxillari;
- 31 nasali ampio nella parte rostrale;
- 32 nasali separati anteriormente;
- 34 inserzione per il corno nasale mediano presente;
- 38 inserzione per il corno frontale presente;
- 77 radici separate nei denti superiori ;
- 92 cingulum labiale sui premolari superiori sempre assente;
- 96 cingulum linguale su P2-P4 di solito presente;
- 97 cingulum linguale su P2-P4 ridotto;
- 98 postfossetta ampia su P2-P4;
- 118 cingulum labiale sui molari superiori sempre assente;
- 119 antecrochet sui molari superiori sempre assente (reversivo);
- 156 foramen ovale e foramen lacerato fusi.

Il **nodo 2 (Teleoceratini)** è supportato dalle seguenti sinapomorfie non ambigue:

- 49 processo postglenoidale sullo squamoso a forma di diedro;
- 55 processo paraoccipitale poco sviluppato;
- 63 sinfisi molto massiccia;
- 71 foramen mandibolare interno al di sotto del colletto della serie dentaria;
- 74 cemento assente sui denti (reversivo);
- 80 I1 a forma di mandorla (reversivo);
- 92 cingulum labiale sui molari di solito presente (reversivo);

131 parte posteriore dell'ectolofo su M1-M2 diritta (reversivo).

Il carattere 92 è reversivo, è condiviso con i Rhinocerotini ma ha un differente stato di carattere.

Il **nodo 3 (Aceratheriini)** è supportato da:

- 5 foramen infraorbitale sotto l'incisura nasale;
- 9 rapporto distanza incisura nasale-orbita/lunghezza del cranio < 17%;
- 41 rapporto ampiezza zigomatica/ampiezza frontali > 1.5;
- 89 i2 divergenti;
- 109 mediofossetta su P3-P4 di solito assente;
- 116 antecrochet su P4 di solito presente;
- 144 costrizione del protocono su M3 sempre presente.

Il **nodo 4 (Elasmotheriini)** è supportato da:

- 24 pseudo-meato uditivo esterno aperto (reversivo);
- 52 incisura posteriore sul processo zigomatico presente;
- 62 angolo sinfisi/bordo ventrale della mandibola ottuso (reversivo);
- 68 corpus mandibulae convesso;
- 80 I1 a mezza luna;
- 97 cingulum linguale su P2-P4 ridotto;
- 139 mesostilo su M2 assente.

Il carattere 80 è condiviso con il clade Teleoceratini ma ha un differente stato di carattere. Il carattere 97 è pienamente condiviso con i Rhinocerotini.

I **Rhinocerotina** (**nodo 5**) sono supportati da:

- 12 il contatto nasali/lacrimali è lungo (reversivo);
- 24 lo pseudo-meato uditivo esterno è chiuso;
- 29 il margine posteriore dello pterigoide è quasi verticale;
- 30 il cranio è brachicefalo;
- 38 l'inserzione per il corno frontale è assente;
- 41 il rapporto ampiezza zigomatica/ampiezza frontali è > 1.5 ;
- 66 l'incisura linguale sul corpus mandibulae è presente (reversivo);
- 69 il ramo verticale della mandibola è inclinato in avanti;
- 70 il processo coronoideo è poco sviluppato;
- 131 la parte posteriore dell'ectolofo in M1-M2 è diritta;
- 149 dp1/p1 è di solito presente.

Dicerorhinus sumatrensis è definito dalle seguenti autapomorfie:

- 10 setto nasale a volte ossificato;
- 12 contatto nasali/lacrimali lungo (reversivo);
- 20 sutura iugale/squamoso ruvida;
- 24 pseudo-meato uditivo esterno aperto (reversivo);
- 25 faccia occipitale inclinata in avanti (reversivo);
- 26 bordo ventrale del processo paraoccipitale quasi uguale a quello del postglenoidale;
- 43 cresta occipitale con bordo posteriore concavo (reversivo);
- 45 vomere arrotondato;
- 51 cresta sagittale sul processo basilare assente (reversivo);
- 62 angolo sinfisi/bordo ventrale della mandibola ottuso (reversivo);

- 70 processo coronoideo poco sviluppato;
- 95 costrizione sul metalofo di P2-P4 presente;
- 98 mediofossetta su P3-P4 di solito assente;
- 120 crochet sui molari di solito presente;
- 124 costrizione sul protocono in M1-M2 di solito presente (reversivo);
- 131 bordo posteriore dell'ectolofo su M1-M2 diritto (reversivo);
- 150 rapporto lunghezza dal bordo anteriore dei nasali all'orbita/dall'orbita ai condili

compresa fra 75 e 90.

I caratteri 12, 70 e 131 sono pienamente condivisi con i *Rhinocerotina*.

I ***Dicerotina*** (**nodo 6**) sono definiti da 9 sinapomorfie non ambigue:

- 24 pseudo-meato uditivo esterno aperto (reversivo);
- 45 vomere arrotondato;
- 62 angolo sinfisi/bordo ventrale della mandibola acuto (reversivo);
- 63 sinfisi snella;
- 68 corpus mandibulae convesso;
- 78 I1 assente;
- 84 i1 assente;
- 86 i2 assente;
- 124 costrizione sul protocono in M1-M2 di solito assente.

I caratteri 24 e 45 sono pienamente condivisi con *Dicerorhinus sumatrensis*.

I ***Coelodontina*** (**nodo 7**) sono definiti da 13 sinapomorfie non ambigue:

- 16 base anteriore del processo zigomatico alta;
- 32 ossa nasali fuse;
- 39 inserzione del corno frontale piccola;
- 70 processo coronoideo poco sviluppato;
- 74 cemento assente (reversivo);
- 75 corona alta;
- 95 costrizione sul metalofo in P2-P4 presente;
- 103 protocono e ipocono uniti da un ponte linguale sul P2;
- 104 ipocono trasverso al metacono su P2;
- 114 crista sul P3 di solito presente;
- 140 mesostilo incipiente su M2 (reversivo);
- 144 costrizione sul protocono di M3 di solito assente;
- 150 rapporto lunghezza dal bordo anteriore dei nasali all'orbita/dall'orbita ai condili

compresa fra 75 e 90.

I caratteri 70, 95 e 150 sono pienamente condivisi con *D. sumatrensis* e il carattere 70 è anche condiviso con i Rhinocerotina. Nessun carattere è condiviso con i Dicerotina.

In TNT i nodi corrispondenti ai cladi riscontrati sono supportati dalle stesse sinapomorfie non ambigue con qualche piccola differenza, lo stesso dicasi per le autapomorfie di *Dicerorhinus sumatrensis* (Tab. 2-9).

PAUP	TNT
2 profilo dorsale dei nasali arcuato;	2;
3 bordo anteriore dei nasali anteriore o allo stesso livello di quello dei premaxillari;	3; 31;
31 nasali ampio nella parte rostrale;	32;
32 nasali separati anteriormente;	34;
34 inserzione per il corno nasale mediano presente;	77; 92;
38 <i>inserzione per il corno frontale presente;</i>	96; 97;
77 radici separate nei denti superiori ;	98;
92 cingulum labiale sui premolari superiori sempre assente;	118; 119;
96 cingulum linguale su P2-P4 di solito presente;	148
97 cingulum linguale su P2-P4 ridotto;	156.
98 postfossetta ampia su P2-P4;	
118 cingulum labiale sui molari superiori sempre assente;	<i>trigonide arrotondato;</i>
119 antecrochet sui molari superiori sempre assente (reversivo);	
156 foramen ovale e foramen lacerato fusi.	

Tab. 2. Tabella comparativa delle sinapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano il clade Rhinocerotini. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 2. Comparison between the unambiguous synapomorphies of the tribe Rhinocerotini obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
49 processo postglenoidale sullo squamoso a forma di diedro;	49;
55 processo paraoccipitale poco sviluppato;	55;
63 sinfisi molto massiccia;	63;
71 foramen mandibolare interno al di sotto del colletto della serie dentaria;	71;
74 cemento assente sui denti (reversivo);	74;
80 I1 a forma di mandorla (reversivo);	80;
92 cingulum labiale sui molari di solito presente (reversivo);	92.
<i>131 parte posteriore dell'ectolofo su M1-M2 diritta (reversivo).</i>	

Tab. 3. Tabella comparativa delle sinapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano il clade Teleoceratini. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 3. Comparison between the unambiguous synapomorphies of the tribe Teleoceratini obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
5 foramen infraorbitale sotto l'incisura nasale;	5;
9 rapporto distanza incisura nasale-orbita/lunghezza del cranio < 17%;	9;
41 rapporto ampiezza zigomatica/ampiezza frontali > 1.5;	41;
89 i2 divergenti;	89;
109 mediofossetta su P3-P4 di solito assente;	109;
116 antecrochet su P4 di solito presente;	116;
144 costrizione del protocono su M3 sempre presente.	144.

Tab. 4. Tabella comparativa delle sinapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano il clade Aceratheriini. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 4. Comparison between the unambiguous synapomorphies of the tribe Aceratheriini obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
24 pseudo-meato uditivo esterno aperto (reversivo);	24;
52 incisura posteriore sul processo zigomatico presente;	52;
62 angolo sinfisi/bordo ventrale della mandibola ottuso (reversivo);	62;
68 corpus mandibulae convesso;	68;
80 I2 a mezza luna;	80;
97 cingulum linguale su P2-P4 ridotto;	97;
139 mesostilo su M2 assente.	130 <i>metalofa su M1-M2 corto;</i> 139.

Tab. 5. Tabella comparativa delle sinapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano il clade Elasmotheriini. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 5. Comparison between the unambiguous synapomorphies of the tribe Elasmotheriini obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
12 il contatto nasali/lacrimali è lungo (reversivo);	8 <i>incisura nasale a forma di U;</i>
24 lo pseudo-meato uditivo esterno è chiuso;	12;
29 il margine posteriore dello pterigoide è quasi verticale;	24;
30 <i>il cranio è brachicefalo;</i>	29;
38 <i>l'inserzione per il corno frontale è assente;</i>	41;
41 il rapporto ampiezza zigomatica/ampiezza frontali è > 1.5;	66;
66 l'incisura linguale sul corpus mandibulae è presente (reversivo);	69;
69 il ramo verticale della mandibola è inclinato in avanti;	70;
70 <i>il processo coronoideo è poco sviluppato;</i>	130 <i>metalofa corto su M1-M2;</i>
131 <i>la parte posteriore dell'ectolofa in M1-M2 è diritta;</i>	149.
149 dp1/p1 di solito presente.	

Tab. 6. Tabella comparativa delle sinapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano il clade Rhinocerotina. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 6. Comparison between the unambiguous synapomorphies of the subtribe Rhinocerotina obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
10 setto nasale a volte ossificato;	10;
12 contatto nasali/lacrimali lungo (reversivo);	12; 20;
20 sutura iugale/squamoso ruvida;	24;
24 pseudo-meato uditivo esterno aperto (reversivo);	25; 26;
25 faccia occipitale inclinata in avanti (reversivo);	43;
26 bordo ventrale del processo paraoccipitale quasi uguale a quello del postglenoidale;	45; 51;
43 cresta occipitale con bordo posteriore concavo (reversivo);	62; 70;
45 vomere arrotondato;	95;
51 cresta sagittale sul processo basilare assente (reversivo);	<i>108 protofo interrotto su P2;</i> 109;
62 angolo sinfisi/bordo ventrale della mandibola ottuso (reversivo);	120; 124;
70 processo coronoideo poco sviluppato;	<i>130 metalofo corto su M1-M2;</i>
95 costrizione sul metalofo di P2-P4 presente;	<i>139 mesostilo presente su M2;</i> 150.
109 mediofossetta di solito assente su P3-P4;	
120 crochet sui molari di solito presente;	
124 costrizione sul protocono in M1-M2 di solito presente (reversivo);	
<i>131 bordo posteriore dell'ectolofo su M1-M2 diritto (reversivo);</i>	
150 rapporto lunghezza dal bordo anteriore dei nasali all'orbita/dall'orbita ai condili compresa fra 75 e 90.	

Tab. 7. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Dicerorhinus sumatrensis*. In corsivo le autapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 7. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Dicerorhinus sumatrensis obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
24 pseudo-meato uditivo esterno aperto (reversivo);	24;
45 vomere arrotondato;	45;
62 angolo sinfisi/bordo ventrale della mandibola acuto (reversivo);	62;
63 sinfisi snella;	63;
68 corpus mandibulae convesso;	68;
78 I1 assente;	78;
84 i1 assente;	84;
86 i2 assente;	86;
124 costrizione sul protocono in M1-M2 di solito assente.	124;
	<i>130 metalofo corto su M1-M2;</i>
	<i>148 trigonide angoloso.</i>

Tab. 8. Tabella comparativa delle sinapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano il clade Dicerotina. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 8. Comparison between the unambiguous synapomorphies of the subtribe Dicerotina obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
16 base anteriore del processo zigomatico alta;	8 <i>incisura nasale a forma di U;</i>
32 ossa nasali fuse;	16;
39 inserzione del corno frontale piccola;	32;
70 processo coronoideo poco sviluppato;	39;
74 cemento assente (reversivo);	70;
75 corona alta;	74;
95 costrizione sul metalofo in P2-P4 presente;	75;
103 protocono e ipocono uniti da un ponte linguale sul P2;	95;
104 ipocono trasverso al metacono su P2;	103;
114 crista sul P3 di solito presente;	104;
140 mesostilo incipiente su M2 (reversivo);	114;
144 costrizione sul protocono di M3 di solito assente;	130 <i>metalofo corto su M1-M2;</i>
150 rapporto lunghezza dal bordo anteriore dei nasali all'orbita/dall'orbita ai condili compresa fra 75 e 90.	139 <i>mesostilo presente su M2;</i>
	140;
	144;
	150.

Tab. 9. Tabella comparativa delle sinapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano il clade Coelodontina. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 9. Comparison between the unambiguous synapomorphies of the subtribe Coelodontina obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

I caratteri aggiuntivi riscontrati nelle liste delle sinapomorfie non ambigue in TNT tendono ad essere condivisi in più cladi. Il carattere 130 compare negli Elasmotheriini, nei Rhinocerotina, in *Dicerorhinus sumatrensis*, nei Dicerotina e nei Coelodontina. Il carattere è stato probabilmente acquisito indipendentemente negli Elasmotheriini e nei Rhinocerotini. All'interno di quest'ultima tribù il carattere è presente in cladi differenti. Il carattere 8 è condiviso fra Rhinocerotina e Coelodontina; il carattere 139 fra Coelodontina e *Dicerorhinus sumatrensis*.