

Analisi Bayesiana

L'analisi Bayesiana è stata effettuata tramite MrBayes considerando 5000000 di generazioni, campionando topologie ogni 1000 generazioni e ottenendo 10000 alberi da cui è stato ottenuto l'albero di consenso (Fig. 65). I valori con probabilità a posteriori < 0.5 devono essere considerati come politomie; i nodi con valori di probabilità a posteriori > 0.95 sono invece molto ben supportati.



Fig. 65. Albero filogenetico ottenuto con analisi Bayesiana. 1 = Rhinocerotini; 2 = Teleoceratini; 3 = Aceratheriini; 4 = Elasmotheriini; 5 = Rhinocerotina; 6 = Dicerotina; 7 = Coelodontina?. La freccia indica la posizione di *Dicerorhinus sumatrensis*.

Fig. 65. Phylogenetic tree obtained in Bayesian analysis. 1 = Rhinocerotini; 2 = Teleoceratini; 3 = Aceratheriini; 4 = Elasmotheriini; 5 = Rhinocerotina; 6 = Dicerotina; 7 = Coelodontina?. The arrow indicates the position of *Dicerorhinus sumatrensis*.

Nell'albero ottenuto con l'analisi Bayesiana i cladi riscontrati nell'analisi della parsimonia sono parzialmente confermati:

1. Il nodo (4) che supporta il clade degli Elasmotheriini è molto ben supportato da un valore pari a 0.95, ma il genere *Hispanotherium* è parafiletico;
2. Il clade dei Teleoceratini (nodo 2) ha un valore < 0.5 e non è ben supportato;
3. Il clade degli Aceratheriini (nodo 3) è ben supportato da un valore pari a 0.9, ma il genere *Chilotherium* è parafiletico;
4. Il clade dei Rhinocerotini è molto ben supportato da un valore pari ad 1;
5. Il clade minore che include *Lartetotherium* e *Gaiotherium* è poco supportato (pp = 0.52);
6. Il clade minore costituito da *Rhinoceros unicornis* e *Rhinoceros platyrhinus* è ben supportato (pp = 1), ma il genere è parafiletico;
7. *Dicerorhinus sumatrensis* è supportato da un nodo con pp = 0.97;
8. Il clade che include le specie attribuite alla sottotribù Coelodontina (nodo 7) è supportato da un nodo con pp = 0.98;
9. Il clade minore costituito da *Dihoplus schleiermachi*, *Dihoplus miguelcrusafonti* e *Rusingaceros leakeyi* è supportato da un nodo con pp = 0.76;
10. "*Stephanorhinus*" *pikermiensis* e "*Stephanorhinus*" *megarhinus* sono supportati da nodi con pp > 0.8 ;
11. Il clade che include le specie attribuite ai generi *Paradiceros*, *Diceros* e *Ceratotherium* (Dicerotina: nodo 6) è ben supportato da un valore pari a 0.99;

12. Il clade minore che include le specie del genere *Coelodonta*, *Stephanorhinus hemitoechus* e *Stephanorhinus kirchbergensis* è supportato da un valore di $pp = 0.6$;
13. Le specie incluse nel genere *Stephanorhinus* non incluse nel clade del punto 12 sono supportate da valori di $pp < 0.5$ e rappresentano quindi delle politomie.
14. Il genere *Stephanorhinus* è parafiletico.

Le similitudini con gli alberi di consenso ottenuti con l'analisi della parsimonia sono le seguenti:

1. La sottotribù degli Elasmotheriini è un clade monofiletico ben supportato;
2. La sottotribù Aceratheriini è un clade monofiletico ben supportato;
3. Aceratheriini è il sister group della sottotribù Rhinocerotini;
4. La sottotribù Rhinocerotini è un clade monofiletico ben supportato;
5. Il clade minore costituito da *Lartetotherium* e *Gaindatherium* è un clade ben definito e relativamente supportato (consenso in PAUP);
6. "*Dicerorhinus*" *steinheimensis* è un taxon basale e non è filogeneticamente vicino alla specie attuale *D. sumatrensis* (consenso 50% majority-rule in PAUP);
7. *Rhinoceros unicornis* e *Rhinoceros platyrhinus* formano un clade che è il sister group di *Rhinoceros sondaicus* ed i restanti taxa;
8. *Dicerorhinus sumatrensis* non è il sister taxon dei Rhinocerotina sia nell'albero di parsimonia in PAUP che in TNT, ma la sua posizione è simile a quella ottenuta nell'albero di consenso al 50% majority-rule in PAUP;
9. Il nodo 7, che nell'albero della parsimonia corrisponde ai Coelodontina, è ben supportato ma include il clade Dicerotina;
10. I Dicerotina costituiscono un clade monofiletico molto ben supportato.

11. Il genere *Stephanorhinus* è caratterizzato dalla presenza di una politomia ed è parafiletico;
12. *Stephanorhinus hemitoechus* è il sister taxon del clade costituito dalle specie del genere *Coelodonta*;
13. Il genere *Ceratotherium* è parafiletico.

Le maggiori differenze con gli alberi ottenuti con l'analisi della parsimonia sono le seguenti:

1. Il basso supporto del nodo che include le specie della tribù Teleoceratina;
2. Rhinocerotina non forma un clade, come negli alberi di consenso della parsimonia, e il genere *Rhinoceros* è parafiletico;
3. La posizione di *Dicerorhinus sumatrensis* coincide con la monofilia dei rinoceronti bicorni (non supportata nell'analisi della parsimonia);
4. La presenza di un clade minore ben supportato e costituito dalle specie *Dihoplus schleiermachersi*, *Dihoplus miguelcrusafonti* e *Rusingaceros leakeyi*;
5. "*S.*" *pikermiensis* e "*S.*" *megarhinus* sono su nodi ben supportati e non sono posizionati fra le specie del genere *Stephanorhinus* ma compaiono come taxa basali in successione all'interno dello stesso clade;
6. Generi appartenenti al gruppo Dicerotina sono inclusi fra generi appartenenti al gruppo dei Coelodontina;
7. Dicerotina (nodo 6) è sister taxon di *S. lantianensis*, ma il nodo su cui è posizionata questa specie non è ben supportato;
8. Il clade Coelodontina così come riscontrato nell'analisi con parsimonia non è supportato, e fra le specie in esso incluse solo quelle del genere *Coelodonta* insieme a *S. kirchbergensis* e *S. hemitoechus* formano un gruppo ben supportato.

Il clade Dicerotina è molto ben supportato, ma la posizione nell'albero ottenuto con analisi Bayesiana è difficilmente giustificabile a livello paleobiogeografico e stratigrafico nonché non è supportato dalle recenti analisi molecolari (vedi Willerslev et al., 2009). Tuttavia è probabile che l'inserimento di altri taxa fossili nell'analisi permetta una maggiore risoluzione dell'albero spostando la divergenza del clade Dicerotina rispetto al gruppo *Dicerorhinus*-*Coelodonta*.

L'inclusione di *Rusingaceros* all'interno del clade costituito da *Dihoplus schleiermachersi* e *Di. miguelcrusafonti* potrebbe essere supportata da alcune similitudini morfologiche fra *R. leakeyi* e *Di. schleiermachersi*. Tuttavia la distribuzione geografica e stratigrafica di questi taxa non supporterebbe tale ipotesi.

La parafilia del genere *Stephanorhinus* è stata riscontrata anche nell'analisi della parsimonia. La politomia riscontrata nell'analisi della parsimonia include *S. etruscus*, *S. yunchuchenensis*, *S. hundsheimensis*, eventualmente *S. kirchbergensis*, e il clade con *S. hemitoechus* e *Coelodonta*, mentre nell'analisi Bayesiana, tutte le specie del genere sono incluse nella politomia. La risoluzione dei rapporti interspecifici in questo genere sembra al momento lontana.

COMPARAZIONE CON CLADOGRAMMI PRECEDENTI

Di seguito viene riportata una serie di comparazioni con i più importanti cladogrammi presenti in letteratura inerenti la filogenesi del gruppo in esame. Le comparazioni risultano comunque relativamente limitate in quanto nel solo caso del cladogramma proposto da Deng et al. (2011) è presente un numero di specie sufficientemente ampio appartenente al taxon in esame, mentre altre analisi il numero di specie è limitato a quelle attualmente viventi e qualche specie fossile.

Fra i cladogrammi discussi nella comparazione, solamente quelli riportati da Cerdeño (1995), Antoine (2002) e Deng et al. (2011) risultano completamente informatizzati. In nessun caso precedente è stata mai condotta un'analisi Bayesiana.

Comparazione con il cladogramma di Guérin (1982)

Il cladogramma proposto da Guérin (1982: fig. 2) non è basato su caratteri informatizzati. Nel cladogramma sono rappresentati anche Aceratheriinae e Teleoceratinae che sembrerebbero formare un clade fratello a quello dei (Dicerorhininae (Rhinocerotinae, Dicerotinae)) (Fig. 66). All'interno dei Dicerorhininae, la specie attuale *Dicerorhinus sumatrensis* rappresenterebbe il sister taxon del clade (*Dicerorhinus (Coelodonta)*) che include le specie Plio-Pleistoceniche dell'Europa. Rhinocerotinae e Dicerotinae sarebbero gruppi fratelli. All'interno dei Dicerotinae, *Diceros bicornis* è il sister taxon del clade (*Ceratotherium praecox, Ceratotherium simum*). Secondo Guérin (1982), *C. simum* sarebbe diretto discendente di *C. praecox*. *Diceros* gr. *pachygnatus* è il sister taxon del clade (*Diceros bicornis, Ceratotherium*), mentre *Paradiceros* è il sister taxon del clade (*Diceros* gr. *pachygnatus (Diceros bicornis, Ceratotherium)*) (Fig. 66). Guérin (1982) include *Lartetotherium*

sansaniense e "*Dicerorhinus*" *steinheimensis* all'interno dei Dicerorhininae e li assegna al genere *Dicerorhinus* (Fig. 66).

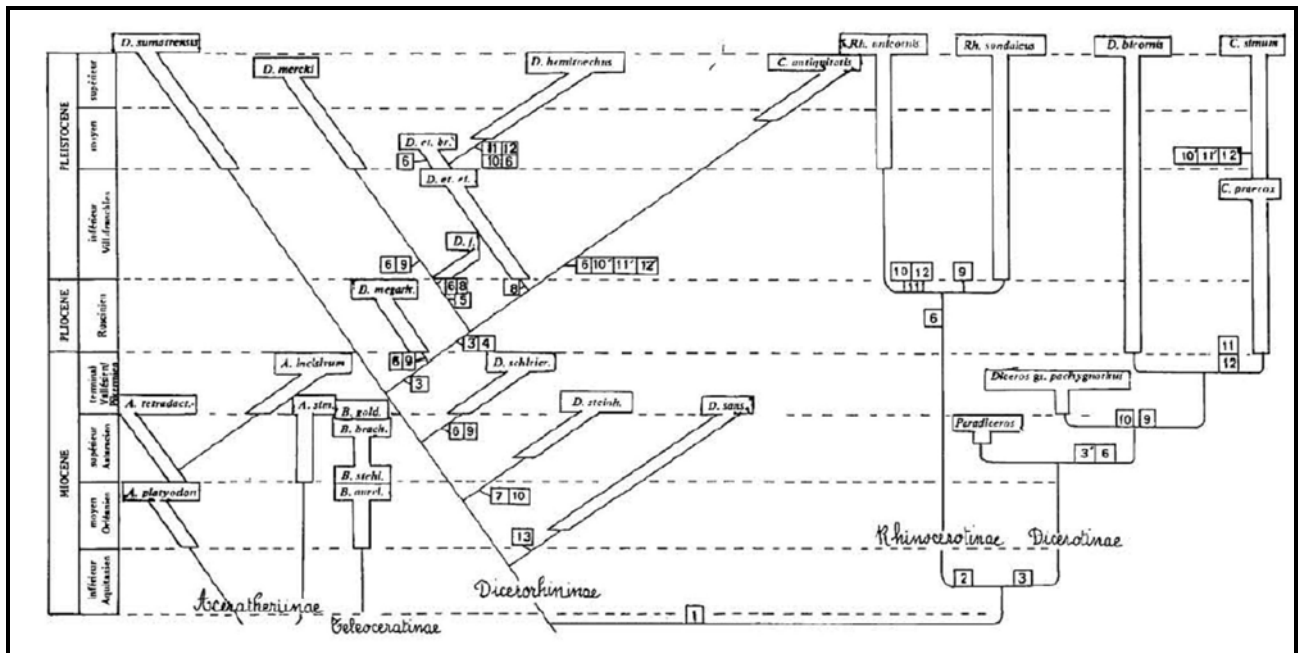


Fig. 66. Cladogramma proposto da Guérin (1982).

Fig. 66. Cladogram proposed by Guérin (1982).

In accordo con quanto proposto da Guérin (1982), l'analisi condotta in questo lavoro rivela che *Dicerorhinus sumatrensis* è il sister taxon del clade Coelodontina (analisi Bayesiana e in parte parsimonia). Il sister group di questo clade sono però i Rhinocerotina, e questo clade maggiore è il sister group dei Dicerotina. Inoltre, la specie "*Diceros*" *praecox* risulta essere il sister taxon del clade (*Diceros*, *Ceratotherium*) insieme a *Paradiceros mukirii* (analisi parsimonia e analisi Bayesiana). "*Dicerorhinus*" *steinheimensis* è un taxon basale nel clade Rhinocerotini (analisi parsimonia).

In accordo con il cladogramma proposto da Guèrin (1982), il clade rappresentato dalle specie Plio-Pleistoceniche dell'Eurasia incluse nel genere *Stephanorhinus* è gruppo fratello di quello del genere *Coelodonta*. Il genere *Stephanorhinus*, però, risulta essere un genere parafiletico.

Comparazione con il cladogramma di Groves (1983)

Secondo il cladogramma di Groves (1983: fig. 11) i generi *Diceros* e *Ceratotherium* formerebbero un clade fratello al quello composto da (*Lartetotherium* (*Dicerorhinus* ((*Stephanorhinus*, *Coelodonta*) ((*Punjabitherium*, *Gaindatherium*) (*Rhinoceros*)))) (Fig. 67). *Stephanorhinus* è il sister taxon di *Coelodonta*, *Punjabitherium* è il sister taxon di *Gaindatherium* (Fig. 67).

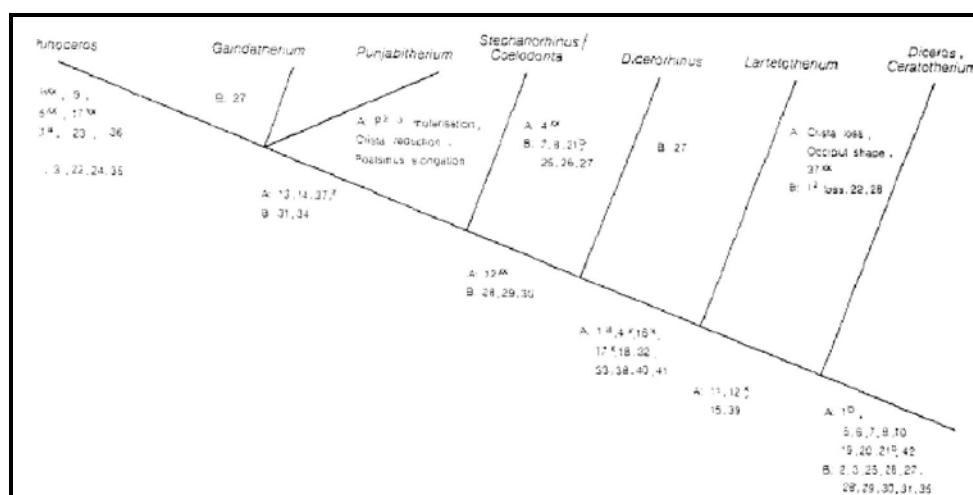


Fig. 67. Cladogramma proposto da Groves (1983).

Fig. 67. Cladogram proposed by Groves (1983).

Nei cladogrammi ottenuti in questo lavoro, *Diceros* e *Ceratotherium* formano un clade insieme alle altre specie incluse nei Dicerotina che risulta essere il sister group del clade composto dalle specie Euroasiatiche. Come nel cladogramma di Groves (1983), *Stephanorhinus* e *Coelodonta* sono gruppi fratelli, e il sister taxon di questo gruppo è *Dicerorhinus*. Contrariamente a Groves (1983), *Gaindatherium* risulta essere il sister taxon di *Lartetotherium*, mentre la specie *Rhinoceros platyrhinus* (= *Punjabitherium platyrhinum*) è il sister taxon di *Rhinoceros unicornis*.

Comparazione con il cladogramma di Prothero et al. (1986)

In Prothero et al. (1986: fig. 4) il clade dei Rhinocerotini forma un gruppo costituito dai generi *Lartetotherium*, *Dicerorhinus*, *Elasmotherium*, *Coelodonta*, *Stephanorhinus*, *Gaindatherium*, *Punjabitherium*, *Rhinoceros*, *Diceros* e *Ceratotherium* (Fig. 68). *Diceros* e *Ceratotherium* sono taxa fratelli (Dicerotina) e sono il sister group del clade costituito dagli altri generi (Fig. 68). Una tricotomia è costituita da *Gaindatherium*, *Punjabitherium* e *Rhinoceros* (Fig. 68). Questo clade è il sister group del clade formato da *Stephanorhinus* e *Coelodonta*. *Elasmotherium* è il sister taxon di questi due cladi, preceduto dalle divergenze che isolano *Dicerorhinus* e *Lartetotherium* (Fig. 68).

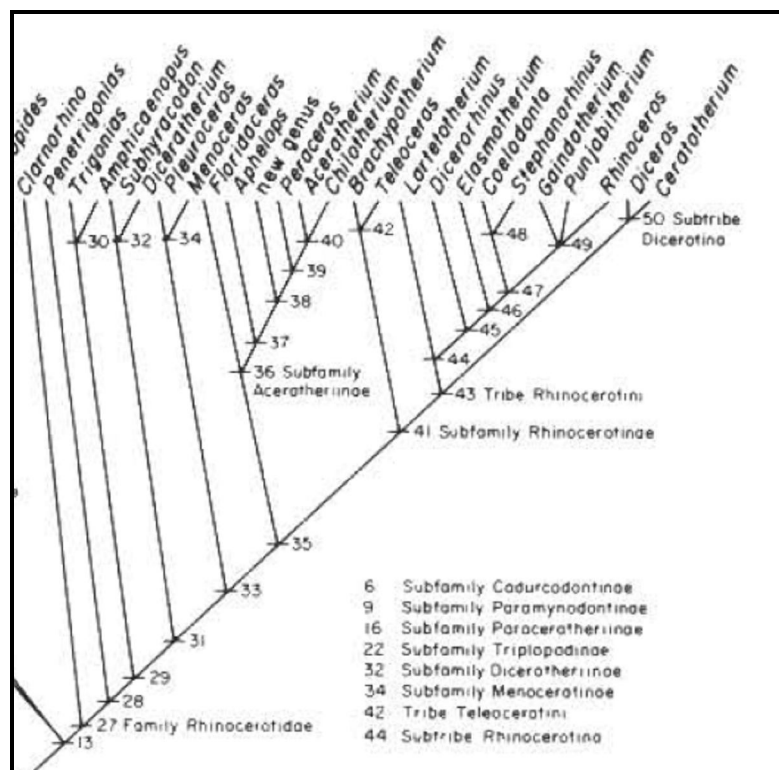


Fig. 68. Cladogramma proposto da Prothero et al. (1986) per la famiglia Rhinocerotidae.

Fig. 68. Cladogram proposed by Prothero et al. (1986) for the family Rhinocerotidae.

Nei cladogrammi ottenuti in questo lavoro, *Dicerorhinus* è il sister taxon dei Coelodontina che non includono il genere *Gaindatherium*. Quest'ultimo è il sister taxon di *Lartetotherium* (analisi

Bayesiana e in parte parsimonia); i due generi formano un clade minore all'interno dei Rhinocerotini. In accordo con Prothero et al. (1986) *Diceros* e *Ceratotherium* sono taxa fratelli, ma sono inclusi in un clade (Dicerotina) che è il sister group del clade composto dalle specie Euroasiatiche. Il genere *Ceratotherium*, però, è parafiletico nei risultati dell'analisi Bayesiana, TNT e alcune opzioni di PAUP. *Stephanorhinus* e *Coelodonta* sono fra loro relazionati, ma il genere *Stephanorhinus* è parafiletico. Il genere *Elasmotherium* non è incluso nell'analisi, ma gli elasmotheri formano un gruppo monofiletico che diverge precocemente in tutti i cladogrammi ottenuti.

Comparazione con il cladogramma di Cerdeño (1995)

Il cladogramma riportato da Cerdeño (1995: fig. 2) è un cladogramma a livello generico. Secondo Cerdeño (1995) il clade degli aceratheri (Aceratheriinae) è il sister group dei Rhinocerotinae (Fig. 69). *Stephanorhinus* è il sister taxon di *Coelodonta*, mentre il sister group di questo clade è quello composto dagli elasmotheri (*Elasmotherium*, *Ninxiatherium*) (Fig. 69). Il clade (*Paradiceros* (*Ceratotherium*, *Diceros*)) è il sister group del clade composto dai due precedenti. *Punjabitherium* è il sister taxon di *Rhinoceros* e *Dicerorhinus* è il sister taxon di questo clade (Fig. 69). Il clade formato dagli elasmotheri (*Iranotherium* ("*Begertherium*", *Hispanotherium*, "*Beliajevina*") è il sister group del clade formato dai gruppi precedenti. *Lartetotherium* è il sister taxon di questo grande gruppo, preceduto nel cladogramma dalle divergenze che separano *Lartetotherium schleiermachi* e *Gaindatherium*.

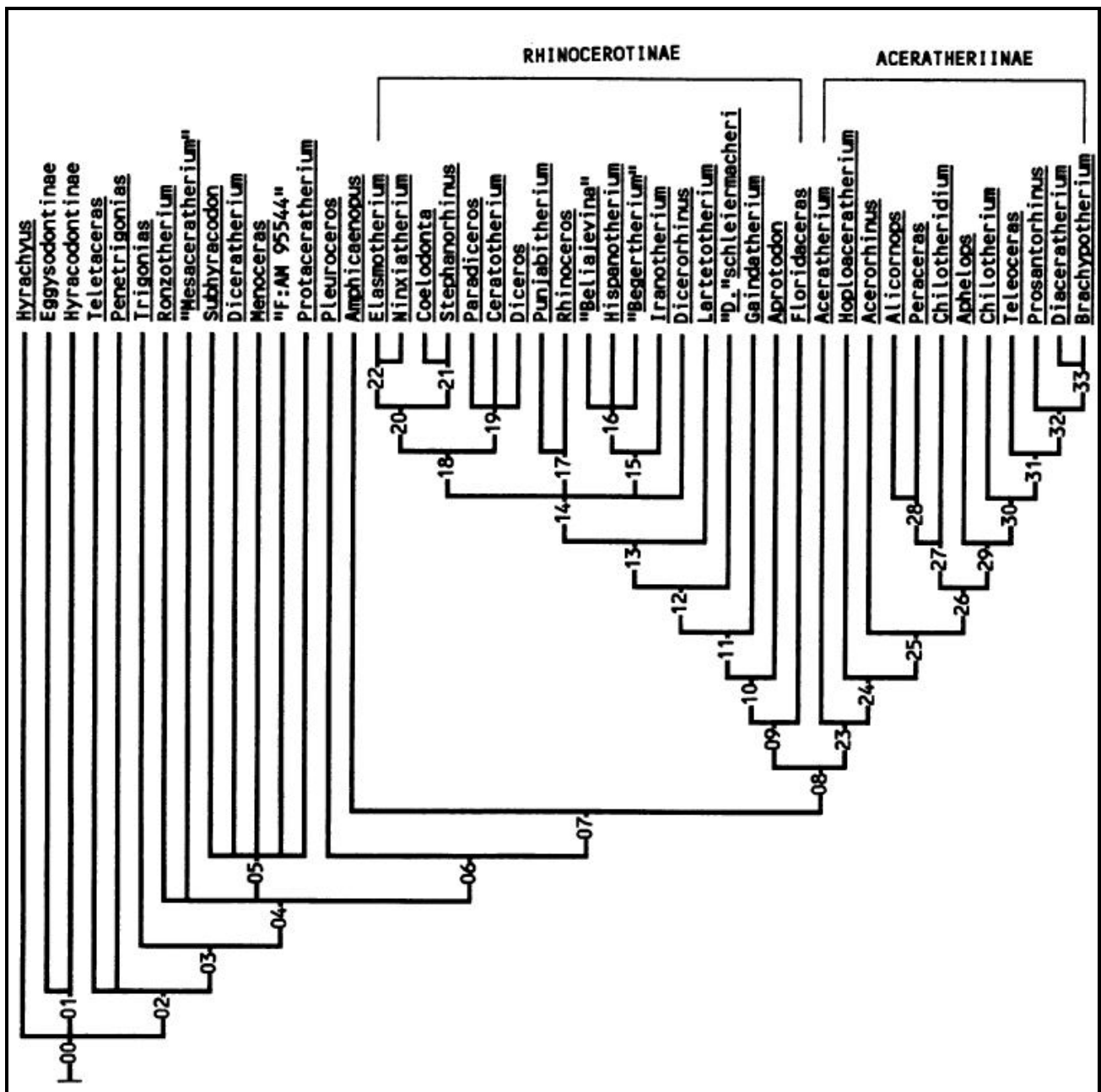


Fig. 69. Albero di consenso ottenuto da Cerdeño (1995).
 Fig. 69. Strict consensus tree obtained by Cerdeño (1995).

In accordo con Cerdeño (1995), *Rhinoceros platyrhinus* (= *Punjabitherium platyrhinum*) è il sister taxon di *Rhinoceros unicornis*, ma *Dicerorhinus* non è il sister taxon dei Rhinocerotina. *Lartetotherium sansaniense* è però il sister taxon di *Gaidatherium browni* e questo clade è il sister group del clade formato da tutti gli altri taxa Euroasiatici. Come in Cerdeño (1995) il clade monofiletico degli aceratheri è il sister group dei Rhinocerotini, ma nei cladogrammi ottenuti in

questo lavoro gli elasmotheri formano un clade monofiletico e non sono inclusi fra i Rhinocerotini. In accordo con Cerdeño (1995) *Paradiceros* è il sister taxon del clade composto da (*Diceros*, *Ceratotherium*). Contrariamente a quanto riportato da Cerdeño (1995), la specie *Dihoplus schleiermachersi* è sister taxon di *Dihoplus miguelcrusafonti*.

Anche in questo caso, *Stephanorhinus* e *Coelodonta* sono gruppi fratelli come riportato in Cerdeño (1995).

Comparazione con il cladogramma di Antoine (2002)

I Rhinocerotini inclusi nel lavoro di Antoine (2002: fig. 306) sono rappresentati dalle sole specie vivente e dalla specie fossile *Coelodonta antiquitatis*. *Diceros bicornis* e *Ceratotherium simum* sono taxa fratelli e *Coelodonta antiquitatis* è il sister taxon di questo clade (Fig. 70). *Dicerorhinus sumatrensis* è il sister taxon del clade (*Coelodonta antiquitatis* (*Diceros bicornis*, *Ceratotherium simum*)). *Rhinoceros sondaicus* e *Rhinoceros unicornis* sono taxa fratelli e questo clade è il sister group del precedente (Fig. 70). I Teleoceratina sono il sister group dei Rhinocerotina secondo Antoine (2002), ma l'autore non ha incluso nessun aceratherio *sensu stricto* nell'analisi. Il taxon dei Rhinocerotina (Nodo 8 nel cladogramma di fig. 306) è supportato da 17 sinapomorfie; 11 di queste interessano il cranio e i denti superiori (esclusi i decidui).

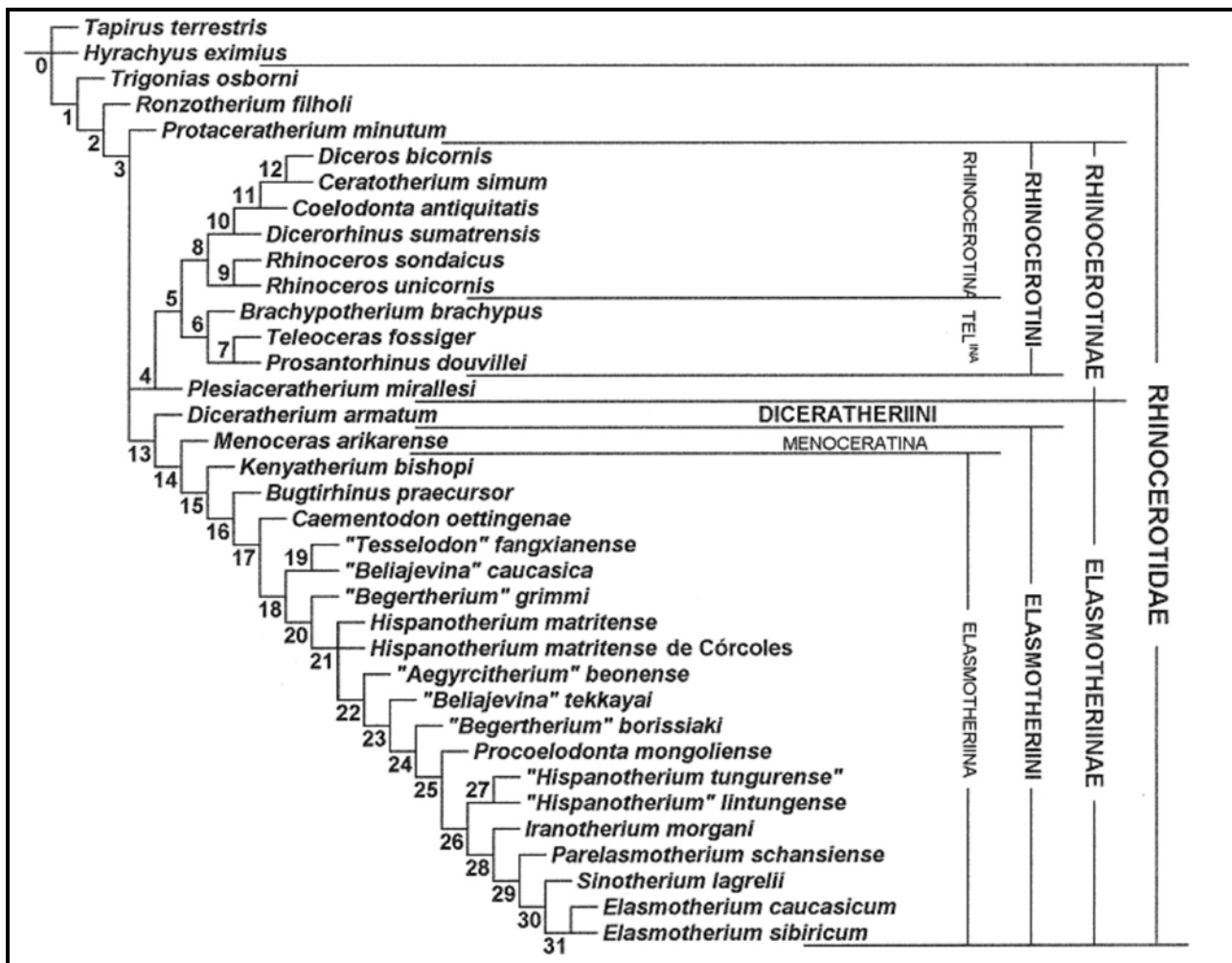


Fig. 70. Albero di consenso ottenuto da Antoine (2002).

Fig. 70. Consensus tree obtained by Antoine (2002).

I risultati di questo lavoro suggeriscono che i Rhinocerotini (= Rhinocerotina in Antoine, 2002) sono supportati da almeno 11 sinapomorfie non ambigue. Di queste, 5 sono le stesse descritte da Antoine (2002) e sono:

- 31 (24 in Antoine, 2002): ossa nasali ampie;
- 32 (25 in Antoine, 2002): ossa nasali scisse anteriormente;
- 34 (27 in Antoine, 2002): presenza del corno nasale mediano;
- 96 (87 in Antoine, 2002): cingulum linguale di solito presente su P2-P4;
- 97 (88 in Antoine, 2002): cingulum linguale ridotto su P2-P4;

le altre riscontrate in questa analisi non sono incluse fra le sinapomorfie riportate in Antoine (2002). La differenza fra il numero delle sinapomorfie craniali e dentarie riscontrata è molto probabilmente legata al numero maggiore di taxa appartenenti ai Rhinocerotini inclusi nella presente analisi ed al numero e tipo di caratteri considerati. D'altronde il lavoro di Antoine (2002) era rivolto alla comprensione dei rapporti filogenetici all'interno della sottofamiglia Elasmotheriinae.

In accordo con Antoine (2002), *Diceros bicornis* è il sister taxon di *Ceratotherium simum*. Ma questo clade è il sister group di un clade ampio, quello costituito dalle specie Euroasiatiche. In accordo con Antoine (2002), *Dicerorhinus sumatrensis* non è il sister taxon dei Rhinocerotina.

Comparazione con il cladogramma di Deng et al. (2011)

Nel cladogramma riportato da Deng et al. (2011: fig. 2A) vengono considerate solo specie appartenenti alla tribù Rhinocerotini. *Diceros bicornis* e *Ceratotherium simum* sono taxa fratelli e *Lartetotherium sansaniense* è il sister taxon di questo clade. Il clade (*Lartetotherium* (*Diceros*, *Ceratotherium*)) è il sister group del clade composto dalle altre specie considerate dagli autori (Fig. 71). *Rhinoceros sondaicus* e *Rhinoceros unicornis* sono taxa fratelli e *Dicerorhinus sumatrensis* è il sister taxon di questo clade. Il clade (*Dicerorhinus sumatrensis* (*Rhinoceros sondaicus*, *Rhinoceros unicornis*)) è il sister group del clade formato da (*Dihoplus* (*Stephanorhinus*, *Coelodonta*)) (Fig. 71). *Dihoplus megarhinus* è il sister taxon del clade composto dalle altre specie dello stesso genere più (*Stephanorhinus*, *Coelodonta*). Questo clade include una quadricotomia composta da ("*Dihoplus*" *kirchbergensis*, *Dihoplus pikermiensis*, *Dihoplus ringstroemi* (*Stephanorhinus*, *Coelodonta*)). *Stephanorhinus* e *Coelodonta* sono taxa fratelli; *Stephanorhinus hemitoechus* è il sister taxon del clade composto dalle specie del genere *Coelodonta* (Fig. 71).

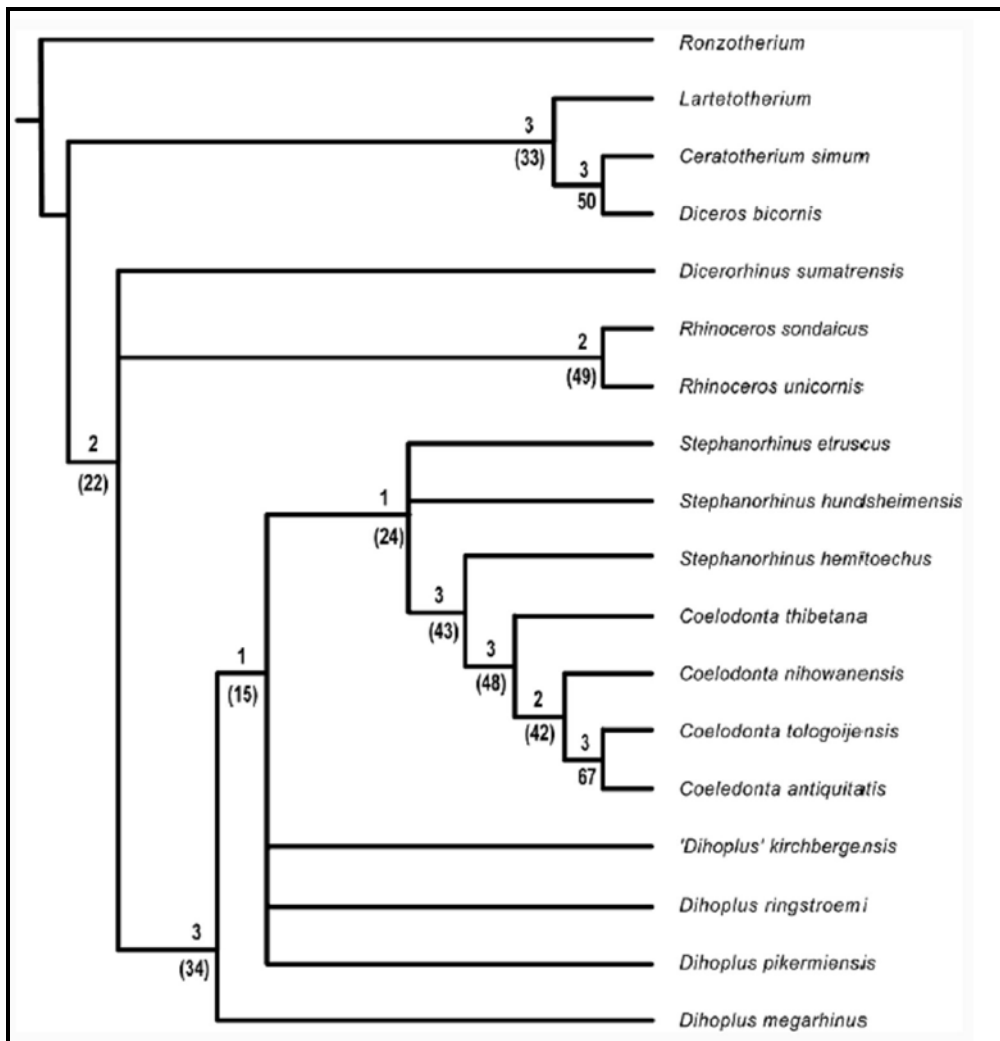


Fig. 71. Albero di consenso stretto ottenuto da Deng et al. (2011).

Fig. 71. Strict consensus tree obtained by Deng et al. (2011).

Contrariamente a quanto riportato da Deng et al. (2011), *Lartetotherium*, che è il sister taxon di *Gaiotherium* (non incluso nella loro analisi), è isolato alla prima divergenza interna ai Rhinocerotini. Sulla base dei risultati ottenuti, il clade composto dai rinoceronti africani e relativi (Dicerotina) è il sister group del clade composto dalle specie Euroasiatiche. *Dicerorhinus sumatrensis* risulta essere il sister taxon dei Coelodontina. Deng et al. (2011) non includono nella loro analisi la specie tipo del genere *Dihoplus*, *D. schleiermacheri*, mentre tale specie è considerata nell'analisi di questo lavoro e forma un clade insieme a *D. miguelcrusafonti*. Contrariamente a quanto riportato in Deng et al. (2011) *Stephanorhinus kirchbergensis* è ben piazzato all'interno dei

Coelodontina e forma anche una politomia con *Stephanorhinus etruscus*, *Stephanorhinus hundsheimensis* e *Stephanorhinus yunchuchenensis*. Le relazioni fra le specie del genere *Coelodonta* restano invariate.

Comparazione con i cladogrammi derivati dalle analisi molecolari

I cladogrammi costruiti sulla base delle analisi molecolari interessano ovviamente le sole specie attuali ed in due casi anche la specie fossile *Coelodonta antiquitatis*.

Nel cladogramma riportato da Tougard et al. (2001) *Ceratotherium simum* e *Diceros bicornis* sono taxa fratelli. Questo clade è il sister group del clade composto da (*Dicerorhinus sumatrensis* (*Rhinoceros sondaicus*, *Rhinoceros unicornis*)) (Fig. 72).

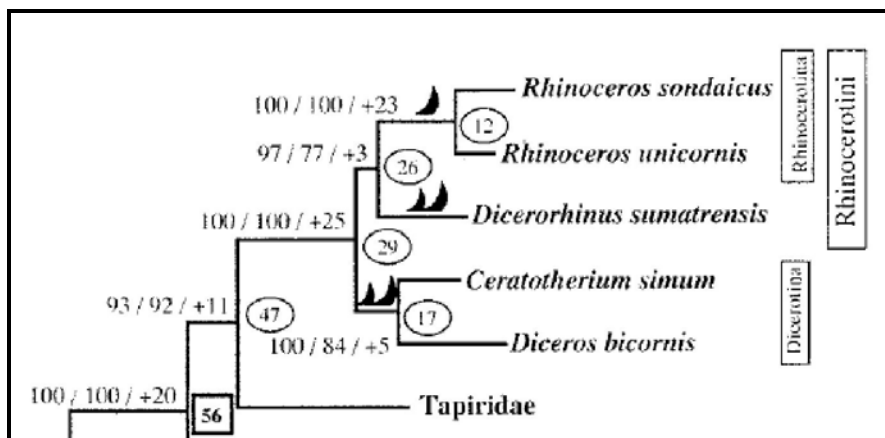


Fig. 72. Cladogramma ottenuto da Tougard et al. (2001) sulle specie attualmente viventi.
 Fig. 72. Cladogram obtained by Tougard et al. (2001) considering the extant species.

La topologia del cladogramma ottenuta in questo lavoro, se si considerano le specie attuali, è in parte in accordo con il cladogramma proposto da Tougard et al. (2001) ottenuto tramite analisi molecolare. Infatti, *Dicerorhinus sumatrensis* risulta essere il sister taxon del clade formato dalle

specie del genere *Dihoplus*, *Stephanorhinus* e *Coelodonta* e questo clade è il sister group del clade composto dalle specie del genere *Rhinoceros*.

Secondo Willerslev et al. (2009) le sei specie di rinoceronte da loro considerate (le cinque attualmente viventi e *Coelodonta antiquitatis*) si raggruppano in tre cladi fortemente supportati: (*Diceros bicornis*, *Ceratotherium simum*), (*Rhinoceros sondaicus*, *Rhinoceros unicornis*) e (*Dicerorhinus sumatrensis*, *Coelodonta antiquitatis*) (Fig. 73). Tali cladi erano stati comunque ottenuti anche da Orlando et al. (2003). I rapporti fra questi cladi sono però irrisolti nell'analisi di Willerslev et al. (2009) e l'albero ottenuto da Orlando et al. (2003) ben rappresenta un albero di consenso per i tre illustrati da Willerslev et al. (2009).

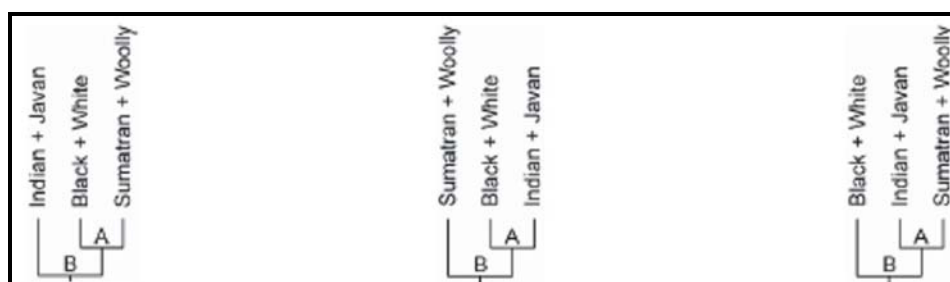


Fig. 73. Topologie dei tre alberi più probabili ottenuti da Willerslev et al. (2009).
 Fig. 73. Three candidate tree topologies obtained by Willerslev et al. (2009).

I cladi ottenuti nella presente analisi sono in accordo con quanto riportato da Orlando et al. (2003) e Willerslev et al. (2009). Il raggruppamento *Dicerorhinus-Coelodonta* è riscontrabile nell'albero di consenso al 50% majority-rule in PAUP, ma nell'analisi Bayesiana il genere *Coelodonta* risulta più vicino a *Diceros* e *Ceratotherium* che non a *Dicerorhinus*; il raggruppamento che include le due specie attuali del genere *Rhinoceros* e quello che include le due specie attuali africane è riscontrabile negli alberi ottenuti con l'analisi della parsimonia. I risultati ottenuti dalle analisi in questo lavoro supporterebbero la terza topologia di albero riportata da Willerslev et al. (2009) (Fig. 73).

Tuttavia, bisogna notare come Willerslev et al. (2009) esprimano difficoltà nel riuscire a supportare uno dei tre alberi da loro proposti, ammettendo che una filogenesi soddisfacente dei rinoceronti non può essere archiviata senza analisi aggiuntive su un numero sostanziale di DNA nucleare.

L'ALBERO DI SINTESI

L'analisi della parsimonia e l'analisi Bayesiana hanno dato risultati in parte concordanti ed in parte contrastanti. Sulla base degli alberi ottenuti, e delle evidenze sistematiche, paleogeografiche e stratigrafiche, è stato costruito un albero di sintesi (Fig. 74).

I taxa presenti sull'albero di sintesi sono tempo-calibrati sulla base dei records fossili discussi nei capitoli precedenti. L'esatta posizione stratigrafica di *Stephanorhinus yunchuchenensis* non è conosciuta ed è stata quindi approssimata sulla base di quanto riportato in letteratura (vedi Sistematica).

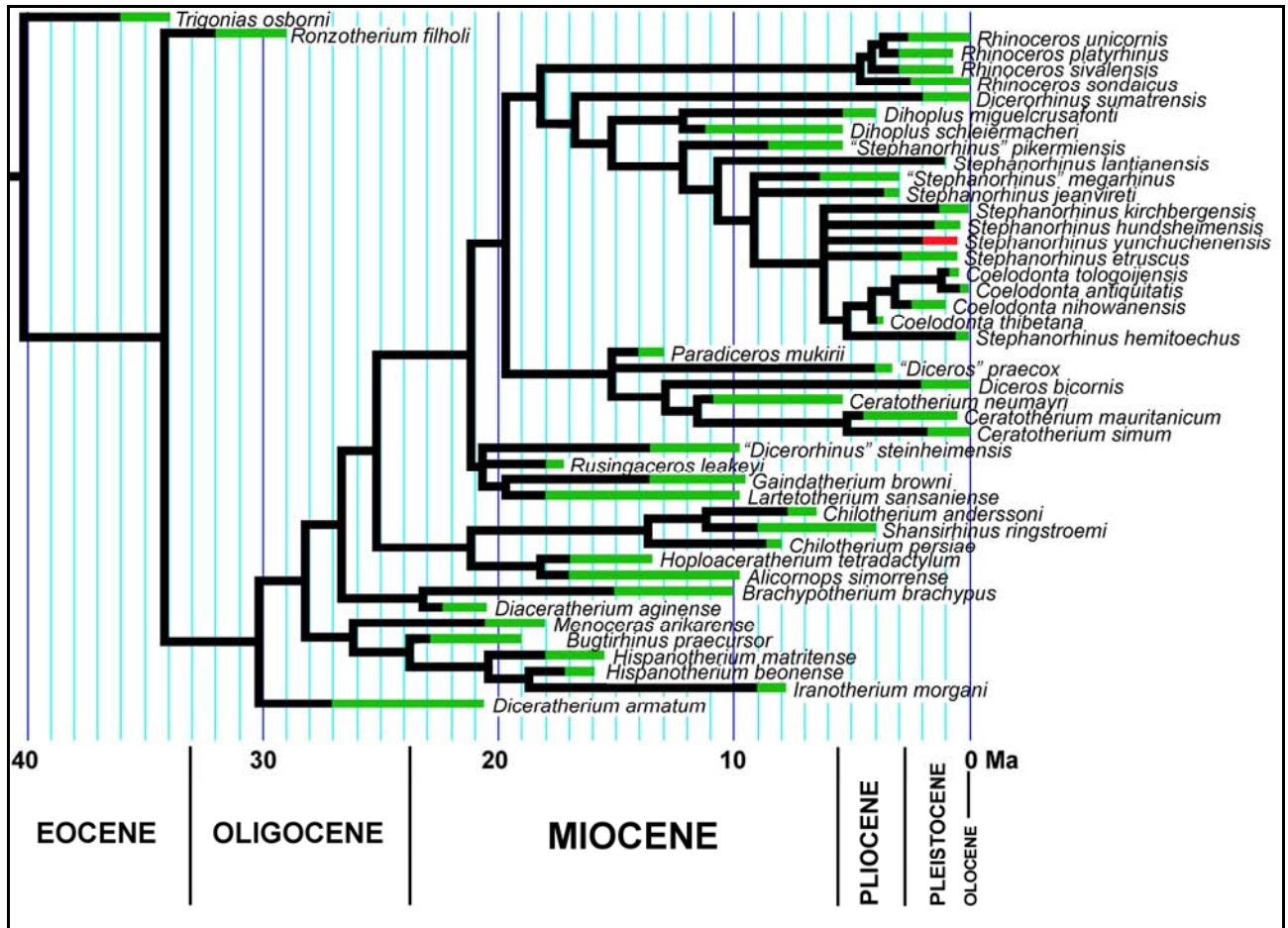


Fig. 74. Albero filogenetico dei taxa considerati costruito integrando i risultati dell'analisi con parsimonia e dell'analisi bayesiana. Le linee verdi rappresentano gli intervalli stratigrafici dei vari taxa. Le linee rosse rappresentano intervalli stratigrafici incerti.

Fig. 74. Phylogenetic tree of the considered taxa based on the results of both parsimonious and bayesian analyses. The green lines represent the stratigraphic range of each taxon; the red lines represents uncertain stratigraphic range.

DESCRIZIONE DELL'ALBERO DI SINTESI

Gruppi esterni

La tribù Elasmotheriini è rappresentata in questo lavoro da cinque specie. I rapporti filogenetici fra le specie considerate non mostrano variazioni rispetto a quanto riportato da Antoine (2002). Il genere *Hispanotherium* risulta essere un genere parafiletico e, in accordo con le differenti analisi, la specie *H. matritense* è il sister group di *Iranotherium morgani*; le problematiche relative a questo genere sono state comunque trattate in lavori precedenti al quale si rimanda (vedi Antoine, 2002; Deng, 2008; Sanisidro et al., 2012).

La tribù Teleoceratini è rappresentata in questo lavoro da due sole specie che risultano essere specie sorelle. Ogni discussione circa le relazioni filogenetiche all'interno del gruppo è al momento rimandata.

La tribù Aceratheriini è rappresentata in questo lavoro da cinque specie. I rapporti filogenetici fra le specie considerate non mostrano significative variazioni rispetto alle topologie riportate in Lu (2013) e Pandolfi (accepted). Il genere *Chilotherium* risulta essere un genere parafiletico in questo lavoro. Le relazioni filogenetiche all'interno del gruppo sono state tuttavia affrontate in numerosi lavori e la parafilia del genere *Chilotherium* potrebbe essere sostanzialmente legate al numero limitato di aceratheri inclusi in questo lavoro.

Rhinocerotini

Quattro taxa sono basali del gruppo.

"Dicerorhinus" steinheimensis è stato sempre incluso all'interno del genere *Dicerorhinus*, ma la scoperta di nuovo materiale e la presente analisi hanno permesso di chiarire la posizione di questo taxon all'interno della tribù. La specie è basale al clade costituito dai taxa Euroasiatici nel consenso al 50% majority-rule, ma è in politomia con *Rusingaceros leakeyi* e il clade minore *Gaindatherium-Lartetotherium* negli alberi di consenso stretto. La specie non è direttamente relazionata con la specie attualmente vivente *Dicerorhinus sumatrensis* e viene qui assegnata a "*Nuovo Genere*".

Gaindatherium e *Lartetotherium* formano un clade minore alla prima divergenza interna ai Rhinocerotini nell'albero ottenuto con analisi Bayesiana e formano un clade incluso nella politomia basale nel consenso stretto dell'analisi con parsimonia. La presenza di questo clade minore alla prima divergenza interna ai Rhinocerotini è stata individuata anche in altri alberi ottenuti con parsimonia (Antoine et al., 2003; 2010). Le due specie mostrano in effetti alcuni caratteri comuni, ma secondo Heissig (2012b) le differenze morfologiche presenti fra i due taxa giustificano la differenza a livello generico.

Rusingaceros leakeyi è un taxon basale nell'analisi con parsimonia ed il consenso al 50% majority-rule relaziona questo taxon con Dicerotina, mentre nell'analisi Bayesiana viene incluso nel clade del genere *Dihoplus*. In accordo con l'analisi di parsimonia ottenuta in PAUP e TNT, tale taxon viene lasciato in posizione basale e in politomia con il precedente. Il clade Dicerotina, costituito dalle specie africane attuali e le fossili ad esse relazionate ha ottenuto un supporto stabile in tutte le analisi e viene riportato nell'albero di sintesi in accordo con i risultati ottenuti. All'interno dei Dicerotina, *Paradiceros mukirii* è il taxon basale; *"Diceros" praecox* è il sister taxon del clade *Diceros-Ceratotherium*. *Ceratotherium neumayri* è il sister taxon di *C. mauritanicum*-*C. simum* nel consenso al 50% majority-rule in PAUP, ma è in politomia con *D. bicornis* nel consenso stretto in

PAUP e TNT ed è sister taxon del clade *Diceros-Ceratotherium* nell'analisi Bayesiana. *Ceratotherium neumayri* è probabilmente all'origine delle specie africane plioceniche dello stesso genere, ma non di *D. bicornis*. Questo perchè il genere *Diceros* sembrerebbe già presente nel Miocene superiore con la specie *D. gansuensis*. Inoltre, le caratteristiche morfologiche di *C. neumayri*, in particolare quelle dentarie, preludono già la comparsa di caratteri che si affermano nelle altre specie dello stesso genere ma che non compaiono mai nel genere *Diceros*.

I Rhinocerotina (specie del genere *Rhinoceros*) hanno ottenuto un supporto abbastanza stabile in tutte le analisi, la posizione di sister group del clade *Dicerorhinus sumatrensis*-Coelodontina è basato sui risultati dell'analisi Bayesiana, del consenso al 50% majority-rule e sui dati molecolari riportati in Willerslev et al. (2009). All'interno dei Rhinocerotina, *Rhinoceros sivalensis* è caratterizzato da una sola autapomorfia, crochet nei molari superiori sempre presente.

La posizione di *Dicerorhinus sumatrensis* è in accordo con i risultati dell'analisi Bayesiana e del consenso al 50% majority-rule nonché dei risultati dell'analisi molecolare riportati in Willerslev et al. (2009).

Il genere *Dihoplus* è caratterizzato da due taxa fratelli, *Di. schleiermacheri* e *Di. miguelcrusafonti*. La posizione del clade *Di. schleiermacheri*-*Di. miguelcrusafonti* è in accordo con i risultati ottenuti nelle analisi, così come quella di "*S.*" *pikermiensis*. In accordo con le caratteristiche morfologiche generali del cranio ed i risultati dell'analisi Bayesiana, "*S.*" *megarhinus* è tenuto fuori dalla politomia che caratterizza il genere parafiletico *Stephanorhinus*. Tuttavia, sia "*S.*" *pikermiensis* che "*S.*" *megarhinus* sono incluse in un gruppo monofiletico con *Stephanorhinus* e *Coelodonta* (PAUP e TNT) e sono separate dal genere *Dihoplus*. Un'attribuzione al genere *Stephanorhinus* potrebbe essere plausibile ma le due specie non mostrano i caratteri morfologici considerati diagnostici per questo genere. *Stephanorhinus* è un genere caratterizzato da una politomia che include quattro specie, *S. etruscus*, *S. hundsheimensis*, *S. yunchuchenensis* e *S. kirchbergensis* nell'analisi con parsimonia in PAUP e da una politomia che include quasi tutte le

specie del genere ad eccezione di *S. kirchbergensis* e *S. hemitoechus* nell'analisi Bayesiana (tutti i nodi hanno un supporto < 0.5). *Stephanorhinus hemitoechus* è il sister taxon del clade che include le specie del genere *Coelodonta* sia nell'analisi con parsimonia che in quella Bayesiana. Nell'albero di sintesi *S. lantianensis* è tenuto fuori dalla politomia del genere sulla base delle peculiarità morfologiche che caratterizzano questa specie e i risultati dell'analisi con parsimonia. La specie *S. jeanvireti* è in politomia con "*S.*" *megarhinus* in accordo con i risultati dell'analisi con parsimonia e la posizione stratigrafica del taxon che ne fanno, al momento, la specie più antica del genere. *Stephanorhinus hemitoechus* presenta caratteri derivati rispetto alle altre specie del genere e secondo Kretzoi (1942) apparterebbe ad un genere differente che l'autore chiamò *Procerorhinus*. In tutte le analisi, questa specie ha una posizione stabile e molto vicina a *Coelodonta*. La vicinanza fra *S. hemitoechus* e *Coelodonta* potrebbe essere frutto di una serie di convergenze morfologiche e, come riportato in Deng et al. (2011), si ritiene opportuno mantenere questa specie nel genere *Stephanorhinus*.

La topologia ottenuta per le specie appartenenti al genere *Coelodonta* è identica a quella ottenuta da Deng et al. (2011).

DICEROS/CERATOTHERIUM: PROBLEMATICHE DEL GRUPPO

In tutti i risultati ottenuti in questo lavoro e nei cladogrammi ottenuti da altri autori, *Paradiceros* è la specie basale all'interno dei Dicerotina. Escluso questo punto di cui esiste un sostanziale accordo fra i diversi lavori ed autori, quali specie appartengano effettivamente al genere *Diceros* o *Ceratotherium* e quali siano i rapporti filogenetici fra queste specie è oggetto di un vivo dibattito (vedi Geraads, 2005, 2010; Guérin, 2011; Hernessniemi et al., 2011). Generalmente, le specie che ritengono più caratteri plesiomorfi vengono attribuite al genere *Diceros* e la specie *Atelodus neumayri* è stata più volte trasferita dal genere *Ceratotherium* a *Diceros* e viceversa (vedi

Guérin, 1980; Giaourtsakis et al., 2009; Geraads, 1988, 2010). Secondo Giaourtsakis et al. (2009), la specie costituirebbe una linea evolutiva monofiletica che evolve indipendentemente da quella del genere *Ceratotherium* e del genere parafiletico *Diceros*; questi autori indicano la specie istituita da Osborn (1900) come "*Diceros*" *neumayri*. Sempre secondo i sopra menzionati autori, la specie potrebbe essersi evoluta da popolazioni di *Ceratotherium? primaevum* diffuse fuori dall'Africa alla transizione Miocene medio-Miocene superiore. Secondo Geraads (2005), *C. neumayri* sarebbe alla base della divergenza fra due linee filetiche diverse, quella del genere *Ceratotherium* e quella del genere *Diceros*. Il genere *Ceratotherium* sarebbe così parafiletico (Geraads, 2010). In entrambe le ipotesi esposte, la presenza del genere *Diceros* in Cina nel Miocene superiore non viene menzionata. Sulla base di questa evidenza, e dei risultati ottenuti, l'ipotesi proposta da Geraads (2005) sembrerebbe meno plausibile e la divergenza fra la linea filetica che porta al genere *Ceratotherium* e quella che porta al genere *Diceros* dovrebbe essere avvenuta prima del Miocene superiore e comunque prima della comparsa della specie *C. neumayri*. L'ipotesi proposta da Giaourtsakis et al. (2009) non può essere qui supportata perchè *C. ? primaevum* non è stato incluso nell'analisi in quanto istituito sulla base di un individuo giovanile. Tuttavia non si esclude che tale specie possa essere alla base della divergenza fra le due linee filetiche che portano alle due specie attuali. L'ipotesi di una linea monofiletica che evolve indipendentemente nell'area Balcano-Iraniana potrebbe essere supportata solo se si trovasse effettiva conferma dell'assenza di *C. neumayri* in Nord Africa; in tal caso resterebbe il dubbio se anche *D. gansuensis* appartiene a questa linea monofiletica o no. Al momento queste due problematiche sembrano lontane dall'essere risolte. I risultati ottenuti e le comparazioni morfologiche suggeriscono che *C. neumayri* potrebbe essere più relazionato con la linea filetica che porta al genere *Ceratotherium* e non si esclude che possa essere alla base di questa linea filetica. Le caratteristiche plesiomorfe del taxon e la sua posizione nell'albero di consenso al 50% majority-rule in PAUP supporterebbe tale ipotesi che però non trova riscontro nelle altre analisi dove il genere *Ceratotherium* risulta essere parafiletico a causa della

posizione, appunto, di *C. neumayri*. Kretzoi (1942b) creò per questa specie il genere *Pliodiceros*, nome che viene qui riproposto a rango di sottogenere data la posizione di questo taxon nell'albero di consenso al 50% majority-rule in PAUP, posizione che risulta essere molto più plausibile rispetto a quella ottenuta negli altri alberi di consenso.

"*Diceros*" *praecox* è considerato come probabile discendente di *C. neumayri* da Geraads (2010), ma la posizione di *C. neumayri* nel cladogramma di sintesi o comunque negli alberi di consenso ottenuti, non supporta tale ipotesi. Inoltre, in accordo con Giaourtsakis et al. (2009), la specie è caratterizzata da caratteri plesiomorfi rispetto a *C. neumayri*. Secondo Giaourtsakis et al. (2009), tuttavia, "*Diceros*" *praecox* potrebbe anche rappresentare una sottospecie estinta di *D. bicornis* ma questa ipotesi non è supportata dalle analisi. Anche in questo caso, solo la scoperta di nuovo materiale riferibile a specie poco documentate della linea filetica all'interno dei Dicerotina (come *Ceratotherium? primaevum*), e l'inclusione nell'analisi di altri taxa, potrà fare maggiore chiarezza sulle relazioni fra queste specie.

RHINOCEROS SIVALENSIS

La specie *Rhinoceros sivalensis* è sister taxon del clade *R. unicornis*-*R. platyrhinus* nei risultati dell'analisi con parsimonia ma anche nell'analisi Bayesiana dove il nodo è supportato da una $pp=0.95$. Il taxon, però, non presenta autapomorfie non ambigue. Comparato con *R. sondaicus*, il cranio di *R. sivalensis* presenta un profilo dorsale più concavo ed un angolo fra la serie dentaria ed il basioccipitale più acuto. Tali caratteristiche sono però riscontrabili in alcuni esemplari di *R. unicornis* da cui si differenzia per una minore complessità delle pieghe dello smalto nei denti superiori, come la mancanza di mediofossetta e un crochet poco sviluppato; caratteristiche queste che lo avvicinano a *R. sondaicus*.

Secondo Colbert (1942), *R. sivalensis* sembrerebbe piuttosto vicino a *R. unicornis* nella morfologia del cranio, ma i denti non raggiungerebbero quella complessità che caratterizza la specie attualmente vivente. Nell'albero filogenetico inerente le specie fossili dell'Asia appartenenti al genere *Rhinoceros*, Colbert (1942:fig. 3) posiziona la specie *R. sivalensis* alla base della linea filetica che porta a *R. unicornis* e colloca la divergenza che porta a *R. sondaicus* prima della comparsa di *R. sivalensis* (Fig. 75).

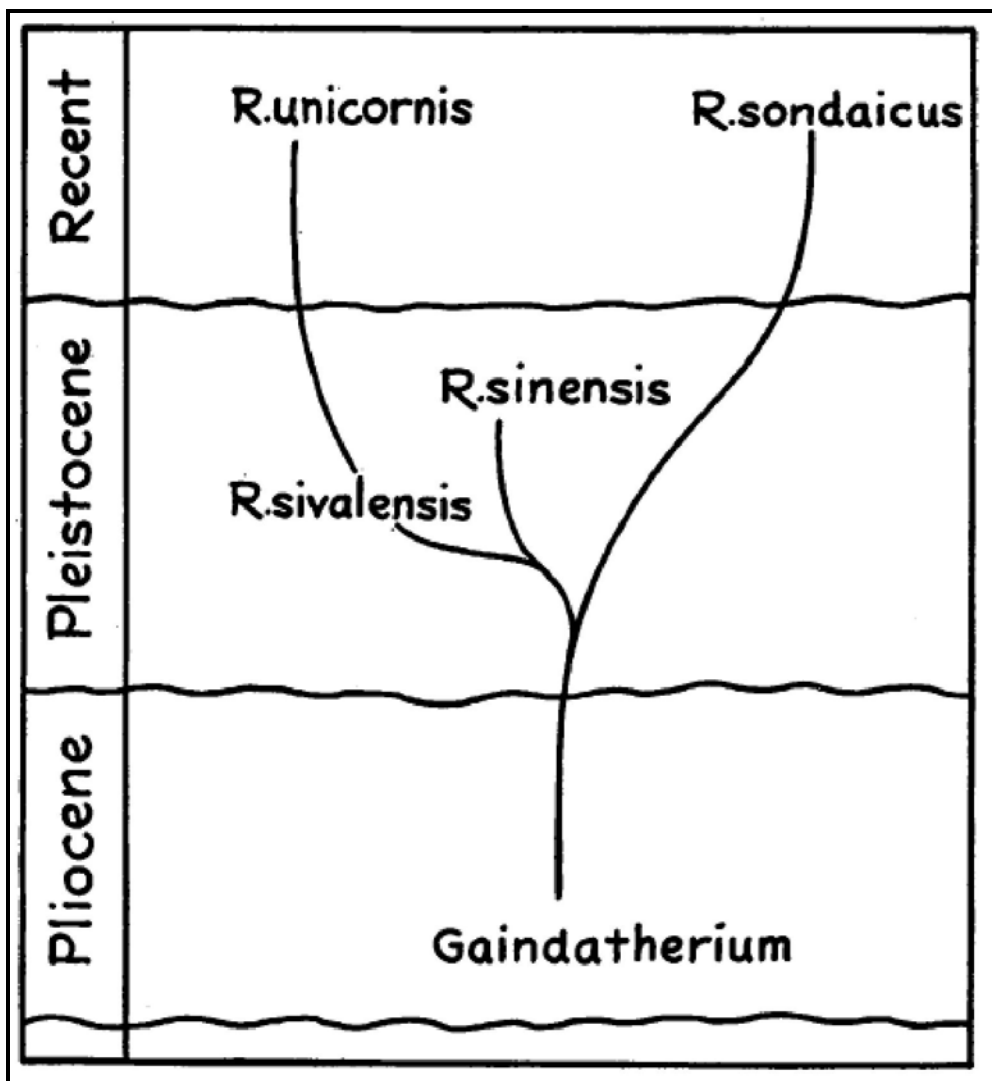


Fig. 75. Albero filogenetico proposto da Colbert (1942) per il genere *Rhinoceros*.
 Fig. 75. Phylogenetic tree of the genus *Rhinoceros* proposed by Colbert (1942).

La posizione di *R. sivalensis* e *R. sondaicus* nell'albero proposto da Colbert (1942) è in accordo con i risultati ottenuti, anche se l'autore non include *R. platyrhinus* nel suo lavoro e *R. sinensis* non viene incluso nell'analisi portata avanti in questo lavoro per i motivi già esplicitati nella sezione Sistematica.

Si ritiene al momento la specie *R. sivalensis* specie valida date alcune caratteristiche morfologiche dei resti attribuiti ad essa. Un confronto più dettagliato fra le specie fossili del subcontinente Indiano potrà poi confermare o meno tale scelta.

PROBLEMATICHE DEL GENERE *DIHOPLUS*

Il genere *Dihoplus* è stato proposto da Brandt (1878) per la specie *R. schleiermachi*. L'utilizzo di questo nome è praticamente caduto in disuso per lungo tempo ed è stato successivamente reintrodotta da Heissig (1999), Giaourtsakis et al. (2006), Pandolfi (2013) ed altri autori. Le specie incluse in questo genere erano solitamente quattro: *Di. schleiermachi*, *Di. ringstroemi*, *Di. pikermiensis* e *Di. megarhinus*. Tuttavia, come riportato nella sezione Sistematica, *Di. ringstroemi* è sinonimo di *Di. megarhinus*; inoltre, in accordo con i risultati ottenuti con l'analisi cladistica, la specie *Dicerorhinus miguelcrusafonti* è il sister taxon di *Di. schleiermachi* e può quindi essere inclusa nel genere *Dihoplus*. La specie *Di. pikermiensis* e *Di. megarhinus* non sono incluse nel clade minore che contiene le specie *Di. miguelcrusafonti* e *Di. schleiermachi*, ma sono rispettivamente collocate alla base del clade che include le specie del genere *Stephanorhinus* e *Coelodonta*. *Di. pikermiensis* e *Di. megarhinus* mostrano sicuramente caratteri morfologici un pò più evoluti che in *Di. schleiermachi* e sono filogeneticamente più vicini al genere *Stephanorhinus*. Non a caso, Fortelius et al. (1993) propongono di attribuire *Rhinoceros megarhinus* al genere *Stephanorhinus*, mentre Antoine & Saraç (2005) includono *R. pikermiensis* in quest'ultimo genere. I risultati delle analisi ottenuti in questo lavoro supporterebbero le ipotesi proposte dai

sopramenzionati autori ma, l'inclusione di queste specie nel genere *Stephanorhinus* è relativamente problematica. Il problema maggiore risiede nel fatto che questo genere non solo è parafiletico e caratterizzato da una politomia, ma i caratteri utilizzati generalmente per la sua diagnosi (es. setto nasale parzialmente ossificato) potrebbero non essere validi. Si propone, provvisoriamente, di adottare "*Stephanorhinus*" come nome generico per le specie *R. pikermiensis* e *R. megarhinus*.

PROBLEMATICHE DEL GENERE *STEPHANORHINUS*

Il genere *Stephanorhinus* fu stabilito da Kretzoi (1942a, b) per le specie *R. etruscus*, *R. megarhinus-leptorhinus*, *R. kirchbergensis* e *R. pikermiensis*. L'autore indicò *R. etruscus* come olotipo (Kretzoi, 1942a, b) piuttosto che come genotipo e non riportò una diagnosi esaustiva per questo genere. Inoltre, Kretzoi (1942a) stabilì il genere *Procerorhinus* per la specie *R. hemitoechus*, indicando come genotipo il cranio di Ilford (Inghilterra). Il nome generico istituito da Kretzoi (1942a, b) non fu ampiamente adottato nei decenni successivi. Il genere *Stephanorhinus* venne però ripreso da Heissig (1973), Sickenberg (1976), Groves (1983) ed altri autori. Guérin (1980 e lavori successivi) rigettò l'utilizzo di questo nome proponendo di assegnare le specie *R. jeanvireti*, *R. etruscus*, *R. kirchbergensis* (= *mercki*) e *R. hemitoechus* al genere *Dicerorhinus* ed al sottogenere da lui istituito *Brandtorhinus*. Secondo questo autore, il genere *Stephanorhinus* è inutilizzabile così come *Procerorhinus* e sarebbe stato proposto "à la va-vite" (Guérin, 2004:S261) in un articolo di 5 pagine che non riporta nessuna novità e tratta "en rafale" 16 taxon molto differenti. Il genere sarebbe stato definito solo sulla base della dentatura anteriore ridotta e la presenza di una piccola inserzione per il corno frontale al contrario di *Brandtorhinus* che ha il vantaggio di avere una definizione precisa e verificabile. I caratteri utilizzati da Kretzoi (1942) sarebbero, secondo Guérin (1980, 2004), non esclusivi del genere *Stephanorhinus* e lo sviluppo dell'inserzione per il corno frontale avrebbe un'ampia variabilità all'interno del gruppo. Secondo Fortelius et al. (1993), il nome

Brandtorhinus sarebbe identico a *Stephanorhinus* ma “is preferable to Guérin’s because it has priority and has been used quite extensively in literatures” (Fortelius et al., 1993:65).

Alcune delle motivazioni riportate da Guérin (1980, 2004) per rigettare il nome *Stephanorhinus*, quali la scelta dei caratteri diagnostici, sono del tutto giustificate, tuttavia il genere istituito da Kretzoi (1942a, b) è un nome valido secondo le regole della ICZN; il lavoro di Kretzoi infatti soddisfa appieno gli articoli 8, 11.8, 13.1, 13.3, 42.

In tutte le analisi, il genere *Stephanorhinus* risulta essere parafiletico e la specie *S. hemitoechus* ha una posizione stabile di sister taxon del clade *Coelodonta*. Una proposta di attribuzione di *S. hemitoechus* a quest'ultimo genere, seppur supportata dai risultati dell'analisi, è improbabile perché la vicinanza dei due taxa è legata più a convergenze morfologiche che ad una stretta relazione filogenetica. *S. hemitoechus* condivide molte caratteristiche morfologiche con le altre specie solitamente ascritte al genere *Stephanorhinus*, ma, fra queste, risulta essere la specie più evoluta. Date le caratteristiche morfologiche di *S. hemitoechus*, si propone qui di riesumare provvisoriamente il nome *Procerorhinus* Kretzoi, 1942 come sottogenere del genere *Stephanorhinus* per la specie in questione. Tale soluzione è ovviamente in contrasto con i risultati ottenuti tramite l'analisi cladistica e risulta essere una soluzione pragmatica. Il sottogenere nominale andrebbe quindi attribuito al clade minore che include la specie nominale del genere *Stephanorhinus*, *S. etruscus*. Quest'ultima specie forma una tricotomia con le specie *S. hundsheimensis* e *S. yunchuchenensis* nel consenso stretto ottenuto con TNT e nel consenso al 50% majority-rule ottenuto con PAUP, ed una quadricotomia con *S. hundsheimensis*, *S. yunchuchenensis* e *S. kirchbergensis* nel consenso stretto ottenuto con PAUP. Quattro specie vengono quindi al momento incluse nel sottogenere *Stephanorhinus* (*Stephanorhinus*): *S. (S.) etruscus*, *S. (S.) hundsheimensis*, *S. (S.) yunchuchenensis* e *S. (S.) kirchbergensis*. Le specie *S. lantianensis* e *S. jeanvireti* vengono qui indicate come *Stephanorhinus sensu lato*, per distinguerle dalle altre specie

attribuite allo stesso genere ma assegnate a sottogeneri differenti. Anche in questo caso si preferisce adottare una soluzione pragmatica piuttosto che pedissequa.

COELODONTA TOLOGOIJENSIS

La specie *Coelodonta tologoijensis* è specie sorella di *C. antiquitatis* in tutti i risultati ottenuti. La specie non è caratterizzata da autapomorfie e potrebbe essere sinonimo di *C. antiquitatis* o al più sottospecie di quest'ultima. Il problema principale però è che la specie in questione è stata istituita su denti decidui, una mandibola frammentaria e resti postcraniali. Il cranio è totalmente sconosciuto, ad eccezione dell'esemplare proveniente da Bad Frankenhausen riferito a questa specie da Kahlke & Lacombat (2008), ma la cui effettiva età, nonché attribuzione sistematica, viene fortemente criticata da Guérin (2010), che riferisce l'esemplare in questione a *C. antiquitatis praecursor*. La mandibola danneggiata figurata da Beliajeva (1966:fig.45) non differisce in modo sostanziale da altre mandibole provenienti da svariati giacimenti europei del Pleistocene ed attribuite a *C. antiquitatis*, tenendo anche in considerazione che nella mandibola figurata da Beliajeva (1966:fig.45) il terzo molare non è ancora completamente erotto. Una comparazione approfondita di elementi giovanili, in particolare decidui, non è stata affrontata in questo lavoro, ma la revisione del materiale giovanile attribuito alle varie specie pleistoceniche potrebbe dare un contributo sostanziale sulla conoscenza dei vari taxa e sulla effettiva validità di quelli basati su esemplari, appunto, giovanili.

Un supporto più solido all'età dell'esemplare di Bad Frankenhausen si rende inoltre necessaria, anche perchè i caratteri craniali codificati per *C. tologoijensis* si basano appunto su quest'unico esemplare.

La specie viene al momento mantenuta valida in attesa di ricerche future indirizzate alle problematiche sopra esposte.

SISTEMATICA E TASSONOMIA: IMPLICAZIONI DEI RISULTATI OTTENUTI

I risultati ottenuti con l'analisi della parsimonia in questo lavoro sono quanto più di completo esista nell'indagini filogenetiche della tribù Rhinocerotini. Essi mettono in luce un nuovo quadro nelle relazioni filogenetiche fra le varie specie considerate che, ovviamente, non possono non avere un risvolto tassonomico e sistematico.

Le relazioni filogenetiche dei taxa all'interno del gruppo studiato sono sintetizzate in Figura 74.

La classificazione a livello sopragenerico è basata sul supporto dei rispettivi nodi riportati precedentemente. La monofilia della tribù Rhinocerotini è ben supportata in tutte le analisi. Le quattro sottotribù sono relativamente ben supportate:

Dicerotina, 11 sinapomorfie non ambigue in TNT e 9 in PAUP, Dc = 2, PP >0.5 in BA;

Rhinocerotina, 9 sinapomorfie non ambigue in TNT e 11 in PAUP, Dc = 2, PP >0.5 in BA;

Dicerorhinina, nelle presenta analisi rappresentato da *D. sumatrensis* con 19 sinapomorfie non ambigue in TNT e 17 in PAUP, PP >0.5 in BA;

Coelodontina, 16 sinapomorfie non ambigue in TNT e 13 in PAUP, Dc = 3; PP ambigua, PP >0.5 al nodo 7 e PP >0.5 al clade *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *Coelodonta*.

La proposta di classificazione per i taxa analizzati è la seguente:

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 s.l.

Stephanorhinus lantianensis (Hu & Qi 1978)

Stephanorhinus jeanvireti (Guérin, 1972)

Genere *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942 s.s.

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)

Nella topologia del consenso al 50% majority-rule in PAUP, la sottotribù Dicerorhinina è il sister group della sottotribù Coelodontina. Rhinocerotina è il sister group del clade Dicerorhinina+Coelodontina. Dicerotina è il sister group del clade maggiore Rhinocerotina+Dicerorhinina+Coelodontina.

DIAGNOSI CLADISTICA DEI RHINOCEROTINI INCLUSI NELL'ANALISI

Diagnosi cladistica

La diagnosi cladistica a livello sopragenerico è basata sulle sinapomorfie non ambigue riscontrate nell'analisi della parsimonia e riportate nelle Tabelle 2, 6-9. La diagnosi cladistica a livello di specie è basata sulla lista delle sinapomorfie non ambigue riscontrate nell'analisi con parsimonia in PAUP; quasi tutte le sinapomorfie riscontrate in PAUP sono state comunque riscontrate anche nell'analisi con TNT (Tab. 10-36). I caratteri utilizzati per la diagnosi di *Stephanorhinus* (*Stephanorhinus*) sono costituiti dalle apomorfie riscontrate in TNT per il clade minore che include la specie tipo del genere *S. etruscus*; questo perché nell'analisi in PAUP è presente un'ampia politomia che non permette di individuare le apomorfie del gruppo. *Rhinoceros sivalensis* e *Coelodonta tologijensis* non presentano autapomorfie non ambigue.

Tribù Rhinocerotini

Diagnosi cladistica: Rhinocerotinae caratterizzati da un profilo dorsale dei nasali arcuato; bordo anteriore dei nasali allo stesso livello o anteriore a quello dei premascellari; una terminazione rostrale delle ossa nasali ampia; ossa nasali separate anteriormente; presenza dell'inserzione del corno nasale mediano; presenza dell'inserzione del corno frontale; radici separate sui denti superiori; cingulum labiale sui premolari sempre assente; cingulum linguale su P2-P4 di solito presente; cingulum linguale su P3-P4 ridotto; cingulum labiale sui molari superiori sempre assente; antecrochet sui molari superiori sempre assente; foramen ovale e foramen lacerato fusi.

Genere *Lartetotherium*

Specie *Lartetotherium sansaniense*

Diagnosi cladistica: Rhinocerotino caratterizzato da un profilo dorsale del cranio molto concavo; pseudo-meato uditivo esterno aperto; profilo posteriore della cresta occipitale concavo; cemento sui denti assente; protocono di sviluppo eguale o maggiore dell'ipocono su P2.

Genere *Gaindatherium*

Specie *Gaindatherium browni*

Diagnosi cladistica: Rhinocerotino caratterizzato da base anteriore del processo zigomatico bassa; pseudo-meato uditivo esterno chiuso; tubercolo nucale poco sviluppato; rapporto ampiezza zigomatica/ampiezza frontali > 1.5 ; cresta sagittale sul processo basilare assente; radici unite sui denti superiori; I2 presente; i2 divergenti; cingulum linguale su P2-P4 sempre assente; postfossetta su P2-P4 stretta; crista sempre assente su P3; dp1/p1 di solito presente; rapporto lunghezza nasali-orbita/orbita-condili occipitale compreso fra 75 e 90.

Genere *Rusingaceros*

Specie *Rusingaceros leakeyi*

Diagnosi cladistica: Rhinocerotini caratterizzato da terminazione dei nasali prima del DP1/P1; base anteriore del processo zigomatico bassa; arcata zigomatica alta; processo post-orbitale presente sull'arcata zigomatica; profilo dorsale del cranio molto concavo; ossa nasali fuse; processo post-timpanico poco sviluppato; corona alta; cingulum linguale su P2-P4 sempre presente; P1 presente; metalofo trasverso su P3-P4; antecrochet di solito presente sui molari; crochet di solito assente sui molari; cingulum linguale sui molari superiori sempre assente, costrizione del protocono su M1-M2 di solito assente; piega del paracono debole su M1-M2; mesostilo incipiente su M2; M3 quadrangolare; incisura posteriore su M3 presente.

Genere "*Nuovo Genere*"

Specie "*Nuovo Genere*" *steinheimensis*

Diagnosi cladistica: Rhinocerotini caratterizzato da assenza della cresta sagittale sul processo basilare; troncatura mediale sul condilo assente; margine posteriore della sinfisi davanti al p2; cemento assente sui denti; crochet di solito presente su P2-P4; cingulum linguale su P2-P4 sempre assente; metalofo trasverso; protocono di sviluppo eguale o maggiore dell'ipocono su P2; protolofo assente su P2; costrizione del protocono assente su P3-P4, crista su P3 sempre assente; cingulum linguale sui molari superiori sempre assente; cista assente sui molari superiori; costrizione del protocono su M1-M2 sempre presente.

Sottotribù Dicerotina

Diagnosi cladistica: Rhinocerotini caratterizzati da uno pseudo-meato uditivo esterno aperto; vomere arrotondato; angolo sinfisi/bordo ventrale della mandibola acuto; sinfisi snella; corpus

mandibulae convesso; I1 assente; i1 assente; i2 assente; costrizione sul protocono in M1-M2 di solito assente.

Genere *Paradiceros*

Specie *Paradiceros mukirii*

Diagnosi cladistica: Dicerotino caratterizzato da base anteriore del processo zigomatico bassa; un'inserzione per il corno frontale piccola; rapporto lunghezza premolari/molari < 42; P1 presente; crochet su P2-P4 di solito presente; postfossetta stretta su P2-P4; costrizione del protocono su P3-P4 sempre assente; crochet sui molari superiori di solito presente; crista assente sui molari superiori; cingulum linguale sui molari superiori sempre assente.

Genere *Diceros*

Specie "*Diceros*" *praecox*

Diagnosi cladistica: Dicerotino caratterizzato da un tubercolo nucale poco sviluppato; creste fronto-parietali vicine; cresta occipitale concava; cingulum posteriore su M1-M2 basso e ridotto.

Specie *Diceros bicornis*

Diagnosi cladistica: Dicerotino caratterizzato da base anteriore del processo zigomatico bassa; una sutura fra lo iugale e lo squamoso ruvida; area fra i temporali e la cresta nucale piatta; margine posteriore della serie dentaria superiore ristretta alla metà anteriore del cranio; cranio brachicefalo; profilo trasversale del tubercolo articolare sullo squamoso diritto; processo paraoccipitale poco sviluppato; protolofo sul P2 interrotto; crochet sui molari superiori di solito presente; cingulum linguale sui molari superiori sempre assente; trigonide arrotondato; dp1/p1 di solito presente.

Genere *Ceratotherium*

Sottogenere *Ceratotherium* (*Pliodiceros*)

Specie *Ceratotherium neumayri*

Diagnosi cladistica: Dicerotino caratterizzato dalla presenza del processo post-orbitale sull'arcata zigomatica; pseudo-meato uditivo esterno parzialmente chiuso; tubercolo occipitale poco sviluppato; tubercolo articolare sullo squamoso smussato; processo post-glenoidale a forma di diedro; processo post-timpanico poco sviluppato; costrizione del protocono su P3-P4 sempre assente; cingulum posteriore su M1-M2 basso e ridotto.

Genere *Ceratotherium*

Sottogenere *Ceratotherium* (*Ceratotherium*)

Diagnosi cladistica: bordo anteriore dell'orbita sopra M3, faccia occipitale inclinata all'indietro, denti subipsodonti, cingulum linguale di solito assente su P2-P4, crista su P3 di solito presente, crista e mediofossetta di solito presente sui molari superiori, piega del paracono assente su M1-M2, M3 quadrangolare, protolofo su M3 lingualmente allungato, incisura posteriore sull'ectometalofo di M3 presente.

Specie *Ceratotherium mauritanicum*

Diagnosi cladistica: Dicerotino caratterizzato un protocono di uguale o maggiore sviluppo dell'ipocono su P2; antecrochet sui molari superiori sempre assente; crista sui molari superiori sempre presente; piega del metacono su M1-M2 presente.

Specie *Ceratotherium simum*

Diagnosi cladistica: Dicerotino caratterizzato da processo post-timpanico poco sviluppato, denti ipsodonti; protocono e ipocono fusi a formare un muro linguale in P2; protolofo interrotto su P2; protocono e ipocono uniti da un ponte linguale su P3-P4.

Sottotribù Rhinocerotina

Genere Rhinoceros

Diagnosi cladistica: Rhinocerotini caratterizzati da un contatto nasali/lacrimali lungo; pseudo-meato uditivo esterno chiuso; margine posteriore degli pterigoidi quasi verticale; rapporto ampiezza zigomatica/ampiezza frontali > 1.5 ; ramo verticale della mandibola inclinato in avanti; dp1/p1 di solito presente.

Specie Rhinoceros sondaicus

Diagnosi cladistica: Rhinocerotina caratterizzato da un rapporto fra la distanza dei nasali dall'orbita/lunghezza del cranio corto; setto nasale a volte ossificato; faccia occipitale inclinata in avanti; bordo ventrale del processo paraoccipitale quasi uguale a quello del processo post-glenoidale; presenza dell'incisione dorsale sul foramen magnum; crochet su P2-P4 di solito presente; cingulum antero-linguale su P1 assente.

Rhinoceros unicornis

Diagnosi cladistica: Rhinocerotina caratterizzato da incisura nasale a forma di V; setto nasale a volte ossificato; faccia occipitale inclinata in avanti; postfossetta su P2-P4 stretta; metalfo su M1-M lungo.

Rhinoceros platyrhinus

Diagnosi cladistica: Rhinocerotina caratterizzato dalla presenza di un'apofisi laterale sui nasali; profilo trasversale del tubercolo articolare sullo squamoso diritto; processo post-glenoidale a forma di diedro; corona sub-ipsodonte; costrizione del metalfo presente su P2-P4; ipocono e protocono uniti da un ponte linguale su P2 e su P3-P4; costrizione del protocono su M1-M2 sempre

presente e forte; piega del metacono presente su M1-M2; costrizione del protocono su M3 sempre presente.

Sottotribù Dicerorhinina

Genere *Dicerorhinus*

Specie *Dicerorhinus sumatrensis*

Diagnosi cladistica: Rhinocerotini caratterizzati da setto nasale ossificato anche occasionalmente; contatto nasali/lacrimali lungo; sutura iugale/squamoso ruvida; pseudo-meato uditivo esterno aperto; faccia occipitale inclinata in avanti; bordo ventrale del processo paraoccipitale quasi uguale a quello del processo post-glenoidale; cresta occipitale con bordo posteriore concavo; vomere arrotondato; cresta sagittale sul processo basilare assente; angolo sinfisi/bordo ventrale della mandibola ottuso; processo coronoideo sviluppato; costrizione sul metalofo di P2-P4 presente; mediofossetta di solito assente su P3-P4; costrizione sul protocono in M1-M2 di solito presente; rapporto lunghezza bordo anteriore dei nasali-orbita/orbita-condili occipitali compresa fra 75 e 90.

Sottotribù Coelodontina

Diagnosi cladistica: Rhinocerotini caratterizzati da base anteriore del processo zigomatico mascellare alta; ossa nasali fuse; inserzione del corno frontale piccolo; processo coronoideo poco sviluppato; cemento assente; corona alta; costrizione sul metalofo in P2-P4 presente; protocono e ipocono uniti da un ponte linguale; metalofo trasverso; crista di solito presente sul P3; mesostilo incipiente su M2; costrizione sul protocono in M3 di solito assente; rapporto lunghezza bordo anteriore dei nasali-orbita/orbita-condili occipitali compresa fra 75 e 90.

Genere *Dihoplus*

Diagnosi cladistica: mediofossetta su P3-P4 di solito assente, antecrochet sui molari superiori di solito presente, cingulum linguale sui molari superiori sempre assente, dp1/p1 di solito presente.

Dihoplus schleiermacheri

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato da cingulum linguale su P2-P4 sempre assente; postfossetta su P2-P4 stretta; ipocono e protocono uniti da un ponte linguale su P3-P4; metalofo trasverso su P3-P4.

Dihoplus miguelcrusafonti

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato da crochet multiplo su P2-P4; costrizione del protocono su P3-P4 di solito presente; crista di solito presente sui molari superiori; costrizione del protocono su M1-M2 presente e forte; cingulum posteriore su M1-M2 basso e ridotto.

Genere Indeterminato

"Stephanorhinus" pikermiensis

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato da un bordo ventrale del processo paraoccipitale quasi uguale a quello del processo post-glenoidale; cresta occipitale a forca; metalofo trasverso su P3-P4; antecrochet su P2-P3 di solito assente; costrizione sul protocono in M1-M2 sempre presente; piega del paracono debole su M1-M2.

"Stephanorhinus" megarhinus

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato da setto nasale mai ossificato; faccia occipitale di forma trapezoidale; I1 presente; ipocono posteriore al metacono su P2; mediofossetta

su P3-P4 di solito assente; metalfo trasverso su P3-P4; rapporto lunghezza nasali-orbita/orbita-condili occipitali < 75.

Genere *Stephanorhinus* sensu lato

Stephanorhinus lantianensis

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato dalla presenza di un'apofisi laterale sui nasali; ossa nasali strette; cemento debole o variabile sui denti superiori.

Stephanorhinus jeanvireti

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato da un rapporto lunghezza incisura nasale-orbita/lunghezza del cranio lungo; processo post-glenoidalis a forma di diedro; I2 presente; cingulum linguale su P2-P4 sempre presente; crista sempre assente sui molari superiori; piega del paracono debole su M1-M2.

Genere *Stephanorhinus* sensu stricto

Sottogenere *Stephanorhinus* (*Stephanorhinus*)

Diagnosi cladistica: bordo posteriore dell'incisura nasale su P1-P3, profilo dorsale del cranio piatto, cingulum linguale su P2-P4 continuo, antecrochet su P4 assente.

Stephanorhinus (*Stephanorhinus*) *kirchbergensis*

Diagnosi cladistica: Coelodontino caratterizzato da margine posteriore degli pterigoidi quasi verticale; bordo posteriore della cresta occipitale concavo; faccia occipitale di forma trapezoidale; cemento assente sui denti; corona parzialmente ipsodonte; crochet su P2-P4 di solito multiplo; protocono e ipocono separati su P2; costrizione del protocono su P3-P4 di solito assente; rapporto lunghezza nasali-orbita/orbita-condili occipitali < 75; coni linguali bulbosi sui molari.

Stephanorhinus (Stephanorhinus) etruscus

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato da profilo dorsale del cranio piatto; inserzione per il corno frontale piccola; ramo verticale della mandibola inclinato in avanti; costrizione del protocono su P3-P4 di solito assente; ipocono isolato su M1; costrizione del protocono su M3 sempre assente.

Stephanorhinus (Stephanorhinus) hundsheimensis

Diagnosi cladistica: Coelodontino caratterizzato da profilo dorsale del cranio piatto; crochet su P-P4 a volte multiplo; cingulum linguale su P2-P4 sempre presente; antecrochet su P2-P3 sempre assente; antecrochet sui molari superiori di solito presente.

Stephanorhinus (Stephanorhinus) yunchuchenensis

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato da assenza del processo post-orbitale; bordo ventrale del processo paraoccipitale sopra a quello del processo post-glenoidale; ossa nasali molto ampie; rapporto ampiezza zigomatica/ampiezza frontali > 1.5 ; sviluppo del protocono sul P2 simile all'ipocono; crista sul P3 di solito assente; mediofossetta di solito assente sui molari superiori; cresta sagittale sull'inserzione del corno nasale presente.

Sottogenere *Stephanorhinus (Procerorhinus)*

Stephanorhinus (Procerorhinus) hemitoechus

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato da foramen infraorbitale posizionato sui molari; faccia occipitale di forma trapezoidale; incisione dorsale sul foramen magnum presente;

foramen magnum subtriangolare; rapporto lunghezza premolari/lunghezza molari compreso fra 42 e 50.

Genere *Coelodonta*

Diagnosi cladistica: foramen infraorbitale dietro l'incisura nasale, rapporto fra la distanza dei nasali dall'orbita sulla lunghezza del cranio >17%, costrizione del metalofo su P2-P4 assente, mediofossetta su P3-P4 di solito presente, crista sui molari superiori sempre presente, parte posteriore dell'ectolofo diritta, incisura posteriore sull'ectometalofo in M3 presente, sommità dell'inserzione per il corno nasale stretta, topografia occlusale plagiolofodonte.

Coelodonta thibetana

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato da assenza del processo post-orbitale; profilo dorsale del cranio piatto; assenza della costrizione del protocono su M3.

Coelodonta nihowanensis

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato dal bordo anteriore dell'orbita a livello di P4-M2; faccia occipitale verticale.

Coelodonta antiquitatis

Diagnosi cladistica: Coelodontina caratterizzato dal foramen infraorbitale posizionato sui molari; cemento abbondante sui denti; denti ipsodonti.

PAUP	TNT
21	21: 1 --> 2
25	23: <i>1 --> 0</i>
43	25: 1 --> 0
74	43: 1 --> 0
106	47: <i>1 --> 0</i>
	56: <i>1 --> 2</i>
	66: <i>1 --> 0</i>
	74: 1 --> 0
	85: <i>1 --> 0</i>
	93: 2 --> 1
	96: <i>1 --> 2</i>
	103: 2 --> 1
	106: 1 --> 0
	111: 2 --> 1
	134: 0 --> 1
	144: 0 --> 2

Tab. 10. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Lartetotherium sansaniense*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 10. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Lartetotherium sansaniense obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
16	0 ==> 1
24	1 ==> 2
27	1 ==> 0
41	0 ==> 1
51	1 ==> 0
77	0 ==> 1
81	1 ==> 0
89	0 ==> 1
96	2 ==> 3
98	1 ==> 0
114	1 ==> 0
149	2 ==> 1
150	0 ==> 1
	<i>3: 2 --> 1</i>
	16: 0 --> 1
	<i>23: 1 --> 0</i>
	24: 1 --> 2
	27: 1 --> 0
	41: 0 --> 1
	51: 1 --> 0
	77: 0 --> 1
	81: 1 --> 0
	89: 0 --> 1
	<i>93: 2 --> 1</i>
	96: 1 --> 3
	98: 1 --> 0
	<i>103: 2 --> 1</i>
	<i>111: 2 --> 1</i>
	114: 1 --> 0
	<i>134: 0 --> 1</i>
	<i>144: 0 --> 2</i>
	149: 2 --> 1
	150: 0 --> 1

Tab. 11. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Gaioadatherium browni*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 11. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Gaioadatherium browni obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
3	3: 2-->1
16	8: <i>1 --> 0</i>
17	16: 0 --> 1
18	17: 0 --> 1
21	18: 1 --> 0
32	21: 1-->2
53	32: 1 --> 2
54	53: 1 --> 0
75	54: 0 --> 1
96	75: 0 --> 1
100	96: 1 --> 0
112	112: 1 --> 0
119	119: 0 --> 2
120	120: 23 --> 1
123	123: 2 --> 3
124	124: 2 --> 1
127	127: 0-->1
140	<i>139: 0 --> 1</i>
143	140: 1 --> 0
147	143: 1 --> 0
	147: 1 --> 0
	<i>148: 1 --> 0</i>

Tab. 12. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Rusingaceros leakeyi*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 12. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Rusingaceros leakeyi obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
51 1 ==> 0	51: 1 --> 0
60 0 ==> 1	60: 0 --> 1
65 1 ==> 0	65: 1 --> 0
74 1 ==> 0	74: 1 --> 0
93 2 ==> 1	93: 2 --> 1
96 2 ==> 3	96: 1 --> 3
104 0 ==> 1	104: 0 --> 1
106 1 ==> 0	106: 0 --> 1
107 0 ==> 1	107: 0 --> 1
<i>110 1 ==> 0</i>	114: 1 --> 0
114 1 ==> 0	123: 2 --> 3
<i>121 1 ==> 0</i>	124: 2 --> 3
123 2 ==> 3	<i>148: 1 --> 0</i>
124 2 ==> 3	

Tab. 13. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano "*Nuovo Genere*" *steinheimensis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 13. Comparison between the unambiguous autapomorphies of "Nuovo Genere" steinheimensis obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
16 0 ==> 1	16: 0 --> 1
39 1 ==> 0	39: 1 --> 0
72 0 ==> 2	72: 0 --> 2
93 2 ==> 1	93: 2 --> 1
98 1 ==> 0	98: 1 --> 0
<i>100 1 ==> 0</i>	120: 3 --> 2
<i>110 1 ==> 0</i>	123: 2 --> 3
120 3 ==> 2	
<i>121 1 ==> 0</i>	
123 2 ==> 3	

Tab. 14. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Paradiceros mukirii*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 14. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Paradiceros mukirii obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
27 1 ==> 0	8: <i>1 --> 0</i>
42 2 ==> 1	43: 1 --> 0
43 1 ==> 0	133: 0 --> 1
133 0 ==> 1	

Tab. 15. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano "*Diceros praecox*". In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 15. Comparison between the unambiguous autapomorphies of "Diceros" praecox obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
16 0 ==> 1	16: 0 --> 1
20 0 ==> 1	20: 0 --> 1
23 1 ==> 0	23: 1 --> 0
28 0 ==> 1	28: 0 --> 1
30 0 ==> 1	30: 0 --> 1
47 1 ==> 0	47: 1 --> 0
55 0 ==> 1	55: 0 --> 1
108 0 ==> 1	108: 0 --> 1
120 3 ==> 2	120: 3 --> 2
123 2 ==> 3	123: 2 --> 3
148 0 ==> 1	<i>139: 1 --> 0</i>
149 2 ==> 1	148: 0 --> 1
	149: 2 --> 1

Tab. 16. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Diceros bicornis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 16. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Diceros bicornis obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
18 1 ==> 0	18: 1 --> 0
24 0 ==> 1	24: 0-->1
27 2 ==> 0	46: 1 --> 0
46 1 ==> 0	49: 1 --> 2
49 1 ==> 2	54: 0 --> 1
54 0 ==> 1	133: 0 --> 1
<i>110</i> 1 ==> 0	
<i>121</i> 1 ==> 0	
133 0 ==> 1	

Tab. 17. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Ceratotherium neumayri*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 17. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Ceratotherium neumayri obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
106 1 ==> 0	106: 1 --> 0
119 1 ==> 0	119: 1 --> 0
121 2 ==> 3	121: 2 --> 3
128 1 ==> 0	128: 1 --> 0

Tab. 18. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Ceratotherium mauritanicum*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 18. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Ceratotherium mauritanicum obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
54 0 ==> 1	54: 0 --> 1
76 2 ==> 3	76: 2 --> 3
103 2 ==> 3	103: 2 --> 3
<i>108</i> 0 ==> 1	111: 2 --> 1
111 2 ==> 1	

Tab. 19. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Ceratotherium simum*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 19. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Ceratotherium simum obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
9	9: 0 --> 1
10	10: 0 --> 1
25	25: 1 --> 0
26	26: 1 --> 2
57	57: 0 --> 1
94	94: 0 --> 1
101	101: 0 --> 1
109	109: 0 --> 1
124	124: 2 --> 0

Tab. 20. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Rhinoceros sondaicus*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 20. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Rhinoceros sondaicus obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
8	8: 0 --> 1
10	10: 0 --> 1
25	25: 1 --> 0
98	98: 1 --> 0
130	130: 1 --> 0

Tab. 21. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Rhinoceros unicornis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 21. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Rhinoceros unicornis obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
1 0 ==> 1	1: 0 --> 1
47 1 ==> 0	47: 1 --> 0
49 1 ==> 2	49: 1 --> 2
76 0 ==> 2	76: 0 --> 2
95 0 ==> 1	95: 0 --> 1
103 2 ==> 1	103: 2 --> 1
111 2 ==> 1	<i>108: 1 --> 0</i>
124 2 ==> 3	111: 2 --> 1
125 0 ==> 1	124: 2 --> 3
128 1 ==> 0	125: 0 --> 1
144 0 ==> 2	128: 1 --> 0
	<i>139: 0 --> 1</i>
	144: 0 --> 2

Tab. 22. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Rhinoceros platyrhinus*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 22. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Rhinoceros platyrhinus obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
96 1 ==> 2	96: 1 --> 2
98 1 ==> 0	98: 1 --> 0
111 2 ==> 1	111: 2 --> 1
112 1 ==> 0	112: 1 --> 0

Tab. 23. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Dihoplus schleiermachi*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 23. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Dihoplus schleiermachi obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
94 0 ==> 1	94: 0 --> 1
110 1 ==> 2	110: 1 --> 2
114 2 ==> 3	114: 2 --> 3
121 1 ==> 2	121: 1 --> 2
124 2 ==> 3	124: 2 --> 3
125 0 ==> 1	125: 0 --> 1
133 0 ==> 1	133: 0 --> 1
	<i>148: 1 --> 0</i>

Tab. 24. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Dihoplus miguelcrusafonti*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 24. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Dihoplus miguelcrusafonti obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
26 1 ==> 2	26: 1 --> 2
43 1 ==> 2	43: 1 --> 2
99 0 ==> 1	99: 0 --> 1
112 1 ==> 0	112: 1 --> 0
124 2 ==> 3	124: 2 --> 3
<i>127 0 ==> 1</i>	

Tab. 25. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano "*Stephanorhinus*" *pikermiensis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 25. Comparison between the unambiguous autapomorphies of "Stephanorhinus" pikermiensis obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
10 1 ==> 0	10: 1 --> 0
56 2 ==> 1	78: 1 --> 0
78 1 ==> 0	104: 1 --> 0
104 1 ==> 0	109: 0 --> 1
109 0 ==> 1	112: 1 --> 0
112 1 ==> 0	
<i>150 1 ==> 0</i>	

Tab. 26. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano "*Stephanorhinus*" *megarhinus*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 26. Comparison between the unambiguous autapomorphies of "Stephanorhinus" megarhinus obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
1 0 ==> 1	1: 0 --> 1
31 1 ==> 0	31: 1 --> 0
74 0 ==> 1	74: 0 --> 1

Tab. 27. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Stephanorhinus lantianensis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 27. Comparison between the unambiguous autapomorphies of *Stephanorhinus lantianensis* obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
9 <i>1 ==> 0</i>	49: 1 --> 2
49 1 ==> 2	81: 1 --> 0
81 1 ==> 0	96: 1 --> 0
96 1 ==> 0	121: 1 --> 0
121 1 ==> 0	
127 0 ==> 1	

Tab. 28. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Stephanorhinus jeanvireti*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 28. Comparison between the unambiguous autapomorphies of *Stephanorhinus jeanvireti* obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
21 <i>1 ==> 0</i>	39: 1 --> 0
39 1 ==> 0	110: 0 --> 1
69 0 ==> 1	134: 0 --> 1
110 0 ==> 1	144: 1 --> 0
134 0 ==> 1	
144 1 ==> 0	

Tab. 29. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Stephanorhinus etruscus*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 29. Comparison between the unambiguous autapomorphies of *Stephanorhinus etruscus* obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
<i>21</i> <i>1 ==> 0</i>	94: 0 --> 1
94 0 ==> 1	96: 1 --> 0
96 1 ==> 0	99: 1 --> 0
99 1 ==> 0	119: 01 --> 2
119 0 ==> 2	

Tab. 30. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Stephanorhinus hundsheimensis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 30. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Stephanorhinus hundsheimensis obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
29 0 ==> 1	29: 0 --> 1
<i>43</i> <i>1 ==> 0</i>	94: 0 --> 1
56 2 ==> 1	103: 1 --> 2
<i>74</i> <i>1 ==> 0</i>	110: 0 --> 1
76 0 ==> 1	
94 0 ==> 1	
103 1 ==> 2	
110 0 ==> 1	
<i>150</i> <i>1 ==> 0</i>	
<i>153</i> <i>0 ==> 1</i>	

Tab. 31. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Stephanorhinus kirchbergensis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 31. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Stephanorhinus kirchbergensis obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
15 0 ==> 1	15: 0 --> 1
26 2 ==> 1	26: 2 --> 1
31 1 ==> 2	31: 1 --> 2
41 0 ==> 1	41: 0 --> 1
106 1 ==> 0	106: 1 --> 0
114 2 ==> 1	114: 2 --> 1
122 0 ==> 1	122: 0 --> 1
152 0 ==> 1	152: 0 --> 1

Tab. 32. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Stephanorhinus yunchuchenensis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 32. Comparison between the unambiguous autapomorphies of *Stephanorhinus yunchuchenensis* obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
4 0 ==> 1	4: 0 --> 1
56 2 ==> 1	57: 0 --> 1
57 0 ==> 1	58: 0 --> 1
58 0 ==> 1	72: 0 --> 1
72 0 ==> 1	<i>150: 01 --> 2</i>

Tab. 33. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Stephanorhinus hemitoechus*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 33. Comparison between the unambiguous autapomorphies of *Stephanorhinus hemitoechus* obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
15 0 ==> 1	15: 0 --> 1
21 1 ==> 0	21: 1 --> 0
144 1 ==> 0	<i>119: 1 --> 0</i>
	144: 1 --> 0

Tab. 34. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Coelodonta thibetana*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 34. Comparison between the unambiguous autapomorphies of *Coelodonta thibetana* obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP	TNT
13 1 ==> 0	13: 1 --> 0
25 2 ==> 1	25: 2 --> 1

Tab. 35. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Coelodonta nihowanensis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 35. Comparison between the unambiguous autapomorphies of *Coelodonta nihowanensis* obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

PAUP		TNT
4	0 ==> 1	4: 0 --> 1
74	1 ==> 2	74: 1 --> 2
76	2 ==> 3	76: 2 --> 3

Tab. 36. Tabella comparativa delle autapomorfie non ambigue restituite dall'analisi in PAUP e TNT che caratterizzano *Coelodonta antiquitatis*. In corsivo le sinapomorfie non condivise fra le due analisi.

Tab. 36. Comparison between the unambiguous autapomorphies of Coelodonta antiquitatis obtained with PAUP and TNT. The characters in italics are not shared between the two lists.

MORFOMETRIA GEOMETRICA

La lista degli esemplari utilizzati per la digitalizzazione è riportata in Appendice 5 ed è costituita da 235 crani appartenenti a 24 specie e ripartiti come segue:

Ceratotherium mauritanicum, 3; *Ceratotherium neumayri*, 5; *Ceratotherium simum*, 14; *Coelodonta antiquitatis*, 42; *Coelodonta nihowanensis*, 1; *Coelodonta tologijensis*, 1; *Dicerorhinus sumatrensis*, 24; *Diceros bicornis*, 33; *Diceros gansuensis*, 2; "*Stephanorhinus*" *megarhinus*, 4; "*Stephanorhinus*" *pikermiensis*, 2; *Dihoplus schleiermacheri*, 1; *Gaindatherium browni*, 1; *Lartetotherium sansaniense*, 1; *Rhinoceros platyrhinus*, 1; *Rhinoceros sondaicus*, 28; *Rhinoceros unicornis*, 19; *Rusingaceros leakeyi*, 1; *Stephanorhinus etruscus*, 16; *Stephanorhinus hemitoechus*, 9; *Stephanorhinus hundsheimensis*, 10; *Stephanorhinus jeanvireti*, 3; *Stephanorhinus kirchbergensis*, 12; *Stephanorhinus lantianensis*, 1.

102 esemplari appartengono a specie incluse nella sottotribù Coelodontina, 57 a quelle incluse nei Dicerotina, 49 a quelle incluse nei Rhinocerotina, 24 a quelle incluse nei Dicerorhinina e 3 esemplari non appartengono a nessuna sottotribù.

Per visualizzare la distribuzione degli esemplari nel morfospazio è stata utilizzata l'analisi delle componenti principali fra gruppi (PCA_g).

I primi tre assi spiegano il 63.8% circa della varianza; PC1 spiega il 42.92% circa, PC2 il 11.55% circa e PC3 il 9.36% circa.

In Figura 76 sono riportate le griglie di deformazione associate ai primi due PC; le dimensioni dei singoli punti sono proporzionali alla taglia degli esemplari. Per valori estremi negativi di PC1, il cranio è caratterizzato da una faccia occipitale inclinata all'indietro, cresta occipitale proiettata oltre i condili, serie dentaria proiettata in avanti, regione otica corta e larga; per valori estremi positivi di PC1, il cranio è relativamente corto e alto, regolarmente concavo dorsalmente, con una faccia occipitale quasi verticale, regione otica sviluppata, serie dentaria non proiettata in avanti rispetto al

bordo posteriore dell'incisura nasale. Gli esemplari appartenenti alla sottotribù Coelodontina occupano prevalentemente l'area con valori negativi di PC1, ad esclusione di alcuni esemplari attribuiti a *S. kirchbergensis* che si trovano su bassi valori positivi di PC1. Per quanto concerne la sottotribù Dicerotina, le specie del genere *Ceratotherium* occupano l'area con valori negativi di PC1, mentre *D. bicornis* occupa l'area con valori positivi di PC1; *D. gansuensis* è in posizione intermedia fra questi due gruppi. I Rhinocerotina occupano esclusivamente l'area con valori positivi di PC1, così come Dicerorhinina (ad esclusione di due esemplari). Un quinto gruppo formato dalle specie non incluse in nessuna sottotribù (*R. leakeyi*, *L. sansaniense* e *G. browni*) occupa una posizione intermedia nel morfospazio, molto vicini al valore zero. Per valori estremi negativi di PC2, il cranio è più alto anteriormente, la cresta occipitale è poco proiettata all'indietro, la faccia occipitale è quasi verticale, la regione otica è ben sviluppata, il profilo dorsale è concavo al centro, il bordo anteriore di P2 è proiettato in avanti rispetto al bordo posteriore dell'incisura nasale. Per valori estremi positivi di PC2, il cranio è regolarmente alto, con un profilo dorsale concavo alla giunzione fra frontali e parietali, la faccia occipitale è alta, l'arcata zigomatica è bassa. Gli esemplari appartenenti ai Dicerotina sono quasi esclusivamente concentrati su valori negativi di PC2. Una parte dei Rhinocerotina (in particolare *R. sondaicus*) si trova al di sotto del valore 0, così come alcuni esemplari di *D. sumatrensis*, e, per i Coelodontina, alcuni esemplari del genere *Stephanorhinus*. La maggior parte degli esemplari appartenenti a Coelodontina, Dicerorhinina e Rhinocerotina sono localizzati su valori positivi di PC2.

In Figura 77, sono riportate le griglie di deformazione associate a PC1 e PC3. Le deformazione per valori estremi per PC1 sono le stesse descritte precedentemente. Per valori negativi di PC3, il cranio ha una cresta occipitale leggermente proiettata all'indietro ma senza superare i condili, la faccia occipitale è leggermente inclinata in avanti, la regione otica è ben sviluppata, la serie dentaria è spostata in avanti, il cranio è più alto anteriormente. Per valori positivi di PC3, il cranio appare regolarmente alto, leggermente concavo al centro, il bordo anteriore di P2 è allo stesso livello del bordo posteriore dell'incisura nasale. La maggior parte dei Coelodontina ha

valori negativi di PC3; buona parte del genere *Diceros* (Dicerotina) ha valori negativi di PC3, mentre il genere *Ceratotherium* ha valori positivi. *Dicerorhinus sumatrensis* si trova su valori positivi di PC3 insieme agli esemplari delle specie non incluse in alcuna sottotribù. I Rhinocerotina sono in parte su valori negativi di PC3, in minima parte su valori positivi.

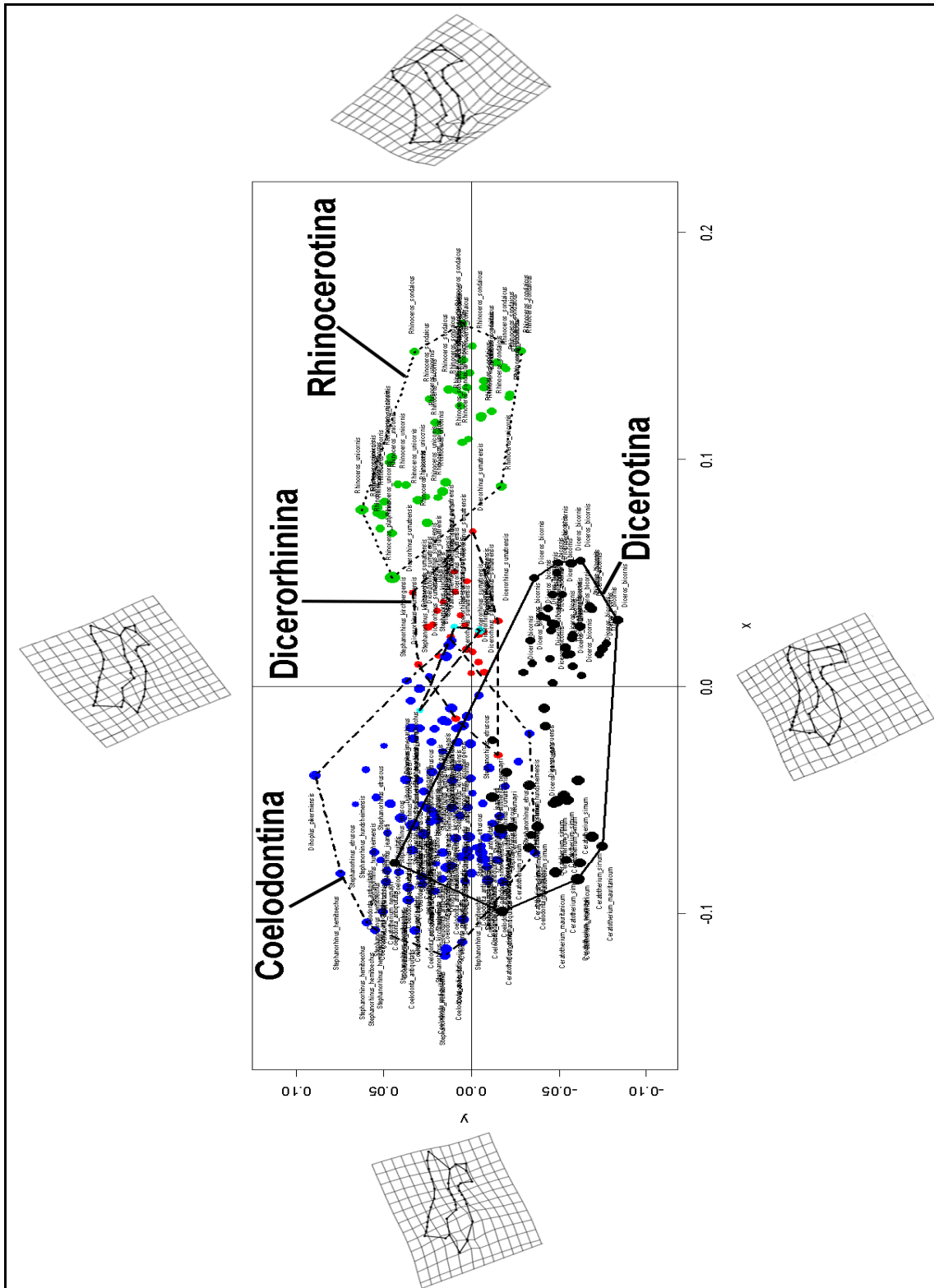


Fig. 76. Plot PC1/PC2 relativo all'analisi con Morfometria Geometrica. Gli esemplari sono raggruppati sulla base della sottotribù di appartenenza. Gli griglie di deformazione fanno riferimento agli estremi degli assi.

Fig. 76. PC1/PC2 plot of Geometric Morphometrics analysis. The specimens are grouped according to the previously identified subtribes. Deformation grids refer to extreme values of the axes.

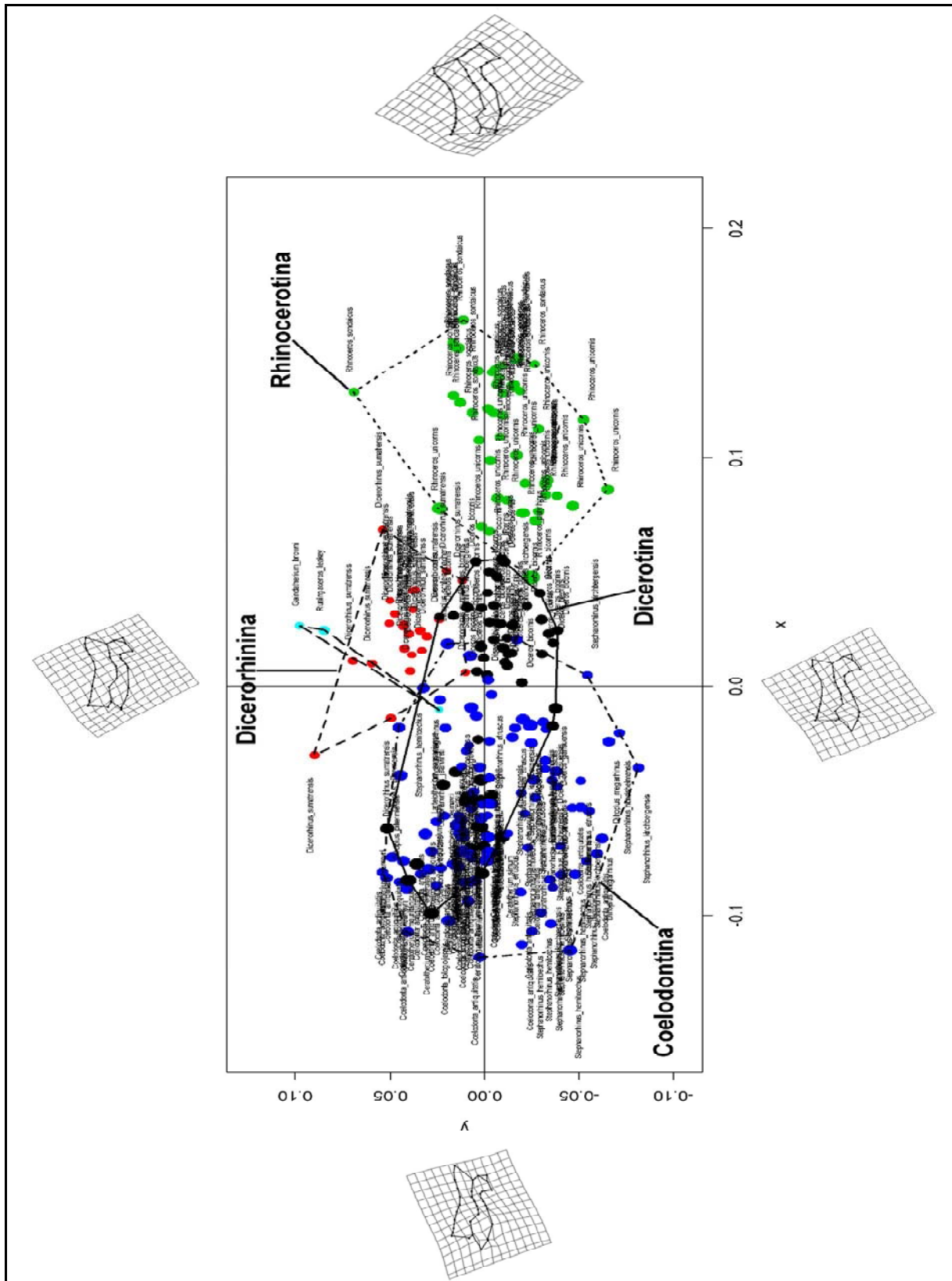


Fig. 77. Plot PC1/PC3 relativo all'analisi con Morfometria Geometrica. Gli esemplari sono raggruppati sulla base della sottotribù di appartenenza. Gli griglie di deformazione fanno riferimento agli estremi degli assi.

Fig. 77. PC1/PC3 plot of Geometric Morphometrics analysis. The specimens are grouped according to the previously identified subtribes. Deformation grids refer to extreme values of the axes.

In Figura 78 sono riportate le griglie di deformazione associate ai primi due PC, ma i punti rappresentano la forma media per specie. Fra i Dicerotina, la forma medie delle specie del genere *Ceratotherium* occupa l'area con valori negativi di PC1 e PC2, lo stesso dicasi per *Diceros gansuensis* la cui forma media è però più spostata verso il valore 0, mentre *D. bicornis* ha valori positivi di PC1 e negativi di PC2. I Coelodontina, ad eccezione di *Di. schleiermacheri*, hanno valori negativi di PC1 e, ad eccezione di *C. nihowanensis*, hanno valori positivi di PC2. I Rhinocerotina hanno valori positivi di PC1 e, ad eccezione di *R. sondaicus*, valori positivi di PC2. *Dicerorhinus sumatrensis* e *Di. schleiermacheri* hanno valori positivi di PC1 e PC2 e sono molto vicini all'intersezione degli assi, come *G. browni*. *Lartetotherium sansaniense* è prossimo ai Coelodontina, mentre *R. leakeyi* è prossimo al valore 0 per PC1.

In Figura 79 sono riportate le griglie di deformazione associate a PC1 e PC3 ed i punti rappresentano la forma media per specie. Per quanto riguarda i Coelodontina, le specie del genere *Stephanorhinus*, ad eccezione di *S. lantianensis* e *S. jeanvireti*, hanno valori negativi di PC1 e negativi di PC3 così come "*S.*" *megarhinus*; *S. lantianensis* e *S. jeanvireti* hanno valori negativi di PC1 e positivi di PC3. Le specie del genere *Coelodonta*, "*S.*" *pikermiensis* e *L. sansaniense* hanno valori negativi di PC1 e positivi di PC3; *Di. schleiermacheri* ha valori positivi di PC1 e PC3. All'interno dei Dicerotina, *Ceratotherium* ha valori negativi di PC1 e positivi di PC3; *Diceros gansuensis* ha valori negativi di PC1 e PC2 e *D. bicornis* ha valori positivi di PC1 e negativi di PC3. I Rhinocerotina hanno valori positivi di PC1 e negativi di PC3. *Dicerorhinus sumatrensis* ha valori positivi di PC1 e positivi di PC3 come *R. leakeyi* e *G. browni*.

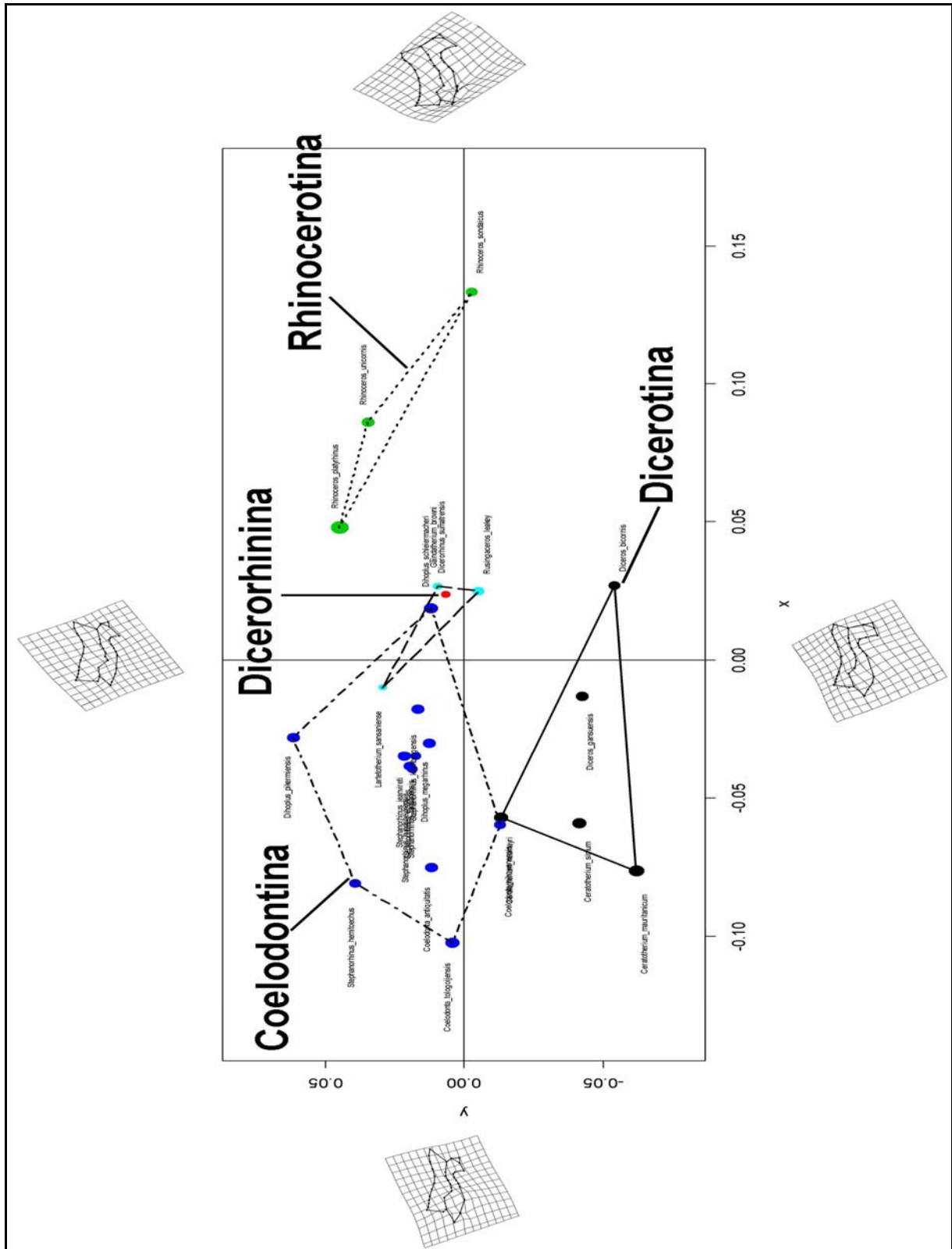


Fig. 78. Plot PC1/PC2 relativo all'analisi con Morfometria Geometrica. Le forme medie per specie sono raggruppate sulla base della sottotribù di appartenenza. Gli griglie di deformazione fanno riferimento agli estremi degli assi.

Fig. 78. PC1/PC2 plot of Geometric Morphometrics analysis. The mean shapes of each species are grouped according to the previously identified subtribes. Deformation grids refer to extreme values of the axes.

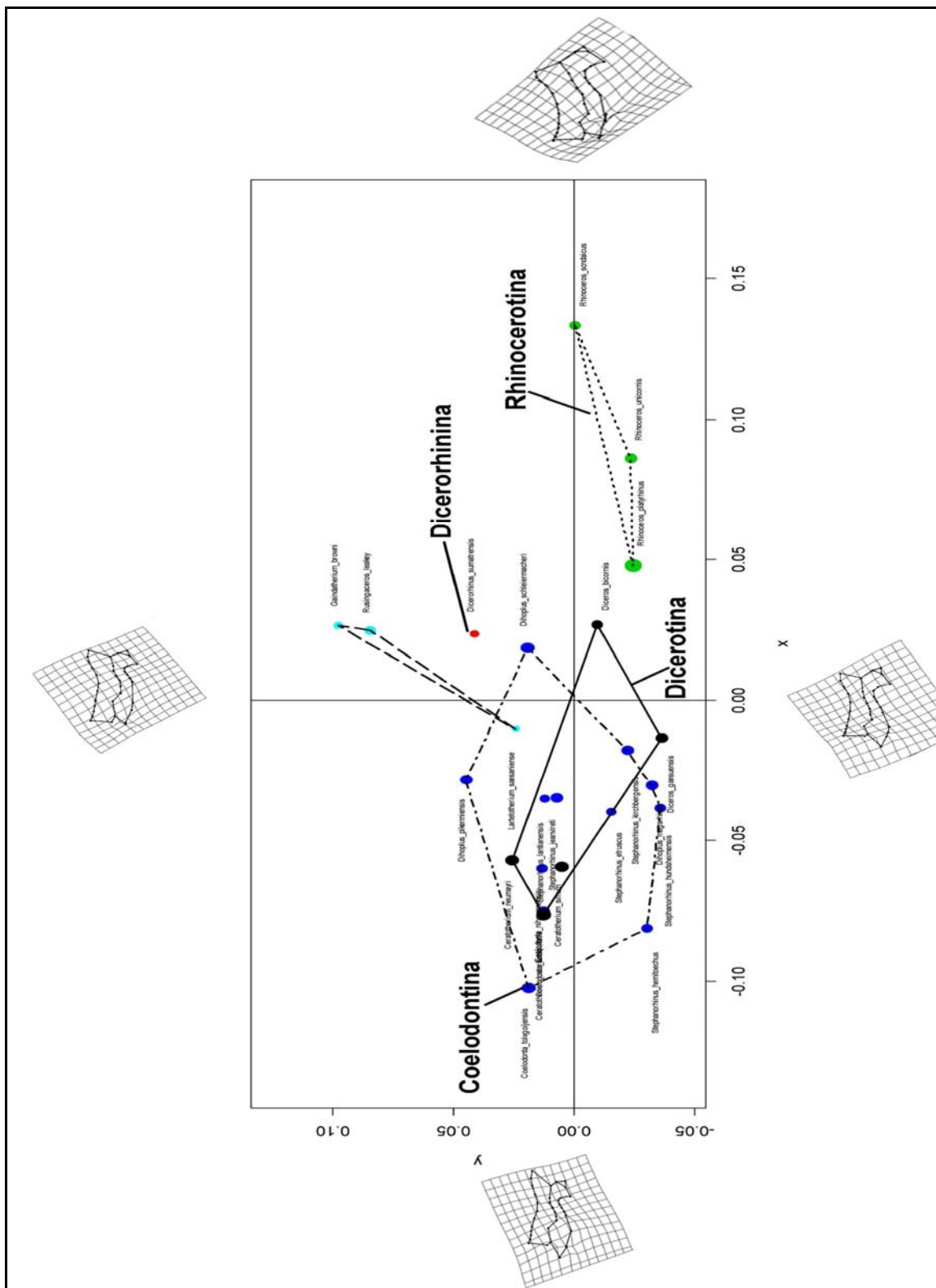


Fig. 79. Plot PC1/PC3 relativo all'analisi con Morfometria Geometrica. Le forme medie per specie sono raggruppate sulla base della sottotribù di appartenenza. Gli griglie di deformazione fanno riferimento agli estremi degli assi.

Fig. 79. PC1/PC3 plot of Geometric Morphometrics analysis. The mean shapes of each species are grouped according to the previously identified subtribes. Deformation grids refer to extreme values of the axes.

L'analisi dei raggruppamenti gerarchici (hierarchical cluster analysis), utilizzando la funzione hclust in R, ha restituito un dendrogramma (Fig. 80) dove le specie sono raggruppate sulla base della loro similarità nella forma.

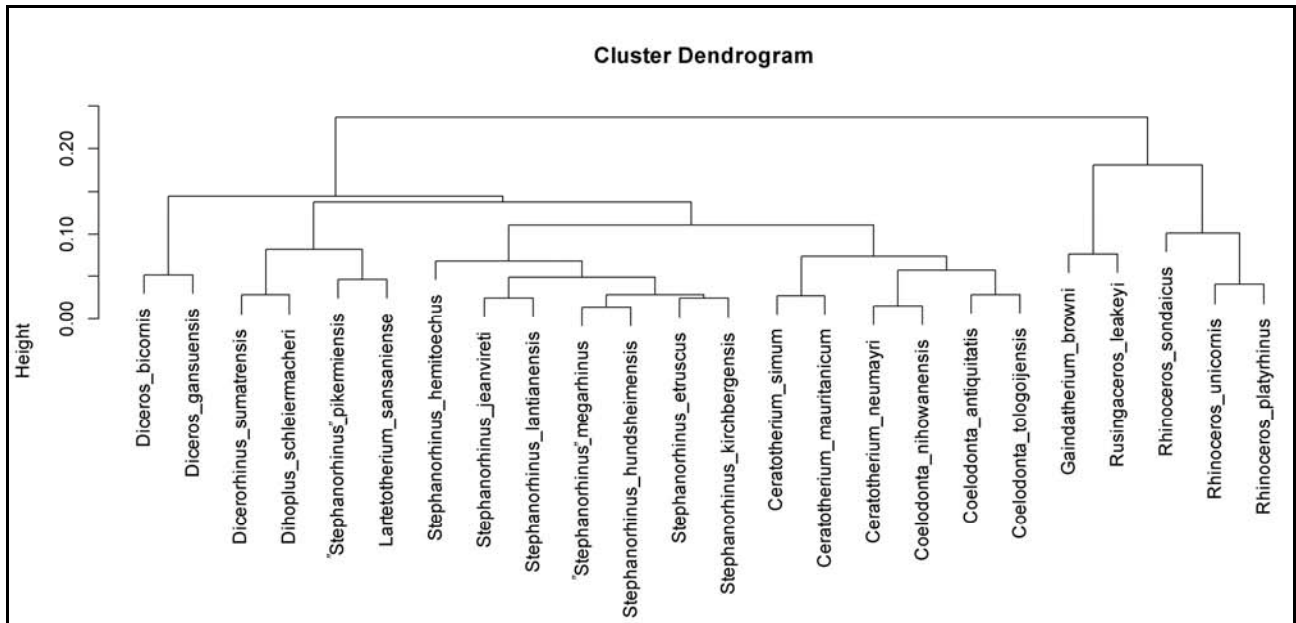


Fig. 80. Dendrogramma di similarità della forma fra le specie considerate.
 Fig. 80. Dendrogram based on the shape similarities within the considered sample.

I seguenti accoppiamenti:

Diceros bicornis-*Diceros gansuensis*;

Ceratotherium simum-*Ceratotherium mauritanicum*;

Coelodonta antiquitatis-*Coelodonta tologojensis*;

Rhinoceros unicornis-*Rhinoceros platyrhinus*;

confermano le similarità morfologiche fra questi taxa discusse precedentemente. Gli accoppiamenti rispecchiano anche le relazioni filogenetiche fra i taxa di ogni coppia, che nell'analisi

cladistica risultano essere taxa fratelli (ad eccezione del primo raggruppamento in quanto *D. gansuensis* non è incluso nell'analisi cladistica).

Dicerorhinus sumatrensis è accoppiato con *Di. schleiermacheri*; d'altronde *Di. schleiermacheri* è stato in passato incluso all'interno del genere *Dicerorhinus* (vedi Guérin, 1980) proprio per le numerose similitudini morfologiche che presenta con la specie attualmente vivente. Inoltre, *Di. schleiermacheri* è la specie più antica e morfologicamente più arcaica di quelle appartenenti al clade Coelodontina di cui *D. sumatrensis* è il sister taxon.

La forma del cranio di *Lartetotherium sansaniense* è molto simile a quella di "*S.*" *pikermiensis*, ma la specie è rappresentata da un solo individuo leggermente deformato e l'attendibilità di questo risultato può essere messa in discussione. "*S.*" *pikermiensis* è stato spesso relazionato con *Di. schleiermacheri* da autori differenti (Groves, 1983; Geraads, 1988; Cerdeño, 1995), ma è stato anche incluso nel genere *Lartetotherium* (Cerdeño, 1992, 1995).

Stephanorhinus jeanvireti e *S. lantianensis* hanno una forma simile; queste due specie, come esposto in precedenza sono le più arcaiche del genere e sono relazionate con le forme tardo mioceniche/plioceniche basali del clade Coelodontina.

Stephanorhinus etruscus è accoppiato con *S. kirchbergensis* mentre *S. hundsheimensis* con "*S.*" *megarhinus*; *S. hemitoechus* non è accoppiato con nessun taxon in particolare.

Ceratotherium neumayri è accoppiato con *Coelodonta nihowanensis*; il risultato si presenta interessante in quanto queste specie sono basali ai generi a cui appartengono, caratterizzati dall'adattamento verso una dieta di tipo "grazer".

La forma di *Gaiotherium browni* è simile a quella di *R. leakeyi*; le due specie sono basali ai Rhinocerotini ma sono rappresentate da un solo cranio ciascuna.

In Figura 81 viene riportata la regressione forma/taglia (come varia la forma al variare della taglia) per tutti gli esemplari considerati per specie, mentre in Figura 82 per le forme medie per specie. Il valore di *p* è significativo nel primo caso (*p* = 0.001) ma non nel secondo (*p* = 0.424).

In Figura 83 sono riportate le regressioni per ogni clade. I valori di p sono significativi per ogni sottotribù:

Dicerotina, $p = 0.0009$;

Dicerorhinina, $p = 0.014$;

Rhinocerotina, $p = 0.0009$;

Coelodontina, $p = 0.0009$.

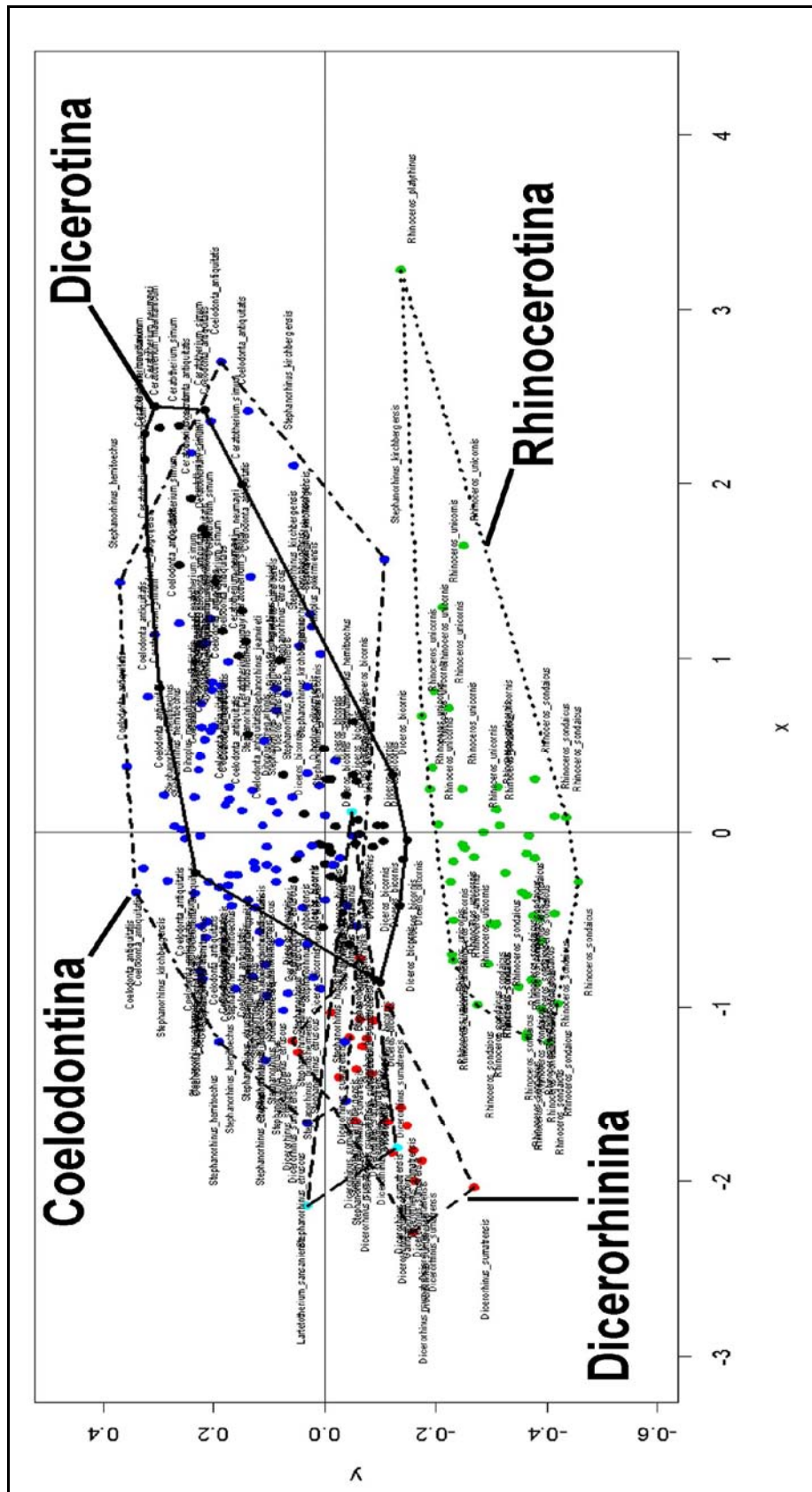


Fig. 81. Regressione forma/taglia su tutti gli esemplari.
 Fig. 81. Linear regression between shape and size.

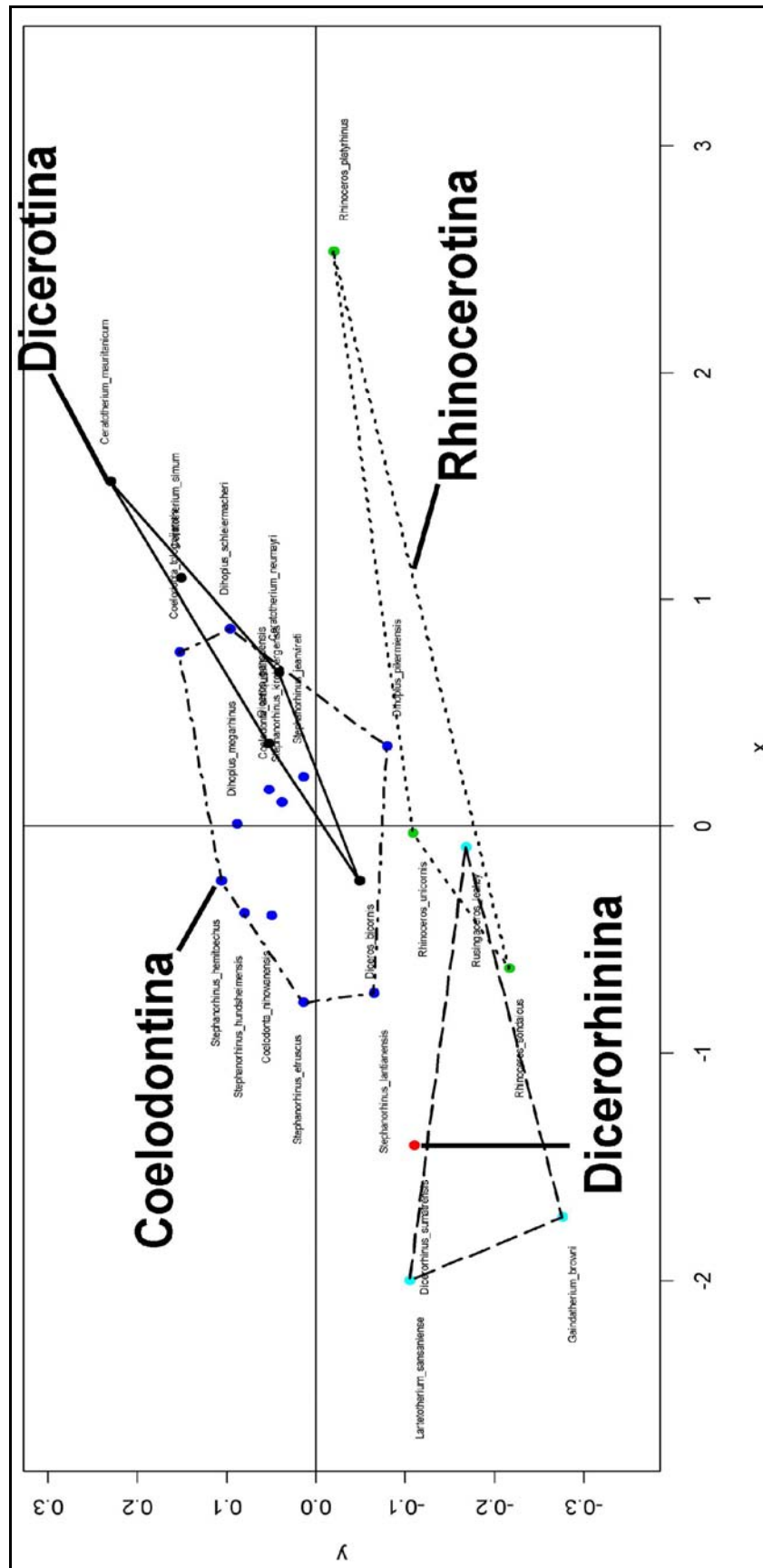


Fig. 82. Regressione forma/taglia sulla medie delle forme per specie.

Fig. 82. Linear regression between shape and size considering the mean shape for each species.

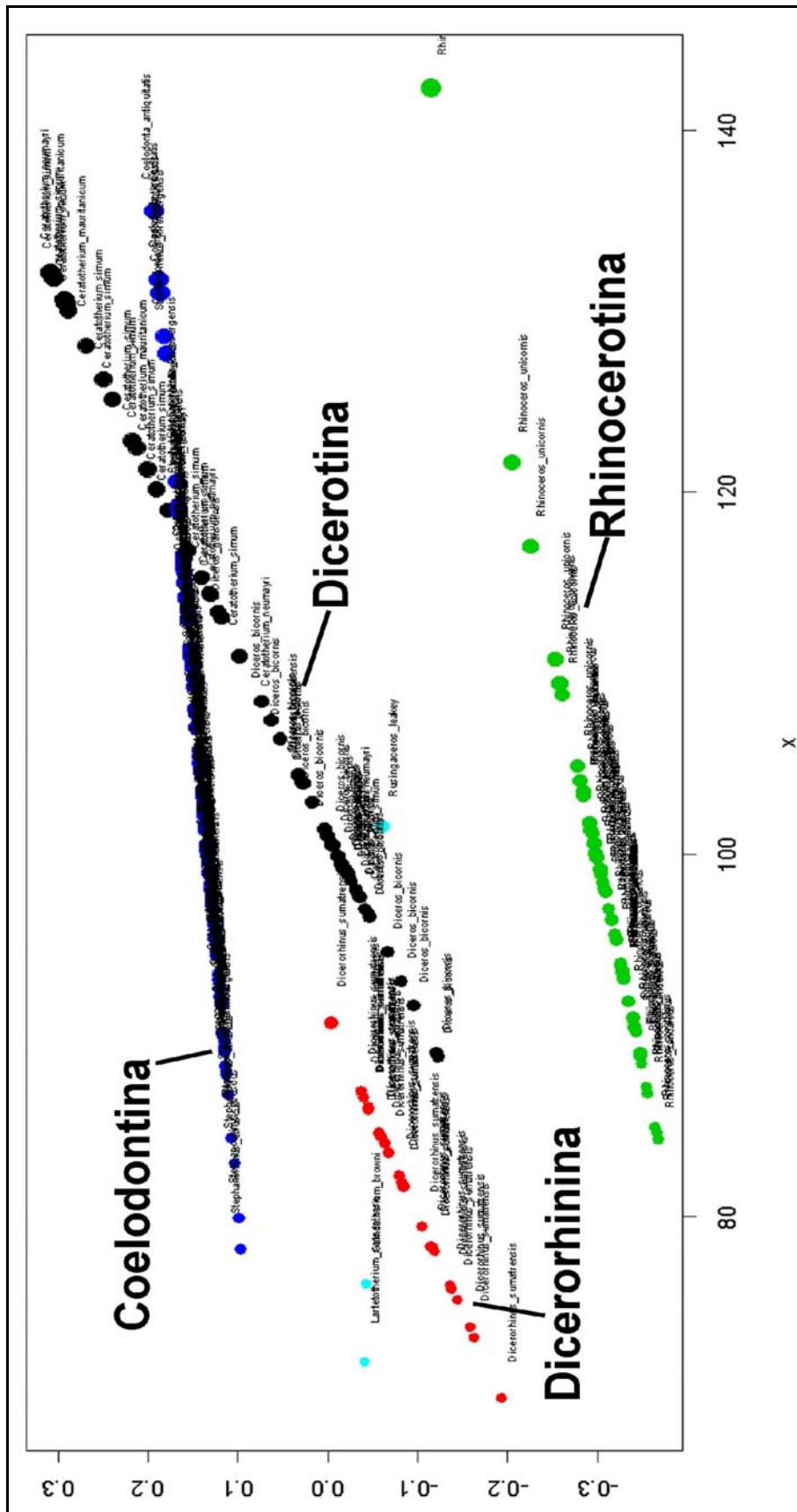


Fig. 83. Regressione forma taglia per ogni sottotribù.
 Fig. 83. Linear regression considering the different subtribes.

I valori di dispersione della forma nel morfospazio per ogni clade (distanza media dalla mediana) sono di 0.089 per Coelodontina, 0.060 per Dicerorhinina, 0.080 per Dicerotina e 0.066 per Rhinocerotina.

Il confronto a coppie rivela che la differenza fra Dicerorhinina e Rhinocerotina e fra Dicerotina e Rhinocerotina non è significativa considerando tutte le forme dei gruppi e non è significativa fra i gruppi considerando le forme medie per specie (Tab. 37).

Valore p	Coelodontina	Dicerorhinina	Dicerotina	Rhinocerotina
Coelodontina		1e-03	2.6e-02	0.001
Dicerorhinina	1.16e-06		2.1e-02	0.353
Dicerotina	2.42e-02	2.11e-02		0.010
Rhinocerotina	7.28e-10	3.63e-01	1.12e-02	
Valore p medie	Coelodontina	Dicerorhinina	Dicerotina	Rhinocerotina
Coelodontina		0.42	0.86	0.11
Dicerorhinina	0.41		0.30	0.16
Dicerotina	0.84	0.31		0.15
Rhinocerotina	0.10	0.13	0.14	

Tab. 37. Confronto a coppie fra le quattro sottotribù. Valore di p osservato è sotto la diagonale, valore di p permutato è sopra la diagonale.

Tab. 37. Pairwise comparisons among the four subtribes. Observed p-value below the diagonal, permuted p-value above the diagonal.

In Tabella 38 sono riportati i risultati della MANOVA a gruppi sulla differenza di forma considerando tutti gli esemplari, e quelli della MANOVA a gruppi considerando le forme medie per specie. Le differenze sono significative considerando tutti gli esemplari e non significativa considerando le medie della forma.

Valore p	Dicerotina	Dicerorhinina	Rhinocerotina	Coelodontina
Dicerotina	0	1e-04	1e-04	1e-04
Dicerorhinina	0	0	1e-04	1e-04
Rhinocerotina	0	0	0	1e-04
Coelodontina	0	0	0	0
Valore p medie	Dicerotina	Dicerorhinina	Rhinocerotina	Coelodontina
Dicerotina	0	0.368	0.692	0.275
Dicerorhinina	0	0	0.534	0.196
Rhinocerotina	0	0	0	0.588
Coelodontina	0	0	0	0

Tab. 38. MANOVA a coppie; valore di p considerando rispettivamente tutto gli esemplari e le medie della forma per ogni specie.

Tab. 38. p-values of the MANOVA analysis considering all the shapes and the mean shapes for each species.

In Tabella 39 sono riportati i risultati dell'ANOVA sulla differenza di taglia fra i gruppi considerando tutte le forme e le forme medie. Le differenze fra i gruppi sono significative considerando tutto le forme del campione. Le differenze sono significative solo fra Dicerotina e Coelodontina e fra Dicerorhinina (rappresentato però da una sola specie) e Rhinocerotina.

Valore p	Dicerotina	Dicerorhinina	Rhinocerotina	Coelodontina
Dicerotina	0	1e-04	1e-04	0.0035
Dicerorhinina	0	0	1e-04	0.0001
Rhinocerotina	0	0	0	0.048
Coelodontina	0	0	0	0
Valore p mean	Dicerotina	Dicerorhinina	Rhinocerotina	Coelodontina
Dicerotina	0	0.163	0.963	0.0384
Dicerorhinina	0	0	0.500	0.076
Rhinocerotina	0	0	0	0.258
Coelodontina	0	0	0	0

Tab. 39. Risultati della ANOVA sulla differenza di taglia fra i gruppi considerando tutte le forme e le forme medie per specie.

Tab. 39. ANOVA analysis, p-values considering the all the shapes and the mean shapes for each species.

La Figura 84 mostra la dispersione della forma nei diversi cladi ed intorno alla mediana di ogni clade considerando tutti gli esemplari di ogni specie.

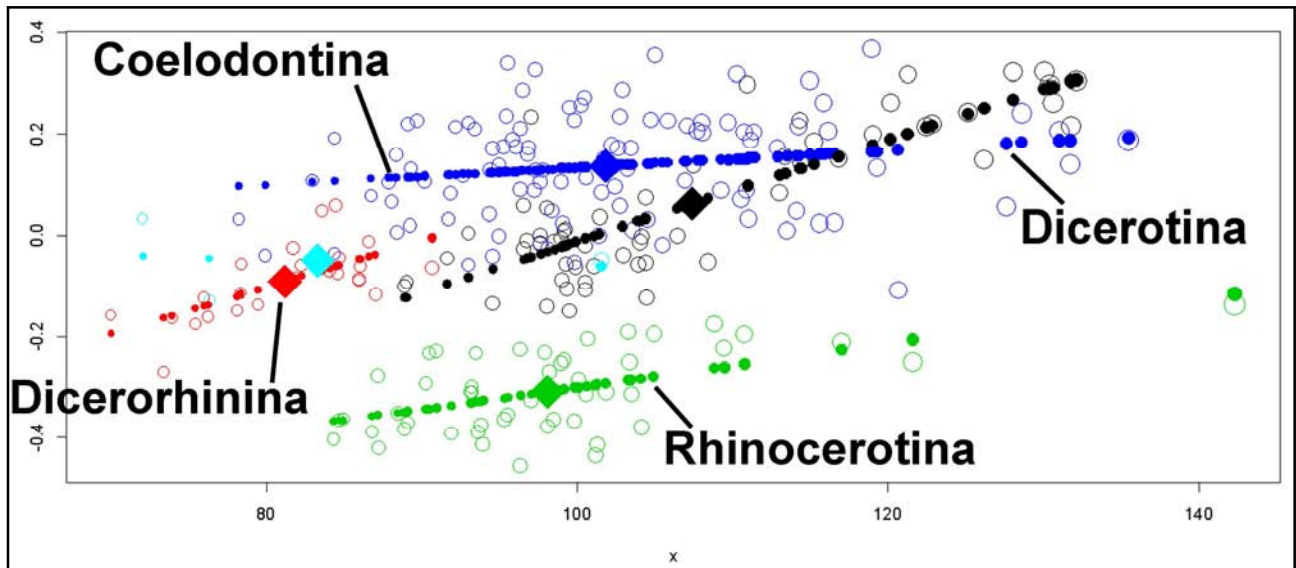


Fig. 84. Dispersione della forma nei diversi cladi considerati.
 Fig. 84. *Shape dispersion within the considered clades.*

L'analisi dei Minimi Quadrati Generalizzati Filogenetici (PGLS) rivela che la regressione forma/taglia considerando le forme medie per specie non è strutturata filogeneticamente ($p = 0.072$).

Il Mantel test, utilizzato per testare l'influenza della filogenesi sulla forma, dà un risultato significativo ($p = 0.003$) considerando le forme medie per specie. Un risultato non significativo ($p = 0.089$) si ottiene testando il segnale filogenetico sulla taglia.

ORIGINI ED EVOLUZIONE DEL GRUPPO

Origine dei Rhinocerotini

Le tre specie conosciute più antiche della tribù Rhinocerotini sono "*Diceros*" *australis*, *Rusingaceros leakeyi* e *Lartetotherium sansaniense*. Tuttavia, resti di rinocerotini ascritti a *Gaioatherium* cf. *browni* e cf. *Rhinoceros* sp. sono stati segnalati nei depositi del Miocene iniziale delle Bugti Hills, nel subcontinente Indiano. Questo materiale consiste di resti dentari e postcraniali (Antoine, com. pers., 2015) e proviene da depositi attribuiti ad un intervallo temporale ben definito, 23-19 Ma (approssimativamente MN1-MN3), sulla base di dati biocronologici e magnetostratigrafici (Métais et al., 2009; Antoine et al., 2010, 213). Questo record asiatico predata quelli europei ed africani ed ha ovviamente delle conseguenze importanti sulle ipotesi biogeografiche di questo gruppo.

"*Diceros*" *australis* è conosciuto nella sola località di Arrisdrift (Africa, Namibia) databile a circa 18 Ma ed è rappresentato da pochi denti isolati ed elementi del postcranio (Guérin, 2000). Lo scarso materiale dentario mostra qualche affinità con le specie incluse nella sottotribù Dicerotina, ma la mancanza di materiale craniale o di materiale dentario più completo non permette un'analisi approfondita di questo taxon che, secondo Geraads (2010), è una specie valida. *Rusingaceros leakeyi* è presente in Africa nella seconda metà della zona a mammiferi MN4 (17.7-18 Ma; Geraads, 2010) ed è caratterizzato da una serie di caratteri plesiomorfi che lo pongono come una delle specie basali del gruppo. *R. leakeyi* è meno evoluto di "*D.*" *australis* per la presenza di incisivi inferiori più sviluppati, crochet nei denti superiori poco sviluppato, presenza di una piega del metacono evidente e con linguali fusi sui premolari superiori. *Lartetotherium sansaniense* è quasi contemporaneo di *R. leakeyi*, ma è conosciuto con certezza in depositi europei che mancano ancora di età cronologiche assolute (Guérin, 1980; Heissig, 2012b). La presenza di una forma affine a *L. sansaniense* in depositi del Miocene inferiore della Penisola Araba (Sistematica, p. 48) suggerisce

che tale taxon potrebbe essere originario dell'area o comunque essere filogeneticamente relazionato con forme africane, ad esempio *R. leakeyi*, o asiatiche, ad esempio *G. cf. browni*.

Fra le segnalazioni europee più antiche del gruppo va inoltre menzionata una specie di taglia relativamente grande rinvenuta in depositi del Miocene inferiore di Buñol (Valencia, Spagna; MN4) e descritta da Santafé-Llopis et al. (1987) come *Dicerorhinus montesi*. Un rinocerotide simile a *D. montesi* viene inoltre riportato anche da Cerdeño (1992) in depositi del Miocene inferiore di La Artesilla (Zaragoza; MN4b). Tutti i resti attribuiti a *D. montesi*, però, sono costituiti esclusivamente da elementi postcraniali isolati e la specie viene riferita al genere *Lartetotherium* da Cerdeño & Nieto (1995). Secondo Cerdeño (1996), tuttavia, la specie descritta a Buñol è molto simile a *L. sansaniense*. Sulla base di queste considerazioni ed in attesa della scoperta di materiale craniale o di una revisione dettagliata del materiale, il taxon descritto a Buñol viene riferito a cf. *L. sansaniense*. L'età di questo taxon, comunque, risulta leggermente più giovane di quella dei records africani.

A parte le segnalazioni delle Bugti Hills, in Asia il gruppo è presente con certezza in depositi di età posteriore ai 14 Ma con la specie *Gaiotherium browni* che è strettamente relazionata a *L. sansaniense* sia nelle analisi condotte in questo lavoro che in quelle condotte da altri autori (vedi Antoine et al., 2003, 2010). Sarebbe interessante, non appena saranno pubblicati, poter includere nell'analisi anche i resti del Miocene inferiore ascritti a *G. cf. browni* per poter meglio investigare le relazioni fra le specie basali del gruppo.

L'origine della tribù Rhinocerotini resta un problema aperto. I risultati ottenuti suggeriscono che il sister group dei Rhinocerotini e degli Aceratheriini siano i Teleoceratini. Una revisione dettagliata delle specie appartenenti ai Teleoceratini si vede quindi necessaria per meglio individuare l'origine dei Rhinocerotini. Al momento si può sicuramente confermare la presenza di teleocerati sia in Eurasia che in Africa. In quest'ultimo continente, però, i teleocerati sono presenti dal Miocene inferiore e sono più o meno contemporanei dei primi Rhinocerotini. *Brachypotherium snowi* (Fourtau, 1920) è presente in varie località africane in un intervallo temporale che va da circa 18 a circa 16 Ma (vedi Geraads, 2010). La specie è caratterizzata da un cranio corto e largo, da un

profilo dorsale relativamente concavo, faccia occipitale verticale, ossa nasali strette e separate ma caratterizzate da modeste rugosità nella parte rostrale, I1 è presente e ben sviluppato così come i2, i1 è piccolo e ridotto, i premolari superiori sono caratterizzati da un protofofo e metalfofo di pari lunghezza, protocono e ipocono separati, cingulum linguale assente e pieghe accessorie delle smalto assenti, mentre nei molari la parte posteriore dell'ectolofo è concava (Fourtau, 1920; Hamilton, 1973; Geraads, 2010). Nel sito di Jebel Zelten (Libia, ca. 16.5 Ma) *B. snowi* è rappresentato da diversi resti ed è contemporaneo di un rinocerotino al momento non meglio identificato ma morfologicamente vicino a *Paradiceros mukirii*. Questo taxon è rappresentato da pochi resti (conservati al NHML) fra cui un frammento di mascellare, un astragalo ed un secondo metacarpo e non è stato mai segnalato in precedenza a Jebel Zelten. Nel mascellare, P1 è assente, P2 è caratterizzato da un metalfofo più lungo del protofofo, protocono meno sviluppato dell'ipocono, piega del paracono piccola e poco marcata mentre P3 è trasversalmente allungato, con una debole piega del paracono ed un protocono sviluppato anteriormente. L'astragalo chiaramente non appartiene ad un brachipotherio poiché è relativamente alto e poco sviluppato trasversalmente (Fig. 85), mentre il secondo metacarpo è lungo e snello.



Fig. 85. Astragali di, **A**, *Brachypotherium snowi* (NHML M29279) e, **B**, Rhinocerotini indet. (NHML M29289) da Jebel Zelten in visione frontale. Scala = 2cm.

Fig. 85. Astragali of, **A**, *Brachypotherium snowi* (NHML M29279) and, **B**, Rhinocerotini indet. (NHML M29289) from Jebel Zelten, frontal view. Scale bar = 2cm.

Brachypotherium minor Geraads & Miller (2013) è presente in depositi del Miocene inferiore di Buluk (Kenya) con età stimata di circa 16.5 Ma. Oltre alle dimensioni contenute, la specie è caratterizzata da un cranio di tipo brachicefalo, con un profilo dorsale del cranio piatto, nasali corti e stretti, faccia occipitale quasi verticale e pseudo-meato uditivo esterno parzialmente chiuso (Geraads & Miller, 2013:fig. 2 A-C). La dentatura superiore è caratterizzata da P2 e P3 con protocono e ipocono separati, protolofo e metalofo quasi della stessa lunghezza, cingulum linguale ridotto, crochet assente o poco sviluppato, piega del paracono poco marcata e profilo posteriore dell'ectolofo concavo in M1 e M2. La specie è accompagnata nel sito di Buluk da un rinocerotide indeterminato caratterizzato da una relativa complessità nelle pieghe interne dello smalto in P4 e da un metalofo corto, un piccolo crochet, una crista incipiente, un parastilo sviluppato e un ectolofo concavo nella parte posteriore in M2 (Geraads & Miller, 2013:fig. 4). Altre segnalazioni di esemplari appartenenti alla famiglia Rhinocerotidae sono sporadicamente riportate in pochi depositi di età compresa fra circa 20 e 18 Ma. Fra queste si segnala la presenza di *Brachypotherium* sp. a Napak-Iriri (Uganda) e dell'elasmotherio *Ougandatherium napakense* Guérin & Pickford, 2003 (vedi Geraads, 2010); altri resti sono invece genericamente attribuiti alla famiglia Rhinocerotidae.

Risulta quindi al momento evidente che Teleoceratini e Rhinocerotini raggiungono l'Africa più o meno contemporaneamente, insieme anche agli Elasmotheriini.

In Eurasia il gruppo dei Teleoceratini è invece presente anche nel corso dell'Oligocene superiore e del Miocene basale (es. genere *Diaceratherium*). *Diaceratherium asphaltense* (Depéret & Douxami, 1902) è presente in Europa nel corso del Miocene basale (Becker et al., 2009; Ménouret & Guérin, 2009). In questa specie il cranio è relativamente lungo con un profilo dorsale concavo, le ossa nasali hanno un profilo laterale concavo-convesso, sono lunghe e separate ma mostrano anteriormente delle rugosità sviluppate indice della presenza di due corni nasali, la faccia occipitale è quasi verticale, I1 è ben sviluppato, P1 è presente, i premolari mostrano un cingulum linguale relativamente continuo, mancano le pieghe interne dello smalto nei premolari, la piega del paracono è ampia ma poco marcata nei premolari e marcata nei molari; questi ultimi sono

caratterizzati da un antecrochet sviluppato (esemplare di Saulcet NMB Sau1662 e di Wischberg NMB As75) (Fig. 86). Rugosità nasali sono assenti nella specie del Miocene inferiore *D. lemanense* (Pomel, 1853) che è caratterizzata da creste fronto-parietali quasi unite, sviluppo trasversale della cresta occipitale molto modesto, profilo dorsale del cranio meno concavo, metalofo nei premolari obliquo, cingulum linguale marcato, piega del paracono marcata in P3, presenza del crochet su M2, antecrochet poco sviluppato su M2 e profilo dell'ectolofo nei molari obliquo (confronta Becker et al., 2009). *D. asphaltense* e *D. lemanense* non presentano ancora i caratteristici metapodiali graviportali del genere *Brachypotherium* (con MCIII molto corti, robusti e con epifisi allargate), ma sono taxa mediportali (Becker et al., 2009).

Alcuni caratteri morfologici presenti in *D. asphaltense* sono riscontrabili nei taxa basali del gruppo Rhinocerotini. La specie condivide con *R. leakeyi* la presenza di I1, il bordo anteriore dell'orbita su M1, un profilo dorsale concavo, un arcata zigomatica posteriormente alta, protolofo e metalofo di pari lunghezza su M1, l'assenza di crochet su M2 e la presenza di un antecrochet incipiente su M2. In *L. sansaniense* la morfologia dentaria appare più semplice che in *D. asphaltense*, con assenza di crochet ed antecrochet. Tuttavia, le due specie condividono alcuni caratteri come la presenza di un abbozzo di crochet su M3, la presenza di una piega del paracono marcata sui molari, uno pseudo-meato uditivo esterno parzialmente chiuso, una faccia occipitale all'incirca verticale ed un bordo anteriore dell'orbita che raggiunge M1. La presenza di rugosità nasali è un carattere presente in altre specie oligoceniche d'Europa come *Pleuroceros pleuroceros* Duvernoy, 1853, e *Menoceras zitteli* (Schlosser, 1092), ma è anche riscontrabile in specie del Nord America come *Diceratherium armatum* e *Menoceras arikareense*.

Rugosità alle estremità dei nasali sono infine visibili in alcuni esemplari ascritti ad *Alicornops simorreense*.



Fig. 86. Cranio di *Diaceratherium asphaltense* da Saulcet (NMB Sau1662).
Fig. 86. Skull of *Diaceratherium asphaltense* from Saulcet (NMB Sau1662).

Alcune caratteristiche morfologiche presenti negli aceratheri basali, fra cui *Hoploaceratherium tetradactylum*, sono riscontrabili in *D. lemanense*, come: una cresta occipitale stretta, creste fronto-parietali molto vicine, presenza di antecrochet e crochet sviluppati su M2, ipocono più sviluppato del protocono su P2, cingulum linguale sui premolari e presenza di crochet e crista sui premolari. Ovviamente, tali similitudini potrebbero essere state acquisite

indipendentemente nei diversi gruppi, come nel caso delle rugosità nasali, oppure avere una certa importanza a livello filogenetico.

La posizione di gruppo basale di Aceratheriini e Rhinocerotini riscontrata nelle analisi, supportata in parte anche dalle caratteristiche morfologiche presenti nei Teleoceratini basali che sono comuni a queste due tribù, non risulta facilmente individuabile in altre analisi. Infatti, secondo Antoine et al. (2003), Aceratherina, Teleoceratina e Rhinocerotina sono gruppi fratelli inclusi nella stessa tribù Rhinocerotini, che ha come sister taxa i generi *Protaceratherium* Abel, 1910 e *Plesiaceratherium* Young, 1937; inoltre, il taxon basale all'interno dei Rhinocerotina risulterebbe essere *Pleuroceros pleuroceros* la cui posizione è stata successivamente rivisitata in Antoine et al. (2010). Il materiale tipo di *Plesiaceratherium mirallesi* (Crusafont et al., 1955) è costituito da denti inferiori ed alcuni elementi del postcranio, ed una comparazione esaustiva con il materiale craniale delle altre tribù risulta difficile. La posizione di questo taxon, basale ai cladi che includono aceratheri, teleocerati e rinocerotini è stata riscontrata anche in Lu (2013) e Pandolfi (accepted); tuttavia, negli alberi ottenuti da questi due autori, la specie tipo del genere *Plesiaceratherium*, *P. gracile* Young, 1937 è ben posizionata all'interno degli Aceratheriini e quindi filogeneticamente distante da *P. mirallesi*. Anche *Protaceratherium minutum* (Cuvier, 1822) è ben rappresentato da materiale dentario e scarsamente rappresentato da materiale craniale e la sua posizione nelle analisi effettuate da diversi autori resta abbastanza stabile (Antoine et al., 2003, 2010; Lu, 2013; Pandolfi, accepted). Sia in Lu (2013) che in Pandolfi (accepted), tuttavia, i Teleoceratini risultano sister group dei Rhinocerotini, supportando quindi una stretta relazione fra questi due cladi.

Secondo Antoine et al. (2010), Aceratheriini sono il sister group dei Rhinocerotini, costituiti da Teleoceratina (= Teleoceratini in questo lavoro) e Rhinocerotina (= Rhinocerotini in questo lavoro). Per Heissig (2012a), invece, i Diceratheriini (*Diceratherium*, *Subhyracodon* e affini) rappresentano il gruppo radice dei Rhinocerotini e la posizione del genere *Pleuroceros* ottenuta nell'analisi di Antoine et al. (2010), nonché gli esemplari utilizzati da questi autori per la codifica dei caratteri, viene rigettata da questo autore. Sia il genere *Diceratherium* che *Subhyracodon* sono

generi del Nord America e nella analisi riportate Antoine et al. (2010) vengono inclusi nella sottofamiglia Elasmotheriinae. Tuttavia, un'origine del clade Rhinocerotini da questi taxa Nordamericani non si può escludere del tutto, vista la segnalazione di resti di Rhinocerotini nelle Bugti Hills, ma una diffusione di specie di rinoceronte dal Nord America verso l'Asia all'inizio del Miocene inferiore deve però essere ben supportata.

Risulta evidente che uno studio più approfondito della famiglia e l'analisi di un numero molto più consistente di taxa potrebbe portare ad una migliore comprensione sull'origine dei gruppi che la compongono e quindi sull'origine dei Rhinocerotini. In attesa di questo, e sulla base dei risultati ottenuti e delle evidenze morfologiche, biogeografiche e stratigrafiche, le specie basali del gruppo Teleoceratini sembrerebbero all'origine dei Rhinocerotini ed anche degli Aceratheriini.

Origine ed evoluzione della Sottotribù Dicerotina

Al momento, data la problematica relativa a "*D.*" *australis*, la specie più antica della sottotribù Dicerotina è *Paradiceros mukirii*. Il gruppo dei Dicerotina si caratterizza, rispetto alle altre sottotribù incluse nei Rhinocerotini, per la perdita o riduzione evolutivamente precoce della dentatura anteriore, in particolare di I1, I2 e i2, per la riduzione della lunghezza della sinfisi, per lo sviluppo trasversale dei nasali, per la riduzione della lunghezza dei nasali che sono anteriormente scissi. Il gruppo si separa precocemente dal clade che include le tipiche specie Euroasiatiche della tribù Rhinocerotini ed evolve quasi esclusivamente in Africa. Un'origine del gruppo dai primi rappresentati della tribù che si diffondono in Africa alla fine del Miocene inferiore sembra un'ipotesi molto probabile. Solo due specie appartenenti al gruppo Dicerotina sono segnalate fuori dall'Africa: *Ceratotherium neumayri* e *Diceros gansuensis*. La prima specie è tipica dell'area Balcano-Iraniana anche se una sua presenza in Africa settentrionale non può essere esclusa (vedi Sistematica). La seconda specie è presente nel solo bacino di Linxia ed è morfologicamente simile a *D. bicornis*, suggerendo che molte delle apomorfie che caratterizzano questa specie vengono

acquisite almeno dal Miocene terminale. In "*D.*" *praecox* le apomorfie sono relativamente poche, d'altronde la diagnosi originale era basata solo su caratteri plesiomorfi e sulle differenze con *C. neumayri*. Dato il numero elevato di plesiomorfie il taxon risulta in politomia con *P. mukirii*, ma non si esclude che la scoperta di materiale meglio conservato e l'aggiunta di nuovi caratteri possa cambiare la posizione di questo taxon. Apomorfie importanti compaiono all'interno del genere *Ceratotherium* con l'acquisizione di un'elevata ipsodonzia, di un allungamento del cranio, di uno spostamento dell'arcata dentaria nella parte rostrale del cranio e di una maggiore complessità nella morfologia dentaria. *Diceros bicornis* ritiene una serie di caratteri plesiomorfi ed è meno evoluto delle specie Plio-Pleistoceniche del genere *Ceratotherium*. Questa specie è tuttavia in politomia con *C. neumayri* ed il clade *C. mauritanicum*-*C. simum* nel consenso stretto ottenuto in TNT e PAUP, mentre è il sister taxon del clade che include le specie del genere *Ceratotherium* nel consenso al 50% in PAUP.

Ceratotherium neumayri è sicuramente la specie meno evoluta del genere *Ceratotherium* e condivide una serie di caratteri morfologici con *D. bicornis*. I generi *Ceratotherium* e *Diceros* sono strettamente relazionati e la separazione fra le due linee evolutive che hanno portato alle specie africane attuali dovrebbe essere avvenuta prima del Miocene superiore. *Ceratotherium neumayri* è stato considerato come l'antenato comune di entrambe le specie attuali (Geraads, 2005, 2010, Giaourtsakis et al., 2011), data la presenza di numerosi caratteri condivisi. In questa specie, comunque, l'andamento dell'ectolofo nei denti superiori è più ondulato che in *D. bicornis* e i denti si presentano più ipsodonti, suggerendo un'affinità più stretta con le altre specie del genere *Ceratotherium*. Tuttavia, l'inclusione di altri taxa tardo miocenici, ad esempio *D. gansuensis* e *C.? primaevum*, nell'analisi cladistica potrebbe chiarire tali relazioni. Infatti, *D. gansuensis* risulta simile a *D. bicornis* nella forma del cranio, ma nel morfospazio occupa una posizione intermedia fra la nuvola di punti che rappresenta la specie *D. bicornis* e quella che rappresenta le specie del genere *Ceratotherium*. *D. gansuensis* non differisce molto da *C.? primaevum* ma il materiale poco conosciuto di quest'ultima specie (vedi Sistematica) non permette un confronto esaustivo.

Origine ed evoluzione della Sottotribù Rhinocerotina

Al momento solamente quattro specie sono incluse nella tribù Rhinocerotina, *Rhinoceros sondaicus*, *Rhinoceros sivalensis*, *Rhinoceros unicornis* e *Rhinoceros platyrhinus*. Il gruppo è geograficamente limitato al subcontinente Indiano ed al Sud-Est Asiatico e nel cladogramma ottenuto con l'analisi della parsimonia si separa precocemente all'interno del clade che include le specie Euroasiatiche. Colbert (1934, 1942) ipotizzava un'origine del genere *Rhinoceros* da *Gaioindatherium*, anche quest'ultimo presente solamente nel subcontinente Indiano. L'ipotesi suggerita da Colbert (1934, 1942) è sicuramente invitante dal punto di vista paleobiogeografico ma non trova una netta conferma dall'analisi cladistica poiché in nessuno degli alberi ottenuto *G. browni* risulta sister group del clade *Rhinoceros*. *Gaioindatherium* e *Rhinoceros*, inoltre, sebbene mostrino alcuni caratteri in comune, hanno una morfologia craniale che nel complesso è molto differente e sono plottati in punti differenti del morfospazio nei diagrammi inerenti la Morfometria Geometrica (p. 200).

Il gruppo dei Rhinocerotina è caratterizzato, oltre che dalle apomorfie riportate nella diagnosi cladistica, dalla presenza di un' unica inserzione per il corno nasale, mentre manca del tutto l'inserzione per il corno frontale; il cranio delle specie appartenenti a questo gruppo ha un profilo dorsale nettamente concavo. *Rhinoceros platyrhinus* mostra caratteri morfologici quali un ectofofo ondulato con pieghe molto marcate, la presenza di mediofossetta nei molari, una marcata ipsodonzia ed un cranio allungato, che suggeriscono un adattamento verso un tipo di dieta ricca di sostanze abrasive. *Rhinoceros platyrhinus* è strettamente relazionato con *R. unicornis* e tale relazione è molto ben supportata in tutte le analisi. La divergenza fra le due specie potrebbe essere avvenuta nel corso del Pliocene ma tale ipotesi necessita di essere supportata da uno studio più dettagliato sui depositi delle Upper Siwaliks nell'India settentrionale. *Rhinoceros sondaicus* mostra caratteristiche dentarie leggermente meno evolute rispetto a quelle di *R. unicornis* e di *R. platyrhinus*. Tali caratteristiche risultano simili a quelle di *D. sumatrensis* e ciò potrebbe essere

fortemente legato alla dieta simile delle due specie (Groves & Kurt, 1972; Guérin, 1980; Groves & Leslie, 2011). La presenza sporadica di un setto nasale ossificato nel gruppo dei Rhinocerotina potrebbe suggerire uno certo legame con la linea filetica che porta ai Coelodontina o un'acquisizione indipendente di tale carattere. Quest'ultimo, comunque, non compare mai nelle specie africane sia attuali che fossili. La presenza di un canale uditivo esterno chiuso potrebbe rappresentare una convergenza con la sottotribù Coelodontina mentre la presenza del dp1/p1 è un carattere plesiomorfo del gruppo.

Origine ed evoluzione della Sottotribù Dicerorhinina

Dicerorhinus sumatrensis presenta diversi caratteri plesiomorfi ed una morfologia craniale che ricorda, per alcuni aspetti, alcune specie mioceniche della Tribù (ad esempio *R. leakeyi* e *Dihoplus schleiermacheri*). Sfortunatamente non esiste un record fossile esaustivo che permetta di investigare meglio l'origine del gruppo Dicerorhinina e l'evoluzione dei taxa in esso inclusi. Oltre a *D. sumatrensis*, il gruppo in questione è anche rappresentato dalle specie fossile *D. gwebinensis* che, secondo Zin-Maung-Maung-Thein et al. (2008), si differenzia dalla specie attuale nell'avere nasali più corti, profilo dorsale del cranio più concavo, faccia occipitale più elevata e la crista nel terzo molare superiore (Zin-Maung-Maung-Thein et al., 2008). La validità di tali caratteri come discriminanti a livello specifico resta però dubbia (vedi Sistematica). Secondo Zin-Maung-Maung-Thein et al. (2008) il genere potrebbe essersi diffuso verso il Sud-Est Asiatico dall'Asia orientale e tali ipotesi sarebbe supportata dalla scarsità o assenza di resti riferibili a questo clade nei depositi neogenici del subcontinente Indiano. Qualsiasi discussione sull'argomento è rimandata in attesa di maggiori dati.

Origine ed evoluzione della Sottotribù Coelodontina

Il gruppo è ben rappresentato nel corso del Miocene superiore in numerosi depositi europei con le specie appartenenti al genere *Dihoplus* e "*Stephanorhinus*". *Di. schleiermacheri* mostra numerosi caratteri plesiomorfi come la presenza di I1 e I2 sviluppati, la presenza di i2 sviluppato, l'assenza di complesse pieghe dello smalto nei denti superiori e la presenza di una piega del metacono nei premolari. Queste caratteristiche sono in parte riscontrabili anche in *D. sumatrensis* e giustificano la posizione di questo taxon come sister taxa del clade Coelodontina, nonché la somiglianza riscontrata nell'analisi con Morfometria Geometrica. Tutte le specie mioceniche ascrivibili alla sottotribù Coelodontina sono presenti nella regione Palearctica, in modo preponderante in Europa e sporadicamente in Cina con "*S.*" *megarhinus*. A partire dal Pliocene e per tutto il Pleistocene il gruppo è ben rappresentato ed è in generale caratterizzato dall'evoluzione di una serie di caratteri craniali quali l'ossificazione del setto nasale, l'allungamento del cranio, la perdita della dentatura anteriore, l'aumento dell'ipsodonzia e l'aumento delle pieghe dello smalto. *Stephanorhinus lantianensis* associa ad un setto nasale parzialmente ossificato alcuni caratteri riscontrabili in *D. sumatrensis* come una taglia relativamente modesta rispetto alle altre specie Pleistoceniche del gruppo, dei nasali stretti ed una faccia occipitale inclinata in avanti. Tali caratteristiche pongono la specie fra quelle tardo mioceniche-plioceniche basali generalmente ascritte al genere *Dihoplus*, e qui riferite come "*Stephanorhinus*", in cui però il setto nasale non si presenta mai ossificato. Il genere *Coelodonta* è sicuramente il più evoluto all'interno del gruppo e presenta importanti apomorfie strettamente legate alla dieta. Alcune caratteristiche morfologiche della specie *C. thibetana* (ad esempio, setto nasale parzialmente ossificato e terzo molare superiore di forma triangolare) suggeriscono che il genere *Coelodonta* abbia avuto origine o sia comunque fortemente imparentato con le specie del genere *Stephanorhinus*, come d'altronde messo in evidenza nell'analisi cladistica.

CONVERGENZE MORFOLOGICHE FRA LE DIVERSE SOTTOTRIBÙ

Ossificazione del setto nasale

La presenza di un'ossificazione del setto nasale è un carattere che si riscontra nelle sottotribù Euroasiatiche Rhinocerotina, Dicerorhinina e Coelodontina. Nei primi due taxa, questo carattere è relativamente sporadico ed è stato segnalato per la prima volta da Pocock (1945) per le specie *D. sumatrensis* e *R. sondaicus*, ed è stato successivamente confermato da Grooves (1983). L'ossificazione del setto in Rhinocerotina e Dicerorhinina presenta comunque alcune varianti rispetto a quanto riscontrabile nelle specie della Sottotribù Coelodontina.

In *D. sumatrensis*, il setto ossificato presenta uno sviluppo relativamente modesto all'interno dell'incisura nasale (Fig. 87). In *R. sondaicus*, il setto si presenta ben sviluppato, ma è ossificato in due aree limitate sul bordo ventrale dell'incisura nasale, così come in *R. unicornis* (Fig. 87).

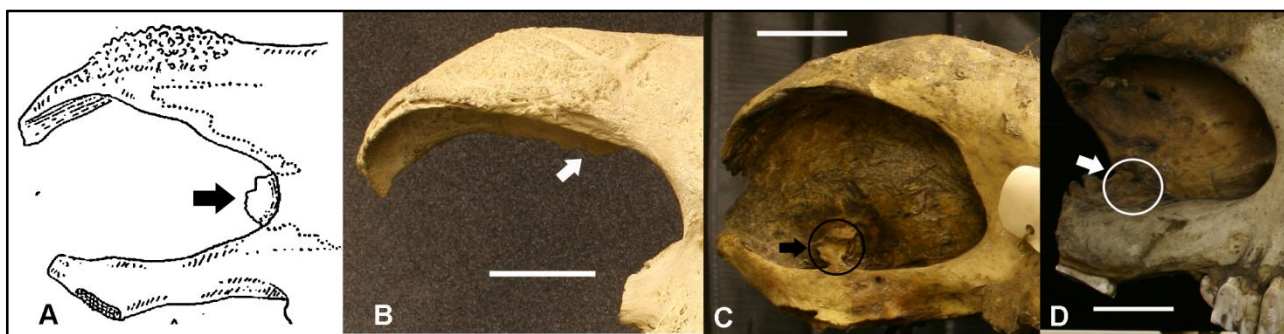


Fig. 87. Ossificazione del setto nasale nelle specie attualmente viventi. **A**, *Dicerorhinus sumatrensis*, ossificazione presente nell'area distale dell'incisura nasale (modificato da Pocock, 1945); **B**, *Dicerorhinus sumatrensis* (NHML 1-1-22-1), ossificazione presente nella parte dorsale dell'incisura nasale; **C**, *Rhinoceros sondaicus* (NHML 1932-10-21-1), ossificazione presente nella parte ventrale dell'incisura nasale mentre il resto del setto è per lo più cartilagineo; **D**, *Rhinoceros unicornis* (ZSM AM 416), ossificazione presente nella parte ventrale dell'incisura nasale, mentre il resto del setto è per lo più cartilagineo. Scala = 5cm.

Fig. 87. Ossified nasal septum in the extant species. **A**, *Dicerorhinus sumatrensis*, ossified nasal septum in the rear area of the nasal notch (after Pocock, 1945); **B**, *Dicerorhinus sumatrensis* (NHML 1-1-22-1), ossified nasal septum in the dorsal area of the nasal notch; **C**, *Rhinoceros sondaicus* (NHML 1932-10-21-1), ossified nasal septum in the ventral area of the nasal notch; **D**, *Rhinoceros unicornis* (ZSM AM 416), ossified nasal septum in the ventral area of the nasal notch. Scale bar = 5cm.

In *R. unicornis* l'area ossificata del setto nasale corrisponde a quella appena sopra i premaxillari in cui si sviluppano, almeno in alcuni esemplari in cui tale ossificazione non è presente, due apofisi ossee che mostrano una forma ad uncino ricurvo verso l'indietro (Fig. 88). Tali apofisi non sono state al momento riscontrate in *D. sumatrensis* e *R. sondaicus*. Tuttavia, è possibile che queste apofisi possano svilupparsi anche in *R. sondaicus* data la corrispondenza dell'area ossificata con quella di *R. unicornis* (Fig. 87).

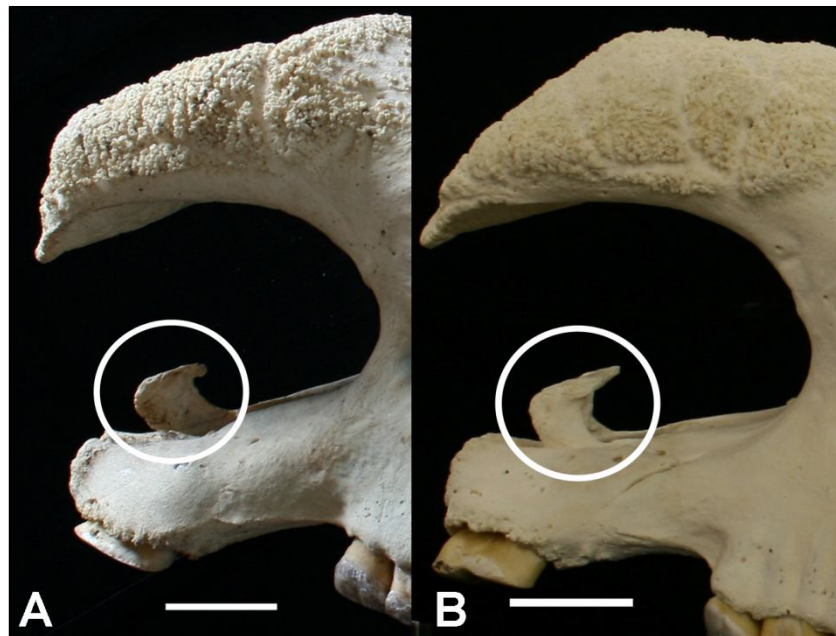


Fig. 88. Apofisi premaxillari in *Rhinoceros unicornis*: **A**, apofisi presenti in corrispondenza dell'alveolo di I2 (MNHNP 1960-59); **B**, apofisi presenti in corrispondenza del bordo posteriore dell'alveolo di I2 (ZSM 2001-33). Scala = 5cm.

Fig. 88. Praemaxillae apophysis in Rhinoceros unicornis: A, apophysis at the level of the alveolus for I2 (MNHNP 1960-59); B, apophysis at the level of the rear border of the alveolus for I2 (ZSM 2001-33). Scale bar = 5cm.

Nelle specie Plio-Pleistoceniche del genere *Stephanorhinus*, la porzione di setto nasale ossificata è maggiore che nelle specie attuali sopra citate ed interessa in modo particolare l'area rostrale dell'incisura nasale. Tale ossificazione ha generalmente un lunghezza maggiore nella sua porzione dorsale rispetto a quella ventrale e l'estremità anteriore dei nasali si congiunge con

l'estremità anteriore dei premaxillari (Fig. 89). In pochi esemplari è stato possibile riscontrare la presenza di strutture ossee nei premaxillari simili a quelle presenti in *Rhinoceros* e che si congiungono con il setto nasale ossificato (Fig. 89).

Nelle specie del genere *Coelodonta*, l'ossificazione presenta gradi di sviluppo differenti. In *C. thibetana*, tale ossificazione è parziale come nel genere *Stephanorhinus*, mentre diviene completa in *C. nihowanensis* e *C. antiquitatis*. Alcuni esemplari sicuramente ascrivibili a quest'ultima specie sono caratterizzati dalla presenza di due apofisi ossee poco sviluppate localizzate sul bordo dorsale dei premaxillari e non fuse con il setto nasale (Fig. 90).

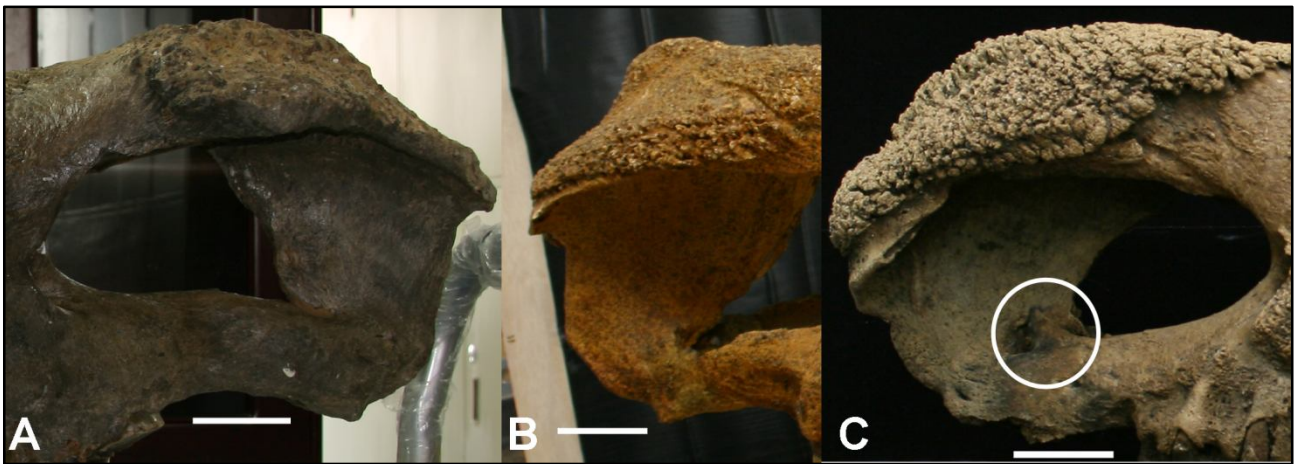


Fig. 89. Setto nasale ossificato in *Stephanorhinus*: **A**, *S. yunchuchenensis* (IVPP 2879); **B**, *S. hundsheimensis* (MNHNM PW 1958-764); **C**, *S. kirchbergensis* (SMNS 6616.2.11.89.13) con in evidenza un'apofisi ossea fusa con il setto. Scala = 5cm.

Fig. 89. Ossified nasal septum in Stephanorhinus: A, S. yunchuchenensis (IVPP 2879); B, S. hundsheimensis (MNHNM PW 1958-764); C, S. kirchbergensis (SMNS 6616.2.11.89.13), a praemaxilla apophysis is joined with the nasal septum. Scale bar = 5cm.

Tali apofisi potrebbero corrispondere a quelle già descritte nel genere *Rhinoceros*. In questo caso però, l'ossificazione del setto nasale è indipendente dallo sviluppo o meno di tali apofisi rispetto a quanto invece si riscontra in *Rhinoceros*.

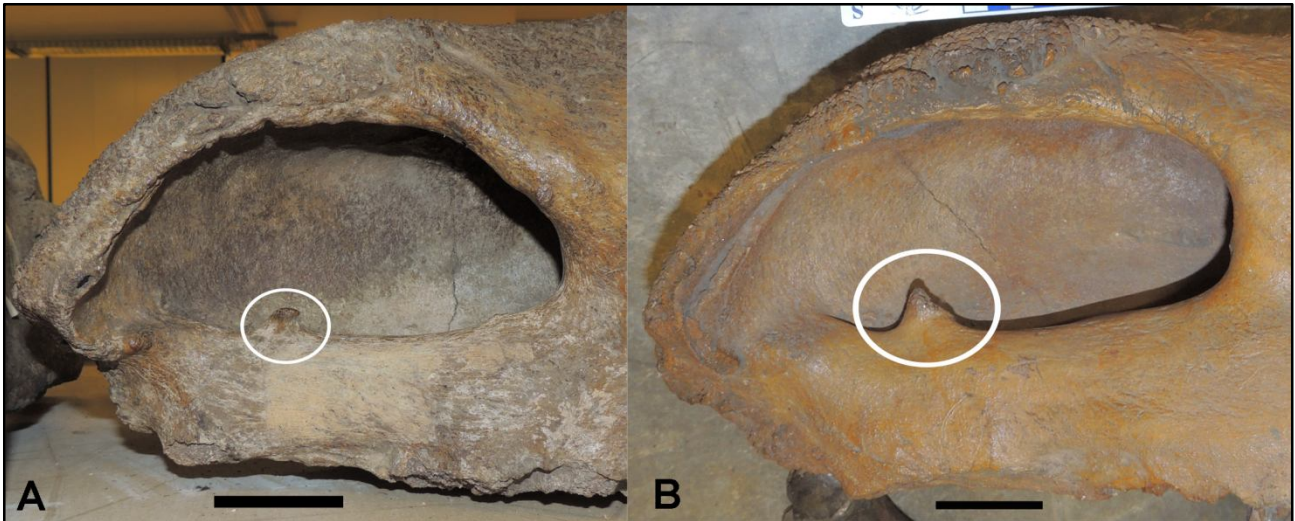


Fig. 90. Setto nasale ossificato in *Coelodonta antiquitatis* con presenza di due apofisi ossee sui premaxillari; A, HNHM A252; B, HNHM A254. Scala = 5cm.

Fig. 90. Ossified nasal septum in Coelodonta antiquitatis. Two reduced apophysis are present on the dorsal border of the praemaxillae; A, HNHM A252; B, HNHM A254. Scale bar = 5cm.

L'ossificazione del setto dovrebbe quindi essersi evoluta in modo del tutto indipendente e con modalità differenti in *Coelodonta* e *Rhinoceros*, ma anche in *Stephanorhinus*. Uno studio sull'ontogenesi di tale struttura potrebbe aiutare a comprendere meglio il suo sviluppo all'interno dei differenti cladi, materiale fossile permettendo.

Ipsodonzia e morfologia dentaria

L'aumento dell'ipsodonzia nei denti è un carattere che viene acquisito indipendentemente in tre sottotribù, Dicerotina, Rhinocerotina e Coelodontina. All'interno dei Dicerotina il carattere evolve nel genere *Ceratotherium*, in modo particolare nella specie *C. simum*. All'aumento dell'ipsodonzia si affianca, fra gli altri caratteri, un allungamento del cranio, una maggiore ondulazione dell'ectolofo, la fusione dei coni linguali nei premolari, la presenza quasi costante della mediofossetta, un protolofo e un metalofo allungati lingualmente ed una forma quadrangolare del terzo molare superiore. Tali morfologie sono riscontrabili anche in *C. antiquitatis* (Coelodontina) e parzialmente riscontrabili in *R. platyrhinus* (Rhinocerotina) (Fig. 91). In quest'ultima specie infatti,

la mediofossetta è assente nei premolari, protofo e metalfo sono meno allungati lingualmente ed il terzo molare mantiene un aspetto triangolare (Fig. 91). Le tre specie in questione hanno probabilmente evoluto questo tipo di morfologia dentaria in risposta alle medesime spinte selettive, in modo particolare quelle ambientali, adattandosi ad una dieta ricca in sostanze abrasive, quali graminacee, ed indipendentemente dal bioma occupato.

Lo sviluppo dell'ipsodonzia e della morfologia dentaria nel genere *Ceratotherium* sembra un fenomeno graduale a partire dal Miocene terminale con *C. neumayri*. La presenza di questo taxon è legata ad un ambiente più o meno arido e relativamente caldo (Giaourtsakis, 2003, 2009; Geraads & Spassov, 2009). Anche nel genere *Coelodonta* l'evoluzione dell' ipsodonzia sembra un fenomeno graduale a partire però dal Pliocene; il taxon è legato alla presenza di ambienti relativamente aridi ma freddi (Guérin, 1980; Deng et al., 2011). La morfologia dentaria in *R. platyrhinus* è probabilmente legata alle condizioni di aridità che si instaurano nel subcontinente Indiano nel corso del Pleistocene inferiore (Singh et al., 2012).



Fig. 91. Comparazione fra serie dentarie ipsodonti; **A**, P2-M3 di *R. platyrhinus* (NHML M36661); **B**, P2-M3 di *C. simum* (MNHNP 1928-310); **C**, P2-M3 di *C. simum* (NHML 72-716); **D**, P2-M3 di *C. antiquitatis* (NHML M9130). Scala = 5cm.

Fig. 91. Morphological comparison of hypsodont cheek tooth series; A, P2-M3 of R. platyrhinus (NHML M36661); B, P2-M3 of C. simum (MNHNP 1928-310); C, P2-M3 of C. simum (NHML 72-716); D, P2-M3 of C. antiquitatis (NHML M9130). Scale bar = 5cm.

Riduzione e perdita della dentatura anteriore

La riduzione e la perdita della dentatura anteriore è un carattere che evolve indipendentemente nei Dicerotina e nei Coelodontina.

Nei Dicerotina il carattere è acquisito precocemente, poiché già dal Miocene medio la specie *P. mukirii* è caratterizzata dalla regressione della dentatura anteriore. In *D. bicornis*, è possibile riscontrare, sporadicamente, la presenza di incisivi inferiori poco sviluppati (Fig. 92).

La dentatura regredisce in modo più o meno progressivo all'interno dei Coelodontina fino a scomparire del tutto. Al termine del Miocene la dentatura anteriore è rappresentata da incisivi poco sviluppati, ridotti ma con corona ancora visibile. Un I2 regredito è presente anche in *S. jeanvireti*. Nel corso del Pleistocene inferiore gli incisivi sono del tutto regrediti all'interno del gruppo. Tuttavia, in alcuni esemplari appartenenti a specie diverse del genere *Stephanorhinus* è possibile riscontrare la presenza, nella mandibola, di strutture bombate di piccole dimensioni prive di corona ma localizzate in corrispondenza degli alveoli di i2 oppure di piccoli alveoli occlusi (Fig. 92). Tali strutture sono presenti anche in esemplari rinvenuti in depositi del Pleistocene superiore. In qualche caso, infatti, è stato possibile riscontrare anche la presenza di incisivi inferiori regrediti ma provvisti di una lunga radice (Fig. 92). Tali strutture sono completamente assenti nel genere *Coelodonta*.

Nelle specie appartenenti ai cladi Rhinocerotina e Dicerorhinina, gli incisivi sono sviluppati e funzionali. Nelle specie attualmente viventi appartenenti a questi cladi è inoltre possibile riscontrare un certo grado di dimorfismo sessuale che influenza lo sviluppo degli incisivi inferiori (Fig. 93). Tale differenza è più marcata in alcune specie mioceniche appartenenti ad altre tribù, quali ad esempio gli Aceratheriini (Fig. 93).

Risulta quindi evidente che lo sviluppo e la funzionalità degli incisivi inferiori è legato al dimorfismo sessuale. Quest'ultimo è praticamente assente nei Dicerotina e nei Coelodontina più evoluti. La presenza in alcune specie tardo mioceniche e plioceniche (come "*Di.*" *pikermiensis* e *S.*

jeanvireti) di incisivi regrediti potrebbe essere legata ad un retaggio del dimorfismo sessuale da specie più arcaiche filogeneticamente relate ad esse.

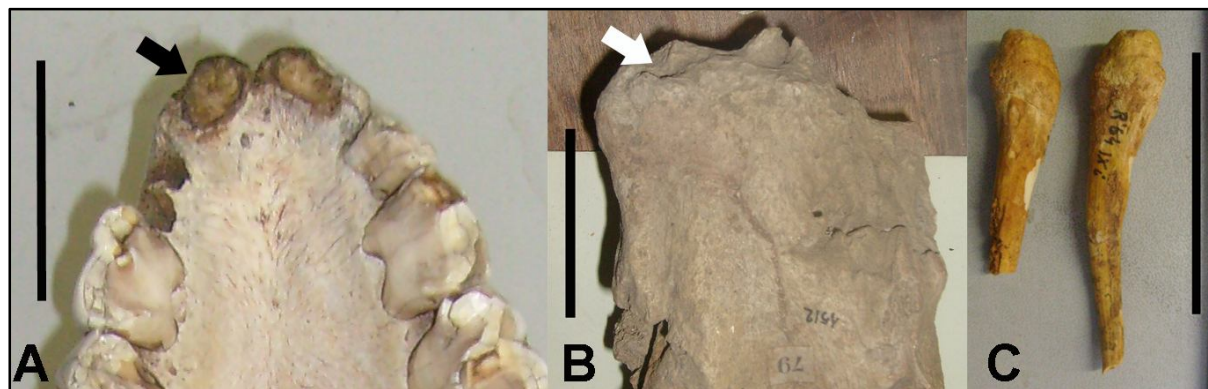


Fig. 92. Dentatura anteriore regredita nei Coelodontina; **A**, *Diceros bicornis* (MNPELP senza numero), incisivi inferiori regrediti; **B**, *Stephanorhinus hemitoechus* (MPUR 1512-79), presenza di alveoli occlusi; **C**, *Stephanorhinus* sp. (MNPELP senza numero), incisivi regrediti ma provvisti di radice. Scala = 5cm.

Fig. 92. Regression of the anterior teeth in Coelodontina; A, Diceros bicornis (MNPELP no collection number), inferior incisors regressed; B, Stephanorhinus hemitoechus (MPUR 1512-79), presence of occluded alveoli; C, Stephanorhinus sp. (MNPELP no collection number), small and un-functional incisors but with relatively long roots. Scale bar = 5cm.

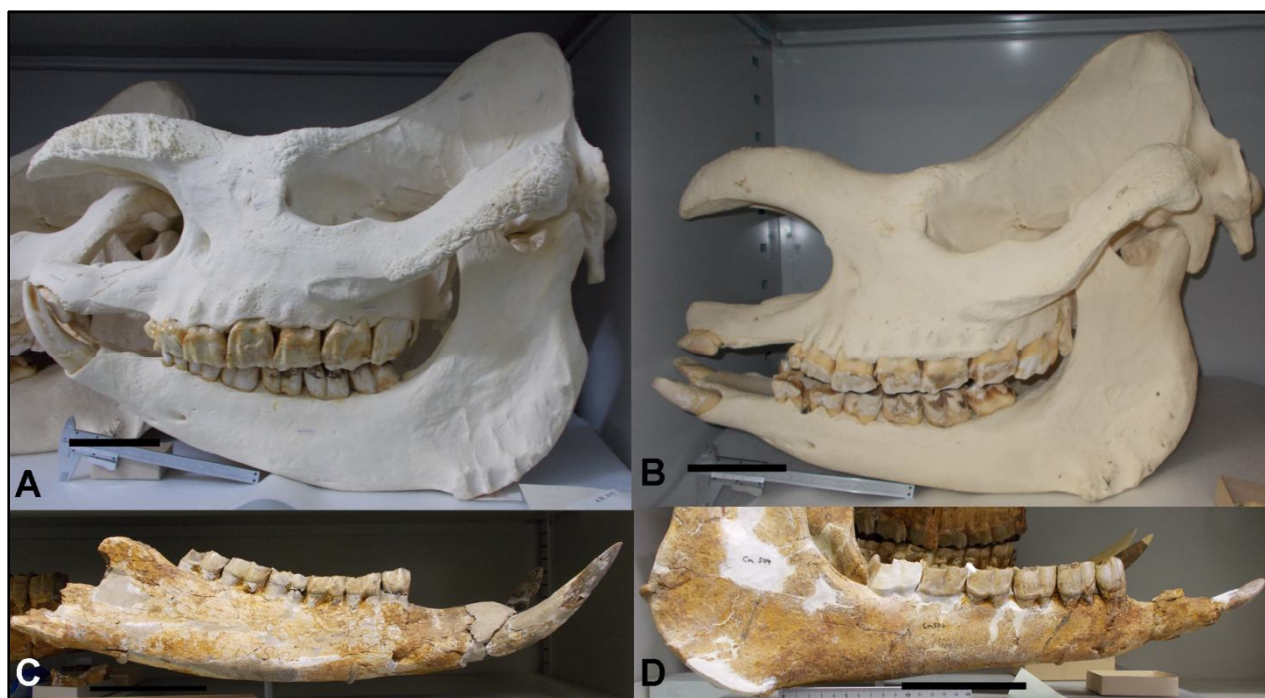


Fig. 93. Dimorfismo sessuale in *Rhinoceros unicornis* (Rhinocerotini) e *Aceratherium incisivum* (Aceratheriini); **A**, individuo maschile di *R. unicornis* (NMB 009); **B**, individuo

femminile di *R. unicornis* (NMB 009); **C**, individuo maschile di *A. incisivum* (NMB Cm191); **D**, individuo femminile di *A. incisivum* (NMB Cm504). Scala = 10cm.

Fig. 93. Sexual dimorphism in Rhinoceros unicornis (Rhinocerotini) and Aceratherium incisivum (Aceratheriini); A, R. unicornis (NMB 009), male individual; B, R. unicornis (NMB 009), female individual; C, A. incisivum (NMB Cm191), male individual; D, A. incisivum (NMB Cm504), female individual. Scale bar = 10cm.

Comparsa del corno frontale

La comparsa del corno frontale è testimoniata dalla presenza di rugosità sui frontali. Tale carattere viene acquisito indipendentemente nei Dicerotina, Dicerorhinina e Coelodontina mentre manca nei Rhinocerotina e nelle specie basali del gruppo. La presenza di una probabile inserzione per il corno frontale in *R. platyrhinus* non è stata riscontrata nel materiale tipo della specie.

Nei Dicerotina, l'inserzione per il corno frontale è già presente nel Miocene medio, nella specie *P. mukirii*. Ovviamente è impossibile verificare la presenza di tale carattere in "*D.*" *australis*.

Nei Dicerorhinina, *D. gwebinensis* del Pliocene è probabilmente provvisto dell'inserzione per il corno frontale.

Nei Coelodontina, l'inserzione per il corno frontale è marcata nel genere *Coelodonta*, *Stephanorhinus* e nella specie "*S.*" *megarhinus*, mentre è poco marcata in *Di. schleiermacheri* e "*S.*" *pikermiensis*.

Oltre che nei Rhinocerotini, questo carattere viene acquisito indipendentemente anche negli Elasmotheriini, dove l'inserzione del corno frontale assume dimensioni notevoli (generi *Sinotherium* ed *Elasmotherium*) mentre quella per il corno nasale scompare (Antoine, 2002; Deng et al., 2013).

CONCLUSIONI GENERALI E PROSPETTIVE

La revisione sistematica dei Rhinocerotini ha permesso di riconoscere almeno 40 specie valide appartenenti a questa tribù. Il gruppo mostra una distribuzione molto limitata al giorno d'oggi, le specie attualmente viventi sono rappresentate da popolazioni poco numerose confinate in alcune aree protette del Sud-Est Asiatico e dell'Africa. Il gruppo, tuttavia, ha avuto in passato una distribuzione così ampia da comprendere quasi tutta l'Eurasia e l'Africa.

Sebbene l'origine della tribù resti al momento incerta, il record fossile permette di localizzare la comparsa delle prime specie appartenenti ai Rhinocerotini nel subcontinente Indiano e nel continente Afro-Arabo. Le prime specie riferibili a questo taxon provengono da depositi del Miocene inferiore databili a circa 23-17 Ma. Il gruppo si rinvia successivamente in Europa.

L'analisi cladistica, basata su 156 caratteri e 45 taxa, ha permesso di investigare le relazioni filogenetiche all'interno della tribù e di confermare la monofilia del gruppo stesso. Inoltre, questa analisi ha permesso di riscontrare la presenza, all'interno dei Rhinocerotini, di almeno 4 taxa basali (*Rusingaceros leakeyi*, *Lartetotherium sansaniense*, *Gaindatherium browni* e "Nuovo Genere" *steinheimensis*) e di 4 raggruppamenti corrispondenti a 4 sottotribù differenti: Dicerotina, Rhinocerotina, Dicerorhinina e Coelodontina.

Dicerotina, che include i generi *Paradiceros*, *Diceros* e *Ceratotherium*, diverge precocemente all'interno dei Rhinocerotini costituendo un clade a se stante subito dopo la divergenza che porta i taxa basali. Il gruppo evolve e si diffonde prevalentemente in Africa, ad eccezione di *C. neumayri*, ampiamente distribuito nella regione Balcano-Iraniana e di *D. gansuensis* presente in una sola località del Miocene superiore della Cina. Il gruppo è caratterizzato da importanti apomorfie quali la perdita precoce della dentatura anteriore, carattere che verrà acquisito in un secondo momento anche nei Coelodontina, così come l'aumento dell'ipsodontia e della complessità delle pieghe dello smalto.

Rhinocerotina include al momento solo le specie del genere *Rhinoceros*. Il gruppo rappresenta il sister taxon del clade Dicerorhinina più Coelodontina nel consenso al 50% in PAUP. Il gruppo è geograficamente limitato al subcontinente Indiano ed al Sud-Est Asiatico.

Dicerorhinina è al momento rappresentato da due specie Plio-Pleistoceniche. Una revisione dettagliata di forme mioceniche come *D. cixianensis*, rappresentata da un individuo giovanile, e la scoperta di materiale meglio conservato di *D. gwebinensis*, si rende necessaria per poter fare chiarezza sull'origine del gruppo. Quest'ultimo risulta, in accordo con i dati molecolari, il sister taxon dei Coelodontina.

Coelodontina include le specie dei generi *Dihoplus*, *Stephanorhinus* e *Coelodonta*. Il gruppo ha una distribuzione quasi esclusivamente Palearctica ed è presente dal Miocene superiore fino quasi all'inizio dell'Olocene. Il gruppo è caratterizzato in generale dalla riduzione della dentatura anteriore, allungamento del cranio, allargamento dei nasali, comparsa e sviluppo del setto nasale, aumento dell'ispodontia e della complessità delle pieghe dello smalto.

Alcuni caratteri vengono acquisiti indipendentemente ed in tempi diversi nelle diverse sottotribù, ad esempio nei Dicerotina e nei Coelodontina. Tali caratteri dovrebbero essere influenzati dalle stesse spinte selettive, vedi un adattamento ad un regime alimentare ricco di graminacee siano esse di clima arido e caldo o arido e freddo.

Le relazioni filogenetiche all'interno delle diverse sottotribù restano in parte irrisolte e la parafilia del genere *Stephanorhinus* pone non pochi quesiti circa i caratteri diagnostici definiti in letteratura per questo genere. La comparsa di un setto nasale ossificato è un elemento che caratterizza quasi tutte le specie Euroasiatiche del Plio-Pleistocene e potrebbe essere stato acquisito nei diversi gruppi tramite processi ontogenetici differenti.

Questa problematica, così come quella relativa all'origine della tribù e alla revisione delle specie basate su resti giovanili e purtroppo sporadici dovrebbero rappresentare spunti per continuare ad investigare il gruppo in questione e fare maggiore chiarezza sull'evoluzione della famiglia in generale e l'origine delle specie attuali.

BIBLIOGRAFIA

- Álvarez-Lao, D.J., García, N., 2011. Southern dispersal and palaeoecological implications of woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*): review of the Iberian occurrences. *Quaternary Science Reviews* 30: 2002-2017.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Krijgsman, W., Oms, O., Parés, J.M., 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. *Earth-Science Reviews* 52 (4): 247-260.
- Antoine, P.-O., 1997. *Aegyrcitherium beonensis* n.g. n.sp., nouvel élasmothère (Mammalia, Rhinocerotidae) du gisement Miocène (MN 4b) de Montréal-de-Gers (Gers, France): position phylogénétique au sein des Elasmotheriini. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh.*, 204 (3): 399-414.
- Antoine, P.-O., 2002. Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris* 188: 1-359.
- Antoine, P.-O., 2003. Middle Miocene elasmotheriine Rhinocerotidae from China and Mongolia: taxonomic revision and phylogenetic relationships. *Zoologica Scripta* 32 (2): 95-118.
- Antoine, P.-O., 2011. Pleistocene and Holocene rhinocerotids (Mammalia, Perissodactyla) from the Indochinese Peninsula. *Comptes Rendus Palevol* 2011: 1-10.
- Antoine, P.-O., Welcomme, J.L., 2000. A new rhinoceros from the lower miocene of the Bugti Hills, Baluchistan, Pakistan: the earliest elasmotheriine. *Palaeontology* 43 (5): 795-816.
- Antoine, P.-O., Saraç, G., 2005. Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from the late Miocene of Akkasdagi, Turkey. *Geodiversitas* 27 (4): 601-632.

- Antoine, P.-O., Becker, D., 2013. A brief review of Agenian rhinocerotids in Western Europe. *Swiss Journal of Geosciences* 106: 135-146.
- Antoine, P.-O., Bulot, C., Ginsburg, L., 2000a. Une faune rare de Rhinocerotides (Mammalia, Perissodactyla) dans le miocene inferieur de Pellecahus (Gers, France). *Geobios* 33 (2): 249-255.
- Antoine, P.-O., Bulot, C., Ginsburg, L., 2000b. Les rhinocerotides (Mammalia, Perissodactyla) de l'Orleanien des bassins de la Garonne et de la loire (France): interet biostratigraphique. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Series IIA: Earth and Planetary Science* 330 (8): 571-576.
- Antoine, P.-O., Duranthon, F., Welcomme, J. L., 2003. *Alicornops* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Miocène supérieur des collines Bugti (Balouchistan, Pakistan): implications phylogénétiques. *Geodiversitas* 25 (3): 575-603.
- Antoine, P.-O., Downing, K. F., Crochet, J. Y., Duranthon, F., Flynn, L. J., Marivaux, L., Métais, G., Rajpar, A. R., Roohi, G., 2010. A revision of *Aceratherium blanfordi* Lydekker, 1884 (Mammalia: Rhinocerotidae) from the Early Miocene of Pakistan: postcranials as a key. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160: 139–194.
- Antoine, P.-O., Orliac, M. J., Atici, G., Ulusoy, I., Sen, E., Çubukçu, H. E., Albayrak, E., Oyal, N., Aydar, E., Sen, S., 2012. A Rhinocerotid skull cooked-to-death in a 9.2 Ma-old ignimbrite flow of Turkey. *PLoS ONE* 7(11): e49997. doi:10.1371/journal.pone.0049997: 1-12.
- Antoine, P.-O., Métais, G., Orliac, M. J., Crochet, J. Y., Flynn, L. J., Marivaux, L., Rajpar, A. R., Roohi, G., Welcomme, J. L., 2013. Mammalian Neogene Biostratigraphy of the Sulaiman Province, Pakistan, pp. 400–422 in Wang, X., Fortelius, M. and Flynn, L. J., (eds), *Fossil mammals of Asia: Neogene biostratigraphy and chronology*. Columbia University Press, New York.

- Apostol, L., 1967. Étude du rhinocéros à toison laineuse (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach) du Quaternaire de la région de Bucarest. Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa", Bucuresti, VII: 463-473.
- Apostol, L., 1970. L'étude de l'espèce *Coelodonta antiquitatis* (Blumb.) du Quaternaire de Chiscani (dép. Braila), point fossilifere situé a l'Est de la Plaine Roumaine. Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa", Bucuresti, 10: 383-396.
- Apostol, L., Enache, C., 1979. Étude de l'espèce *Dicerorhinus megarhinus* (de Christol) du bassin carbonifère de Motru (Roumanie). Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa", Bucuresti, 20: 533-540.
- Arambourg, C., 1970. Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. Archives du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris (7) 10: 1-126.
- Arambourg, C., 1959. Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Publications du Service de la Carte Géologique de l'Algérie (Nouvelle Série), Paléontologie, Mémoire, Serv. de la Carte Géol. de l'Algérie, Alger, 4: pp. 161.
- Arambourg, C., Fromaget, J. 1938. Le gisement Quaternaire de Tam Nang (Chaîne Annamitique septentrionale). La stratigraphie et ses faunes. Comptes Rendus de Académie de Science de Paris, 207: 793-795.
- Arambourg, C., Piveteau, J., 1929. Les Vertébrés du Pontien de Salonique. Annales de Paléontologie 18: 1-139.
- Ataabadi, M. M., R. L. Bernor, D. S. Kostopoulos, D. Wolf, Z. Orak, G. Zare, H. Nakaya, M. Watabe, and M. Fortelius. 2013. Recent advances in paleobiological research of the Late Miocene Maragheh fauna, Northwest Iran, pp. 546–565 in Wang, X., Fortelius, M. and Flynn,

- L. J., (eds), Fossil mammals of Asia: Neogene biostratigraphy and chronology. Columbia University Press, New York.
- Bacon, A. M., Demeter, F., Schuster, M., Vu The Long, Nguyen Kim Rhuy, Antoine, P.-O., Sevket Sen, Ha Huu Nga, Nguyen Mai Huong, 2004. The Pleistocene Ma U'Oi cave, northern Vietnam: palaeontology, sedimentology and palaeoenvironments. *Geobios* 37: 305-314.
- Bartolomei, G., Peretto, C., Sala, B., 1977. Depositi a loess con *Ochotona* e rinoceronte nel Carso di Trieste. *Atti dell'Accademia Nazionale dei Lincei, Roma*, (s. 8), LXI (3-4): 280-283.
- Baryshnikov, G. F., Guérin, C., Mezhlumyan, S. K., 1989. Nosorog *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* iz Erevanskoy must'erskoy stoyanki [*Dicerorhinus etruscus brachycephalus* from the Erevan Mousterian site] (in Baryshnikov G.F., Kuz'mina I.E., eds: Materialy po Mamontovoy Faune Severnoy Evrazii). *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, Izd-vo AN SSSR, Moskva/Leningrad* 198: 103-110. [in Russo]
- Baryshnikov, G. F., Guérin, C., 1986. Ostatki nosoroga *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* iz ashel'skogo sloya peshchery Kudaro 1 (Bol'shoy Kavkaz) [Remains of the rhinoceros *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* from the Acheulean Layer of the cave Kudaro 1 (Greater Caucasus)]. In Vereshchagin N.K., Kuz'mina, I.E., (eds): Mleklopitayushchie Chetvertichnoy Fauny SSSR). *Trudy ZIN AN SSSR, Izd-vo AN SSSR, Moskva/Leningrad* 149: 62-73. [in Russo]
- Basu, P. K., 2004. Siwalik mammals of the Jammu Sub-Himalaya, India: an appraisal of their diversity and habitats. *Quaternary International* 117: 105–118.
- Becker, D., 2003. Paléoécologie et paléoclimats de la Molasse du Jura (Oligo–Miocène): apport des Rhinoceroidea (Mammalia) et des minéraux argileux. Ph.D. dissertation, Fribourg University, *GeoFocus* 9, pp. 328.

- Becker, D., Antoine, P.-O., Maridet, O., 2013. A new genus of Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from the Oligocene of Europe. *Journal of Systematic Palaeontology* 11 (8): 947-972.
- Becker, D., Bürgin, T., Oberli, U., Scherler, L., 2009. *Diaceratherium lemanense* (Rhinocerotidae) from Eschenbach (eastern Switzerland): systematics, palaeoecology, palaeobiogeography. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 254: 5-39.
- Beden, M., Carbonnel, J. P., Guérin, C., 1972. La faune du Phnom Loang (Cambodge): comparaison avec les faunes Pleistocenes du Nord de l'Indochine. *Archives Géologiques du Vietnam* 15: 113-122.
- Beden, M., Guérin, C., 1973. Le gisement des Vertébrés du Phnom Loang (Province de Kampot, Cambodge). *Trav Docums ORSTOM* 27: 3-97.
- Bell, W., 1793. Description of the double horned rhinoceros of Sumatra. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 1793: 3-6.
- Beliajeva, E. I., 1966. Semeystvo Rhinocerotidae Owen 1845 [Family Rhinocerotidae Owen 1845] in *Mlekopitayushchie Eopleystozena Zapadnogo Zabaykal'ya* [in Vangengeym E.A., Beliajeva, E. I., Garutt, V.E., Dmitrieva, E. L. and Zazhigin, V.S. (eds.): *Eopleistocene Mammals of Western Transbaikalia*], *Trudy Geologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, Moskva*, 152: 92-143, 156-162. [in Russo]
- Beliajeva, E. I., David, A. I., 1975. Die Nashörner (Rhinocerotidae) aus dem Faunenkomplex von Tiraspol. *Quartarpalaontologie* 1: 157-175.
- Bernor, R. L. 1986. Mammalian biostratigraphy, geochronology and zoogeographic relationships of the late Miocene Maragheh fauna, Iran. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6:76–91.

- Bernor, R. L., Brunet, M., Ginsburg, L., Mein, P., Pickford, M., Rögl, F., Sen, S., Steininger, F., Thomas, H., 1987. A consideration of some major topics concerning Old World Miocene Mammalian chronology, migrations and paleogeography. *Geobios*, 20 (4): 431-439.
- Bernsen, J. J. A., 1927. The Geology of the Tiglian Clay and its fossil remains of Rhinoceros. Academisch Proeschrift [PhD Thesis], Univ. van Amsterdam, C.N. Teulings' Koninklijke Drukkerijen, 's-Hertogenbosch: pp. 1-108.
- Billia, E. M. E., 2008. Revision of the fossil material attributed to *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) preserved in the museum collections of the Russian Federation. *Quaternary International* 179: 25-37.
- Blumenbach, J. F., 1799. *Handbuch der Naturgeschichte*. Sechste Ausgabe [6th ed]. Göttingen, Johann Christian Dieterich, pp. i-xvi, 1-703.
- Boeskorov, G., 2001. Woolly rhino (*Coelodonta antiquitatis*) distribution in Northeast Asia. *Deinsea*, Rotterdam, 8: 15-20.
- Bonnet A., Malaval. M., 1976. Découverte d'une faune à *Machairodus* dans la grotte de la Sartanette (Rémoulins, Gard). *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences (D)*, 282: 2155-2157.
- Bookstein, F. L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press. New York. pp. 456.
- Bookstein, F. L., 1997a. Landmark methods for forms without landmarks: Localizing group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1: 225–243.
- Bookstein, F. L., 1997b. Shape and the information in medical images: a decade of the morphometric synthesis. *Computer Vision and Image Understanding*, 66: 97–118.

- Borsuk-Bialynicka, M., 1973. Studies on the pleistocene rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach). *Palaeontologia Polonica* 29: 1-148.
- Borsuk-Bialynicka, M., Jakubowski, G., 1972. The skull of *Dicerorhinus mercki* (Jager) from Warsaw. *Prace Muzeum Ziemi* 20: 187-199.
- Boulbes, N., Mayda, S., Titov, V. V., Alçiçek, M. C., 2014. Les grands mammifères du Villafranchien supérieur des travertins du Bassin de Denizli (Sud-Ouest Anatolie, Turquie). *L'Anthropologie* 118 (1): 44-73.
- Brandt, J. F., 1878. Tentamen synopseos rhinocerotidum viventium, et fossilium. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersburg*, 26 (5): 1-66.
- Breda, M., Collinge, S. E., Parfitt, S. A., Lister, A. M., 2010. Metric analysis of ungulate mammals in the early Middle Pleistocene of Britain, in relation to taxonomy and biostratigraphy: I: Rhinocerotidae and Bovidae. *Quaternary International* 228 (1-2): 136-156.
- Bridgland, D. R., Schreve, D. C., Keen, D. H., Meyrick, R., Westaway, R., 2004. Biostratigraphical correlation between the late Quaternary sequence of the Thames and key fluvial localities in central Germany. *Proceedings of the Geologists' Association* 115, 125–140.
- Bronn, H. G., 1831. Über die fossilen Zähne eines neuen Geschlechtes aus der Dickhäuter-Ordnung *Coelodonta* Hohlenzahn. *Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* 2: 51-61.
- Burchell, W. J., 1817. Note sur une nouvelle espèce de rhinocéros. *Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique de Paris* 1817: 96-97.
- Campbell, B. G., Amini, M. H., Bernor, R. L., Dickinson, W., Drake, R., Morris, R., Van Couvering, J. A., Van Couvering, J. A. H., 1980. Maragheh: a classical late Miocene vertebrate locality in northwestern Iran. *Nature* 287:837–841.

- Cerdeño, E., 1989. Revisión de la Sistemática de los rinocerontes del Neógeno de España - Colección Tesis Doctorales Universidad Complutense de Madrid 306/89: 1-429.
- Cerdeño, E., 1990. *Stephanorhinus hemitoechus* (Falc.) (Rhinocerotidae, Mammalia) del Pleistoceno Medio y Superior de España. Estudios Geológicos 46: 465–479.
- Cerdeño, E., 1993a. Étude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du Miocène moyen de France. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris 15 (1-4): 25-77.
- Cerdeño, E., 1993b. Remarks on the spanish Plio-Pleistocene *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 317: 1363–1367.
- Cerdeño, E., 1995. Cladistic analysis of the family Rhinocerotidae (Perissodactyla). American Museum Novitates 3143: 1-25.
- Cerdeño, E., 1996. *Lartetotherium* (Rhinocerotidae) en la fauna con *Hispanotherium* del Mioceno Medio de la Retama, Cuenca, España. Revista Española de Paleontología, Madrid, 11 (2): 193-197.
- Cerdeño, E., 1997. Rhinocerotidae from the Turolian site of Dorn-Durkheim 1 (Germany) In: Die Säugetiere aus dem Turolium von Dorn-Durkheim 1, Rheinhessen, Deutschland edited by J. L. Franzen. Courier Forschungs-Institut Senckenberg 197: 187-203.
- Cerdeño, E., Sánchez, B., 2000. Intraspecific variation and evolutionary trends of *Alicornops simorreense* (Rhinocerotidae) in Spain. Zoologica Scripta 29 (4): 275-305.
- Cerdeño, E., Nieto, M., 1995. Changes in Western European Rhinocerotidae related to climatic variations. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 114: 325-338

- Chaimanee, Y., Yamee, C., Tian, P., Chavasseau, O., Jaeger, J.-J., 2008. First Middle Miocene sivaladapid primate from Thailand. *Journal of Human Evolution*, 54 (3): 434-443.
- Chen, G. F., Wu, W. Y., 1976. Miocene mammalian fossils of Jiulongkou, Cix-ian district, Hubei. *Vertebrata Palasiatica*, 14: 8–10.
- Chow, B.-S., 1978. The distribution of the woolly rhinoceros and woolly mammoth. *Vertebrata Palasiatica* 16 (1): 47-59 .
- Chow, B.-S., 1979. The fossil Rhinocerotides of locality 1, Choukoutien. *Vertebrata Palasiatica* 17 (3): 236-258. [in Chinese]
- Chow, B.-S., 1963a. A new species of *Dicerorhinus* from Yushe, Shansi, China [*D. yunchuchenensis*]. *Vertebrata Palasiatica*, 12: 325-329.
- Chow, B.-S., 1963b. On the skull of *Dicerorhinus choukoutienensis* Wang from Choukoutien locality 20. *Vertebrata Palasiatica*, 7 (1): 62-70.
- Christol, J. De, 1834. Recherches sur les caractères des grandes espèces de rhinocéros fossiles. *Annales des Sciences Naturelles* (2) 4: 44-112.
- Codrea, V., 1993. *Dicerorhinus megarhinus* (de Christol) in the Romanian fauna from Malusteni. *Studia Universitatis "Babes-Bolyai", Geologia, Cluj-Napoca* 38 (2): 67-70.
- Codrea, V., 1996. Miocene rhinoceroses from Romania – An overview. *Acta zoologica cracoviensia* 39 (1): 83-88.
- Codrea, V., 2005. The extinct *Coelodonta antiquitatis* (Perissodactyla, Mammalia) from Romania – Repertory of sites. *Studii si cercetari, Geologie-Geografie* 10: 13-32.

- Codrea, V., Czier, Z., 1991. *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* (Perissodactyla, Mammalia) from the Pleistocene of Subpiatra (Tetchea village, Bihor County, Romania). *Studia Universitatis "Babes-Bolyai", Geologia, Cluj-Napoca* 36 (2): 27-33.
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., Fan, J.-X. (2013, updated) The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36: 199-204.
- Colbert, E. H., 1934. A new rhinoceros from the Siwalik beds of India. *American Museum Novitates* 749: 1-13.
- Colbert, E. H., 1935. Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. *Transactions of the American Philosophical Society* NS 26: 1-401.
- Colbert, E. H., 1938. Fossil mammals from Burma in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 74 (6): 255-436.
- Colbert, E. H., 1942. Notes on the lesser one-horned rhinoceros, *Rhinoceros sondaicus*, 2. The position of *Rhinoceros sondaicus* in the phylogeny of the genus *Rhinoceros*. *American Museum Novitates* 1207: 1-5.
- Colbert, E. H., 1943. Pleistocene vertebrates collected in Burma by the American Southeast Asiatic Expedition. *Transactions of the American Philosophical Society, new series* 32: 95-429.
- Colbert, E. H., Hooijer, D. A., 1953. Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 102: 1-134.
- Croizet, J. B, Jobert, A., 1828. Pachydermes des terrains-meubles (*Rhinoceros*). In: *Recherches sur les ossemens fossiles du departement du Puy-du Dome, Paris*: 144-154, 166-168.

- Cuscani Politi, P., 1963. Resti di *Rhinoceros (Dicerorhinus) etruscus* rinvenuti nel Pliocene del Senese. Gli Atti dell'Accademia delle Scienze di Siena detta de' Fisiocritici (sez. Agr.), s. II, Siena, 10: 25-57.
- Cuscani Politi, P., 1971. Altri significativi resti scheletrici del *Rhinoceros (Dicerorhinus) etruscus* di Castelnuovo Berardenga nei pressi di Siena (Toscana). Gli Atti dell'Accademia delle Scienze di Siena detta de' Fisiocritici, s. XIV, Siena, III: 321-328.
- Cuvier, G., 1817. Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Paris, Deterville, vol. 1, pp. i-xxxvii, 1-540.
- Czyzewska, T., 1958. Dwa zęby nosorożca *Dicerorhinus* z brekcji kostnej z wezow kolo dzialoszyna [Two teeth of *Dicerorhinus* from the bone breccia at Weze near Dzialoszyn (Poland)]. Acta Paleontologica Polonica 3 (1): 49-58. [in Polacco]
- Dal Piaz, G., 1930. I Mammiferi dell' Oligocene Veneto, *Trigonias ombonii*. Memorie dell' Istituto Geologico dell' Università di Padova 9: 2-63.
- Dawkins, W. B., 1868. On the dentition of *Rhinoceros etruscus*, Falc.. Quarterly Journal of the Geological Society of London 24: 207-218 .
- De Vos, J., Made, J. van der, Athanassiou, A., Lyras, G., Sondaar, P. Y., Dermitzakis, M. D., 2002. Preliminary note on the late Pliocene fauna from Vatera (Lesvos, Greece). Annales Geologiques Des Pays Helleniques 39 (A): 37-70.
- Deng, T., 2002. The earliest known woolly rhino discovered in the Linxia basin, Gansu Province, China. Geological Bulletin of China 21 (10): 604-608. [in Chinese]

- Deng, T., 2003. New material of *Hispanotherium matritense* (Rhinocerotidae, Perissodactyla) from Lagou of Hezheng County (Gansu, China) with special reference to the Chinese Middle Miocene elasmotheres. *Geobios* 36: 141-150.
- Deng, T., 2005. New cranial material of *Shansirhinus* (Rhinocerotidae, Perissodactyla) from the lower pliocene of the Linxia basin in Gansu, China. *Geobios* 38: 301-313.
- Deng, T., 2006. Neogene rhinoceroses of the Linxia basin (Gansu, China). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 256: 43-56.
- Deng, T., 2008. Comparison between woolly rhino forelimbs from Longdan, Northwestern China and Tologoi, Transbaikalian region. *Quaternary International* 179: 196-207.
- Deng, T., Qiu, Z. X., 2007. First discovery of *Diceros* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) in China. *Vertebrata Palasiatica* 45 (4): 287-306. [in Chinese]
- Deng, T., Wang, S. Q., Hou, S. K., 2013. A bizarre tandem-horned elasmothere rhino from the Late Miocene of northwestern China and origin of the true elasmothere. *Chinese Science Bulletin*, 58(15): 1811-1817.
- Deng, T., Wang, X., Fortelius, M., Li, Qiang, W., Yang, T., Zhije J., Takeuchi, G. T., Saylor, J. E., Saila, L. K., Xie, G., 2011. Out of Tibet: Pliocene Woolly Rhino suggests high-plateau origin of Ice Age Megaherbivores. *Science* 333: 1285-1288.
- Dennell, R. W., Coard, R., Beech, M., Anwar, M., Turner, A., 2005. Locality 642, an Upper Siwalik (Pinjor Stage) fossil accumulation in the Pabbi Hills, Pakistan. *Journal of the Palaeontological Society of India* 50, 1: 83-92.
- Desmarest, A. G., 1822. *Mammalogie, ou description des especes des Mammiferes*. Paris, Veuve Agasse, pp. i-viii, 277-555.

- Dietrich, W. O., 1942. Zur Entwicklungsmechanik des Gebisses der afrikanischen Nashörner. Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie: 297-300.
- Dietrich, W. O., 1953. Neue funde des etruskischen Nashörns in Deutschland und die frage der villafranchium-faunen. Geologie 2: 417-430.
- Dong, W., Liu, J., Fang, Y., 2013. The large mammals from Tuoqidong (eastern China) and the Early Pleistocene environmental availability for early human settlements. Quaternary International, 295: 73-82.
- Dubois, E., 1908. Das geologische Alter der Kendeng- oder Trinilfauna. Tijdschrift van het Koninklijk Nederlandsch Aardrijkskundig Genootschap, (2) 25: 1235-1270.
- Ducrocq S, Chaimanee Y, Suteethorn V, Jaeger J. J., 1994. Age and paleoenvironment of Miocene mammalian faunas from Thailand. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 108: 149–163.
- Dzhafarov, R. D., 1955. Novy predstavitel' chetvertichnykh nosorogov (*Rhinoceros binagadensis* sp. nova) binagadinskoy fauny [A new representative of the Quaternary rhinoceros (*Rhinoceros binagadensis* sp. nova) in the Binagad fauna - Location of Quaternary Fauna and Flora at Binagad] - Trudy Estest.-Istoricheskogo Muzeya im. G. Zardaby, IV, pp. 65-88, Izd-vo AN AzerbSSR, Baku. [in Russo]
- Emslie, R., 2012a. *Ceratotherium simum*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>.
- Emslie, R., 2012b. *Diceros bicornis*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>.
- Falconer, H., 1859. In Gaudin C.T. (1859), Modifications apportés par Mr. Falconer a la faune du Val d'Arno. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 6 (44): 130-131.

- Falconer, H., 1868. On the European Pliocene and Post-Pliocene species of the genus *Rhinoceros*.
In: Palaeontological Memoirs and Notes of the late Hugh Falconer, compiled and edited by Charles Murchison, London, Robert Hardwicke (2) Mastodon, Elephant, Rhinoceros, Ossiferous Caves, Primeval Man and His Cotemporaries: 309-403.
- Falconer, H., Cautley, P. T., 1846. Fauna antiqua sivalensis, being the fossil zoology of the Sewalik Hills, in the North of India Illustrations, part VIII: Suidae and Rhinocerotidae. London, Smith, Elder and Co, pls. 69-80.
- Fejfar, O., 1964. The Lower Villafranchian vertebrates from Hajnacka near Filakovo in southern Slovakia. Rozpravy ustred Ust geol, 30: 1-11.
- Fischer v. Waldheim, G., 1814. Zoognosia tabulis synopticis illustrata, in usum paelectionum Academiae Imperialis Medico-chirurgicae Mosquensis - Quadrupedum reliquorum, cetorum et monotrymatum descriptionem continens. Mosquae, Nicolai Sergeidis Vsevolozsky Volumen Tertium, pp. i-xxiv, 1-734.
- Foose, T. J., Strien, N. J. van, 1997. Asian rhinos: status survey and conservation action plan, new edition. Gland, IUCN, pp. i-v, 1-112.
- Foote, R. B., 1874. *Rhinoceros deccanensis*, a new species discovered near Gokak, Belgaum district. Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica (10) 1 (1): 1-17.
- Fortelius, M., Heissig, K., Saraç, G., Sen, S., 2003. Rhinocerotidae (Perissodactyla). in M. Fortelius, J. W. Kappelman, S. Sen, and R. L. Bernor (eds). Geology and paleontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey. Columbia Un. Press: pp. 282-307.
- Fortelius, M., Mazza, P., Sala, B., 1993. *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the Western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). Palaeontographia Italica 80: 63-155.

- Fortelius, M., Poulianos, N. A., 1979. *Dicerorhinus* cf. *hemitoechus* (Mammalia, Perissodactyla) from the Middle Pleistocene Cave at Petralona-Chalkidiki (N. Greece). Preliminary report. *Anthropos* 5: 15-43.
- Fourtau, R., 1920. Contribution a l'Étude Vertébrés Miocènes de l'Égypte. Survey Department, Ministry of Finance, Egypt, Government Press, Cairo, 121 pp.
- Fromaget, J., 1936, Sur la stratigraphie des formations recentes de la Chaine annamitique septentrionale et sur l'existence de l'Homme dans le Quaternaire inferieur de cette partie de l'Indo-chine. *Comptes Rendus de l'Académie de Science de Paris* 203: 738-741.
- Fukuchi, A., 2003. A note on dental nomenclature in the Rhinocerotidae. *Earth Science Reports* 10 (1): 33-37.
- Galobart, A., Maroto, J., Ros, X., 1996. Las faunas cuaternarias de mamíferos de la Cuenca de Banyoles-Besalú (Girona). *Revista Española de Paleontología*, Número Extraordinario, 248-255.
- García Fernández, D., 2000. *Stephanorhinus megarhinus* (Rhinocerotidae) en el Plioceno de Molins de Rei, Baix Llobregat (Barcelona). *Butlletí, Centre d'Estudis de la Natura del Barcelonès-Nord, Barcelona, Catalunya (Any 16) 5 (1): 47-51.*
- Gehler, A., Mol, D., Reich, M., Plicht, H. van der, 2007. The type material of *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach) (Mammalia: Perissodactyla: Rhinocerotidae). Presentation at 4th International Mammoth Conference 18-22 June, Yakutsk.
- Gentry, A. W., 1987 Rhinoceroses from the Miocene of Saudia Arabia (in: Whybrow P.J., ed: *Miocene Geology and Palaeontology of Ad Dabtiyah, Saudi Arabia*). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)* 41 (4): 409-432.

- Geraads, D., 1986. Sur les relations phylétiques de *Dicerorhinus primaevus* Arambourg, 1959, rhinocéros du Vallésien d'Algérie. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* (2) 102 (13): 835-837.
- Geraads, D., 1987. La faune des dépôts pléistocènes de l'Ouest du lac Natron (Tanzanie); interprétation biostratigraphique. *Sciences Géologiques Bulletin (Strasbourg)*, 40 (1-2): 167-184.
- Geraads, D., 1988. Révision des Rhinocerotinae (Mammalia) du Turolien de Pikermi: comparaison avec les formes voisines. *Annales de Paléontologie*, 74 (1): 13-41.
- Geraads, D., 1989. Vertèbres fossiles du Miocène Supérieur du Djebel Krechem et Artsouma (Tunisie Centrale): comparaisons biostratigraphiques. *Geobios* 22 (6): 777-801.
- Geraads, D., 1994. Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie: 4. Rhinocerotidae. *Bulletin du Muséum nationale d'Histoire Naturelle Paris série 4, sect C*, 16 (1): 81-95.
- Geraads, D., 2005. Pliocene Rhinocerotidae (Mammalia) from Hadar and Dikika (lower Awash, Ethiopia), and a revision of the origin of modern African rhinos. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (2): 451-461.
- Geraads, D., 2010. Rhinocerotidae. in Werdelin, L., Sanders, W.J. (eds), *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley, University of California Press, 669-683.
- Geraads, D., 2013. Large Mammals from the Late Miocene of Çorakyerler, Çankiri, Turkey. *Acta Zoologica Bulgarica* 65 (3): 381-390.
- Geraads, D., Koufos, G., 1990. Upper Miocene Rhinocerotidae (Mammalia) from Pentalophos-1, Macedonia, Greece. *Palaeontographica A* 210 (4/6): 151-168.

- Geraads, D., MacCrossin, M., Benefit, B., 2011. A new rhinoceros, *Victoriaceros kenyensis* gen. et sp. nov., and other Perissodactyla from the Middle Miocene of Maboko, Kenya. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 57-75.
- Geraads, D., Spassov, N., 2009. Rhinocerotidae (Mammalia) from the Late Miocene of Bulgaria. *Palaeontographica A* 287: 99-122.
- Geraads, D., Miller, E., 2013. *Brachypotherium minor* n. sp., and other Rhinocerotidae from the Early Miocene of Buluk, Northern Kenya. *Geodiversitas* 35 (2): 359-375.
- Giaourtsakis, I. X., 2003. Late Neogene Rhinocerotidae of Greece: distribution, diversity and stratigraphical range; In: Reumer J.W.F. & Wessels W., (eds): *Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia – A Volume in Honour of Hans de Bruijn*. *Deinsea Rotterdam* 10: 235-253.
- Giaourtsakis, I. X., 2009. The Late Miocene mammal fauna of the Mytilinii Basin, Samos Island, Greece: New Collection 9. Rhinocerotidae. *Beitrage zur Palaontologie Wien* 31: 157-187.
- Giaourtsakis, I. X., Theodorou, G., Roussiakis, S., Athanassiou, A., Iliopoulos, G., 2006. Late Miocene horned rhinoceroses (Rhinocerotinae, Mammalia) from Kerassia (Euboea, Greece). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 239 (3): 367-398.
- Giaourtsakis, I. X., Pehlevan, C., Haile-Selassie, Y., 2009. Rhinocerotidae. In: Haile-Selassie, Y., WoldeGabriel, G., (eds), *Ardipithecus kadabba: Late Miocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia*. University California Press, pp. 429-468.
- Gibbard, P. L., Head, M. J., Walker, M. J. C., the Subcommittee on Quaternary Stratigraphy, 2010. Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma. *Journal of Quaternary Science* 25: 96–102.

- Ginsburg, L., 1974. Les Rhinocérotidés du Miocène de Sansan (Gers). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, série D*, 278: 597-600.
- Ginsburg, L., Guérin, C., 1979. Sur l'origine et l'extension stratigraphique du petit Rhinocérotidé Miocène *Aceratherium (Alicornops) simorreense* (Lartet, 1851), nov. subgen. *Compte Rendu sommaire de la Société géologique de France Paris 1979*: 114-116.
- Ginsburg, L., Heissig, K., 1989. *Hoploaceratherium*, a new generic name for «*Aceratherium*» *tetradactylum*, in Prothero D. R., Schoch R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press, New York: pp. 418-421.
- Ginsburg, L., Tassy, P., 1985. The fossil mammals and the age of the lignite beds in the intramontane basins of northern Thailand: *Journal of the Geological Society of Thailand*, 8 (1-2): 13-27.
- Gliozzi, E., Abbazzi, L., Ambrosetti, P.G., Argenti, P., Azzaroli, A., Caloi, L., Capasso Barbatto, L., Di Stefano, G., Ficcarelli, G., Kotsakis, T., Masini, F., Mazza, P., Mezzabotta, C., Palombo, M. R., Petronio, C., Rook, L., Sala, B., Sardella, R., Zanalda, E., Torre, D., 1997. Biochronology of selected Mammals, Molluscs and Ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the art. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 103: 369-388.
- Gloger, C. W. L., 1841. *Gemeinnuetziges Hand- und Hilfsbuch der Naturgeschichte*. Breslau, Aug. Schulz and Co, vol. 1, pp. i-xxxiv, 1-496.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Nixon, K., 2003. TNT: Tree Analysis using New Technology. Program and documentation, available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Gómez De Soler, B., Campeny Vall-Llosera, G., Made, J. van der, Oms, O., Agusti, J., Sala, R., Blain, H.-A., Burjachs, F., Claude, J., Garcia Catalan, S., Riba, D., Rosillo, R., 2012. A

new key locality for the Pliocene vertebrate record of Europe: the Camp dels Ninots maar (NE Spain). *Geologica Acta* 10 (1): 1-17.

Gorjanovich-Kramberger, D., 1913. Fossilni rinocerotidi Hrvatske i Slavonije, s osobitim obzirom na *Rhinoceros mercki* iz Krapine (De rhinocerotidibus fossilibus Croatiae et Slavoniae, praecipua ratione habita *Rhinocerotis mercki* var. *Krapinensis* mihi). *Djela Jugoslavenske akademije (JAZU)*, Beograd, 22(8): 1-70.

Gray, J. E., 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository* 15, 1821 April 1: 297-310.

Gray, J. E., 1868. Observations on the preserved specimens and skeletons of the Rhinocerotidae in the collection of the British Museum and Royal College of Surgeons, including the description of three new species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1867: 1003-1032.

Gromova, V. I., 1935. Ob ostatkakh nosoroga Merka (*Rhinoceros mercki* Jaeg.) s Nizhney Volgi [Über die Reste des Merckschen Nashorn (*Rhinoceros mercki* Jaeg.) von der unteren Wolga]. *Trudy Paleozoologicheskogo Instituta, Akademya Nauk SSSR, Izd-vo AN SSSR, Moskva*, IV: 91-136. [in Russo]

Groves, C. P., 1967. On the rhinoceroses of South-East Asia. *Saugetierkundliche Mitteilungen* 15 (3): 221-237.

Groves, C. P., 1972. *Ceratotherium simum*. *Mammalian Species* no. 8: 1-6.

Groves, C. P., 1983. Phylogeny of the living species of rhinoceros. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 21 (4): 293-313.

Groves, C. P., Fernando, P., Robovsky, J., 2010. The sixth rhino: a taxonomic re-assessment of the critically endangered northern white rhinoceros. *PLoS One* 5 (4) e9703: 1-15.

- Groves, C. P., Kurt, F., 1972. *Dicerorhinus sumatrensis*. Mammalian Species 21: 1-6.
- Groves, C. P., Leslie Jr., D.M., 2011. *Rhinoceros sondaicus* (Perissodactyla: Rhinocerotidae). Mammalian Species 43 (887): 190-208.
- Guérin, C., 1972. Une nouvelle espèce de Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) à Vialette (Haute-Loire, France) et dans d'autres gisements du Villafranchien Inférieur Européen: *Dicerorhinus jeanvireti* n. sp. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 49: 53–161.
- Guérin, C., 1966. *Diceros douariensis* nov. sp., un rhinocéros du Mio-Pliocene de Tunisie du Nord. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 16: 1-50.
- Guérin, C., 1973. Les trois espèces de rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement Pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 11: 55-84.
- Guérin, C., 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocene terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale, comparaison avec les espèces actuelles. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 79: 3-1183.
- Guérin, C., 1982. Première biozonation du Pléistocène Européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocene Terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. Geobios, 15 (4): 593-598.
- Guérin, C., 1983. Le gisement Pléistocène supérieur de la Grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: Les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla). Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon 21: 65-85.
- Guérin, C., 1986. Le Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Pléistocène ancien d'Oubeidiyeh (Israël). Mémoires et Travaux du Centre de Recherche Français de Jérusalem 5: 183-190.

- Guérin, C., 1987. Fossil Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from Laetoli: pp. 320-438, tables 1-29 In: Leakey, M.D. et al. Laetoli: a Pliocene site in northern Tanzania. Oxford, Clarendon Press: pp. i-xxi, 1-561.
- Guerin, C., 1989. La famille des Rhinocerotidae. *Cranium* 6 (2): 3-14.
- Guérin, C., 2000. The neogene rhinoceroses of Namibia. *Palaeontologia Africana* 36: 119-138.
- Guérin, C., 2004. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drome). *Geobios* 37: 259-278.
- Guérin, C., 2007. Biozonation continentale du Plio-Pléistocène d'Europe et d'Asie Occidentale par les Mammifères - État de la question et incidence sur les limites Tertiaire/Quaternaire et Plio/Pléistocène. *Quaternaire* 18 (1): 23-33.
- Guérin, C., 2010. *Coelodonta antiquitatis praecursor* (Rhinocerotidae) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie* 29 (2): 697-746.
- Guérin, C., 2011. Les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) Miocènes et Pliocènes des Tugen Hills (Kénya). *Estudios Geológicos* 67 (2): 333-362.
- Guérin, C., Balleisio, R, Meon-Vilain, H., 1969. Le *Dicerorhinus megarhinus* (Mammalia, Rhinocerotidae) du Pliocene de Saint-Laurent-des-Arbres (Gard). Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, Notes et Memoires 31: 55-145.
- Guérin, C., Barychnikov, G., Mejloumian, S. K. 1992. Survivance tardive d'une forme archaïque dans le Pléistocène du Caucase: le *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* du gisement mousterien d'Erivan 1 (Arménie) (Mammalia Rhinocerotidae). *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 61 (6): 166-174.

- Guérin, C., Faure, M., 2002. Les grands mammifères. In: Miskovsky, J.-C. (Ed.), Géologie de la Préhistoire: méthodes, techniques, applications. Maison de la géologie, Paris, pp. 859–887.
- Guérin, C., Santafé-Llopis, J. V., 1978. *Dicerorhinus miguelcrusafonti* nov sp, une nouvelle espèce de rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement Pliocène supérieur de Layna (Soria, Espagne) et de la formation Pliocène de Perpignan (Pyrenees-Orientales, France). *Geobios* 11 (4): 457-491.
- Guérin, C., Sen, S., 1998. Rhinocerotidae. In Sen, S., (Ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. *Geodiversitas* 20 (3): 397-407.
- Guérin, C., Tsoukala, E., 2013. The Tapiridae, Rhinocerotidae and Suidae (Mammalia) of the Early Villafranchian site of Milia (Grevena, Macedonia, Greece). *Geodiversitas* 35 (2): 447- 489.
- Hamilton, W. R., 1973. North African Lower Miocene rhinoceroses. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 24 (6): 349-395.
- Harris, J. M., 1983. Family Rhinocerotidae. in J. M. Harris (ed.), *Koobi Fora Research Project, Volume 2: The Fossil Ungulates: Proboscidea, Perissodactyla and Suidae*. Clarendon Press, Oxford, pp. 130-156.
- Harrison, J. A., Manning, E. M., 1983. Extreme carpal variability in *Teleoceras* (Rhinocerotidae, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 3 (1): 58-64.
- Heintz H., Guérin C., Martin, R., Prat, F., 1974. Principaux gisements villafranchiens de France: liste faunique et biostratigraphique. *Mémoires Bureau de la recherche Géologie et Minéralogie* 78 (1): 169-182.
- Heissig, K., 1972. Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. *Bayer Akad der Wiss Math Naturw Kla Abhan Neu Fol*, 152: 1–112.

- Heissig, K., 1972. Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan – 5. Rhinocerotidae (Mammalia) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, München, N.F. 152: 1-112.
- Heissig, K., 1973. Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). Saugetierkundliche Mitteilungen 21: 25-30.
- Heissig, K., 1999. Family Rhinocerotidae. pp. 175-188. In: Rössner, G.E., Heissig, K. (eds), The Miocene Land Mammals of Europe. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Heissig, K., 2005. The fossil rhinoceros of Rudabanya. *Palaeontographia Italica*, 90: 217-258.
- Heissig, K., 2012a. The American Genus *Penetrigonias* Tanner & Martin, 1976 (Mammalia: Rhinocerotidae) as a stem group elasmothere and ancestor of *Menoceras* Troxell, 1921. *Zitteliana A* 52: 79-95.
- Heissig, K., 2012b. Les Rhinocerotidae (Perissodactyla) de Sansan; in Peigné S., Sen S., (eds): Mammifères de Sansan. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle Paris* 203: 317-485.
- Hennig, W., 1966. "Phylogenetic Systematics." University of Illinois Press, Urbana
- Hernesniemi, E., Giaourtsakis, I. X., Evans, A. R., Fortelius, M., 2011. Rhinocerotidae. In: Harrison, T. (ed.), *Paleontology and geology of Laetoli: Human Evolution in Context*, 2: 275-294.
- Hillman Smith, K., Groves, C.P., 1994. *Diceros bicornis*. *Mammalian Species* 455: 1-8.
- Holec, P., 1996. A Plio-Pleistocene large mammal fauna from Strekov and Nova Vieska, south Slovakia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 39 (1): 219-222.

- Holec, P., 2002. Nalez fragmentu lebky srstnateho nosorozca *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach 1799) v naplavocho Vahu od Zemneho [Finding of the skull fragment of the woolly rhinoceros *C. antiquitatis* (Blum., 1799) in the Vah river deposits near Zemn  village]. Mineralia Slovaca, Bratislava, 34 (1): 75-78. [in Slovacco]
- Hooijer, D. A., 1946. Prehistoric and fossil rhinoceroses from the Malay Archipelago and India. Zoologische Mededelingen Leiden 26: 1-138.
- Hooijer, D. A., 1948. *Rhinoceros sondaicus* Desmarest from kitchen-middens of Bindjai Tamiang, North Sumatra. Geologie en Mijnbouw N.S. 10: 116-117.
- Hooijer, D. A., 1958. An early Pleistocene mammalian fauna from Bethlehem. Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology 3: 265-292.
- Hooijer, D. A., 1961. The fossil vertebrates of Ksar' Akil, a palaeolithic rock shelter in the Lebanon. Zoologische Verhandelingen 49: 3-68.
- Hooijer, D. A., 1962. Report on a collection of Pleistocene mammals from Tin-Bearing deposits in a limestone cave near Ipoh, Kinta Valley, Perak. Federation Museums Journal 7: 1-5.
- Hooijer, D. A., 1964. New records of mammals from the Middle Pleistocene of Sangiran, Central Java. Zoologische Mededelingen 40 (10): 73-87.
- Hooijer, D. A., 1966. Fossil mammals of Africa no. 21. Miocene rhinoceroses of East Africa. Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology 13 (2): 119-190.
- Hooijer, D. A., 1968. A rhinoceros from the Late Miocene of Fort Ternan, Kenya. Zoologische Mededelingen 43 (6): 77-92.

- Hooijer, D. A., 1969. Pleistocene East African rhinoceroses: pp. 71-98, pls. 1-6, tables 1-28. In: Leakey, L.S.B. Fossil vertebrates of Africa. New York and London, Academic Press: pp. i-ix, 1-102.
- Hooijer, D. A., Patterson, B., 1972. Rhinoceroses from the Pliocene of Northwestern Kenya. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University, 144 (1): 1-26.
- Hu, C. K., Qi, T., 1978. Gongwangling Pleistocene mammalian fauna of Lan-tian, Shaanxi. Palaeontologia Sinica C 21: 36-39.
- ICZN, International Commission on Zoological Nomenclature, 2000 (online version). International Code of Zoological Nomenclature, fourth edition. The International Trust for Zoological Nomenclature.
- Iñigo, C., Cerdeño, E., 1997. The *Hispanotherium matritense* (Rhinocerotidae) from Corcoles (Guadalajara): its contribution to the systematics of the Miocene Iranotheriina. Geobios 30 (2): 243-266.
- Ishijima, W., 1939. On fossil Rhinoceros from Ku-hsiang-tung. Jubilee Publication in the Commemoration of Prof H. Yabe, 1: 321-331.
- Jäger, G. F., 1835-39. Über die fossilen Säugetiere welche in Württemberg in verschiedenen Formationen aufgefunden worden sind, nebst geognostischen Bemerkungen über diese Formtionen. C. Erhard Verlag, Stuttgart.
- Jánossy, D., 1986. Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary. 208 pp. Developments in Palaeontology and Stratigraphy. Elsevier, Amsterdam.
- Kahlke, H.-D., 1965. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Tonen von Voigtstedt in Thüringen. Paläontologische Abhandlungen A 2 (2/3): 451-520.

- Kahlke, H.-D., 1969. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen A 3 (3/4): 667-709.*
- Kahlke, H.-D., 1975. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. In: *Das Pleistozän von Weimar-Ehringsdorf*, edited by Kahlke, H.D., Berlin, Akademie Verlag: 337-397.
- Kahlke, H.-D., 1977. Die Rhinocerotidenreste aus den Travertinen von Taubach. *Quartärpaläontologie 2: 305-359.*
- Kahlke, H.-D., 1978. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Travertinen von Burgtonna in Thüringen. *Quartärpaläontologie 3: 129-135.*
- Kahlke, H.-D., 2001. Die Rhinocerotiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld (in Kahlke R.-D., ed: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen, Thüringen – Teil 2*). *Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Dr R. Habelt GmbH, Bonn 40 (2): 501-556.*
- Kahlke, R.-D., 2014. The origin of Eurasian mammoth faunas (*Mammuthus–Coelodonta* Faunal Complex). *Quaternary Science Reviews, 96: 32-49.*
- Kahlke, R.-D., Garcia, N., Kostopoulos, D. S., Lacomat, F., Lister, A.M., Mazza, P., Spassov, N., Titov, V. V., 2011. Western Palaeartic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews 30 (11-12): 1368-1395.*
- Kahlke, R.-D., Lacomat, F., 2008. The earliest immigration of woolly rhinoceros (*Coelodonta tologojensis*, Rhinocerotidae, Mammalia) into Europe and its adaptive evolution in Palaeartic cold stage mammal faunas. *Quaternary Science Reviews 27: 1951-1961.*

- Kaup, J.-J., 1832. Über *Rhinoceros incisivus* Cuvier und eine neue Art, *Rhinoceros schleiermacheri*. Isis, 8: 898–904.
- Kaup, J.-J., 1834. Description d'ossements fossiles de Mammifères qui se trouvent au musée grand-ducal de Darmstadt. Heyer Darmstadt 3ème cahier:33-64.
- Kaup, J.-J., 1841. Akten der Urwelt oder Osteologie der urweltlichen Säugethiere und Amphibien. Darmstadt: 1-10.
- Kaya, T., 1993. The late miocene perissodactyla in Sazak (Kale-Denizli). Mineral Research exploration Bulletin, 115: 23-30.
- Kaya, T., Heissig, K., 2001. Late Miocene Rhinocerotids (Mammalia) from Yulafli (Çorlu-Thrace/Turkey). Geobios 34: 457-467.
- Khan, A. M., Cerdeño, E., Akhtar, M., Khan, M. A., Iqbal, A., Mubashir, M., 2014. New fossils of *Gaindatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) from the Middle Miocene of Pakistan. Turkish Journal of Earth Sciences 23: 452-461.
- Khan, E., 1971. *Punjabitherium*, gen. nov., an extinct rhinocerotid of the Siwaliks, Punjab, India. Proceedings of the Indian National Science Academy 37 (2) A: 105-109.
- Koenigswald, W. v., Holly Smith, B., Keller, Th., 2007. Supernumerary teeth in a subadult rhino mandible (*Stephanorhinus hundsheimensis*) from the Middle Pleistocene of Mosbach in Wiesbaden (Germany). Palaeontologische Zeitschrift 81 (4): 416-428.
- Koken, E., 1885. Ueber fossile saugethiere aus China. Palaontologische Abhandlungen 3 (2): 31-114.
- Koufos, G. D. 2006. The Neogene mammal localities of Greece: faunas, chronology and biostratigraphy. Hellenic Journal of Geosciences 41: 183–214.

- Koufos, G. D., 1981. A new Late Pleistocene (Würmian) mammal locality from the Basin of Drama (Northern Greece). *Science Annals (Fac. of Physics & Mathematics), University of Thessaloniki* 21: 129-148.
- Kretzoi, M., 1942a. Bemerkungen zur System der Nachmiozänen Nashorn-Gattungen. *Földtani Közlöni, Budapest LXXII (4-12)*: 309-318.
- Kretzoi, M., 1942b. Präökkupierte und durch ältere zu ersetzende Säugetiernamen. *Földtani Közlöny, Budapest, LXXII (4-12)*: 345-349.
- Lacombat, F., 2005. Les Rhinoceros fossiles des sites préhistoriques de l'Europe Méditerranéenne et du Massif Central - Paleontologie et implications biochronologiques. *British Archeological Reports* 1419: 1-175.
- Lacombat, F., 2006. Morphological and biometrical differentiation of the teeth from Pleistocene species of *Stephanorhinus* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) in Mediterranean Europe and the Massif Central, France. *Palaeontographica, Abt. A* 274 (3-6): 71-111.
- Lacombat, F., Mörs, T., 2008. The northernmost occurrence of the rare Late Pliocene rhinoceros *Stephanorhinus jeanvireti* (Mammalia, Perissodactyla). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 249 (92): 157-165.
- Lartet, E., 1851. Notice sur la colline de Sansan, suivie d'une récapitulation des diverses espèces d'animaux vertébrés fossiles trouvés soit à Sansan, soit dans d'autres gisements du terrain Miocène dans le bassin sous-pyrénéen. *J. A. Portes, Auch*, 45 p.
- Laurie, W. A., Lang, E. M., Groves, C. P., 1983. *Rhinoceros unicornis*. *Mammalian Species* no. 211: 1-6.
- Lee, M. S. Y., Worthy, T. H., 2012. Likelihood reinstates *Archaeopteryx* as a primitive bird. *Biological Letters* 8: 299–303. DOI:10.1098/rsbl.2011.0884.

- Lehmann, U., 1953. Eine Villafranchiano-Fauna von der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb).
Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 10, 437-464.
- Lewis, P. O., 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50: 913–925. DOI:10.1080/106351501753462876.
- Linnaeus, C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* Editio decima, reformata. Holmiae, Laurentii Salvii, vol. 1, pp. i-iv, 1-824.
- Livesey, B. C., Zusi, R. L., 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 1–95.
- Loose, H. K., 1975. Pleistocene Rhinocerotidae of W. Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and S.E. Asia. *Scripta Geologica* 33: 1-59.
- Loose, H. K., 1960. *Dicerorhinus kirchbergensis* in the Tiglian?. *Proceedings van de Koninklijke Akademie van Wetenschappen, series B: Physical sciences* 63 (3): 380-382.
- Loose, H. K., 1961. *Dicerorhinus hemitoechus* Falconer in the Netherlands. *Proceedings van de Koninklijke Akademie van Wetenschappen, series B: Physical sciences*, 64 (1): 41-46.
- Louys, J., Curnoe, D., Tong, H., 2007. Characteristics of Pleistocene megafaunal extinctions in Southeast Asia. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 243: 152-173.
- Lu, X., 2013. A juvenile skull of *Acerorhinus yuanmouensis* (Mammalia: Rhinocerotidae) from the Late Miocene hominoid fauna of the Yuanmou Basin (Yunnan, China). *Geobios*, 46: 539-548.
- Lucas, F. A., 1901. A new rhinoceros, *Trigonias osborni* from the Miocene of South Dakota. *Proceedings of the United States National Museum* 23: 221-223.

- Lydekker, R., 1876. Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata: Molar Teeth and other remains of Mammalia. *Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologica Indica* 10 (1) 2: 1-69.
- Lydekker, R., 1886. Preliminary note on the mammalia of the Karnul Caves. *Records of the Geological Survey of India*, 19: 120-122.
- Lyras, G., 2007. Museum labels and fieldnotes. *Cranium*, 28 (2): 45-47.
- MacKenna, M. C., Bell, S. K., 1997. Classification of mammals above the species level. New York, Columbia University Press, pp. i-xii, 1-631.
- Made, J. van der, 1998. Ungulates from Gran Dolina (Atapuerca Burgos, Spain). *Quaternaire* 9 (4): 267-281 .
- Made, J. van der, 1999. Ungulates from Atapuerca TD6. *Journal of Human Evolution* 37: 389-413.
- Made, J. van der, 2000. A preliminary note on the rhinos from Bilzingsleben. *Praehistoria Thuringica* 4: 41-64.
- Made, J. van der, 2010. The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark-Nord (Saxony-Anhalt). *Veröffentlichungen des Landesamtes für Archäologie* 62, 432-527.
- Madurell-Malapeira, J., Minwer-Barakat, R., Alba, D. M., Garcés, M., Gómez, M., Aurell-Garrido, J., Ros-Montoya, S., Moyà-Solà, S., Berástegui, X., 2010. The Vallparadís section (Terrassa, Iberian Peninsula) and the latest Villafranchian faunas of Europe. *Quaternary Science Reviews* 29 (27-28): 3972–3982.
- Malez, M., 1986. Die quartären Vertebraten-faunen in der SFR Jugoslawien. *Quartärpaläontologie Berlin*, 6: 101-117.
- Marković, A., 1998. Woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1803) from Pleistocene of Serbia. *Bulletin of the Natural History Museum of Belgrade* 47-50: 217-237.

- Marra, A. C., Solounias, N., Carone, G., Rook, L., 2011. Palaeogeographic significance of the giraffid remains (Mammalia, Arctiodactyla) from Cessaniti (Late Miocene, Southern Italy). *Geobios* 44 (2–3): 189-197.
- Marra, F., Pandolfi, L., Petronio, C., Di Stefano, G., Gaeta, M., Salari, L., 2014. Reassessing the sedimentary deposits and vertebrate assemblages from Ponte Galeria area (Rome, central Italy): an archive for the Middle Pleistocene faunas of Europe. *Earth-Science Reviews* 139: 104-122.
- Matthew, W. D., 1929. Critical observations upon Siwalik mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 56 (7): 437-560.
- Matthew, W. D., Granger, W., 1923. New fossil mammals from the Pliocene of Sze-Chuan, China. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 563-598.
- Mazo, A. V., 1995. *Stephanorhinus etruscus* (Perissodactyla, Mammalia) en el Villafranquiense inferior de Las Higuieruelas, Alcolea de Calatrava (Ciudad Real). *Estudios Geologicos* 51: 285–290.
- Mazo, A. V., 1999. Vertebrados fósiles del Campo de Calatrava (Ciudad Real). In: Aguirre, E., Rábano, I. (Eds.), *La huella del pasado: Fósiles de Castilla - La Mancha, Patrimonio Histórico - Arqueología Castilla - La Mancha* 16, Junta de Comunidades de Castilla La Mancha, Toledo, 281–295.
- Mazo, A. V., Torres, T., 1991. El yacimiento Plioceno del Pozo de Piedrabuena (Campo De Calatrava, provincia de Ciudad Real). *Geología, paleontología y analisis paleoambiental. Estudios Geologicos* 47: 339–348.
- Mazza, P., 1988. The Tuscan Early Pleistocene rhinoceros *Dicerorhinus etruscus*. *Palaeontographia Italica* 75: 1–87.

- Mazza, P., Sala, B., Fortelius, M., 1993. A small latest Villafranchian (Late Early Pleistocene) rhinoceros from Pietrafitta (Perugia, Umbria, central Italy), with notes on the Pirro and Westerhoven rhinoceroses. *Palaeontographia Italica* 80: 25–50.
- Mecquenem, R. de., 1905. Le gisement de vertébrés fossiles de Maragha. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences Paris*, 141: 927–929.
- Ménouret, B., Guérin, C., 2009. *Diaceratherium massiliae* nov. sp. des argiles oligocènes de Saint-André et Saint-Henri à Marseille et de Les Milles près d'Aix-en-Provence (SE de la France), premier grand Rhinocerotidae brachypode européen. *Geobios* 42 (3): 293-327.
- Métais, G., Antoine, P.-O., Baqri, S. R. H., Crochet, J. Y., Franceschi, D. D., Marivaux, L., Welcomme, J. L., 2009. Lithofacies, depositional environments, regional biostratigraphy and age of the Chitarwata Formation in the Bugti Hills, Balochistan, Pakistan. *Journal of Asian Earth Sciences* 34: 154–167.
- Morales, J. C., Melnick, D. J., 1994. Molecular systematics of the living rhinoceros. *Molecular Biology and Evolution* 3 (2): 128-134.
- Morel, P., Hug, B., 1996. Découverte d'un crâne tardiglaciaire de rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach 1799) dans le lac de Neuchâtel, au large de Vaumarcus (NE): paléontologie et conservation. *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 119: 101-110.
- Nanda, A. C., 2002. Upper Siwalik mammalian faunas of India and associated events. *Journal of Asian Earth Sciences*, 21, 47–58.
- Nedeljkovic, D., 2006. *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) iz nanosa reke Save kod Ravnja [*Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) from the drift of the river Sava near Ravanj]. *Rad Muzeja Vojvodine, Muzej Vojvodine, Novi Sad*, 47-48: 67-76. [in Serbo]

- Nixon, K. C., Carpenter, J.M., 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Nomade, S., Pastre, J.F., Guillou, H., Faure, M., Guérin, C., Delson, E., Debard, E., Voinchet, P., Messenger, E., 2014. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ constraints on some French landmark Late Pliocene to EarlyPleistocene large mammalian paleofaunas: Paleoenvironmental and paleoecological implications. *Quaternary Geochronology* 21: 2-15.
- Orlando, L., Leonard, J. A., Thenot, A., Laudet, V., Guérin, C., Hanni, C., 2003. Ancient DNA analysis reveals woolly rhino evolutionary relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 485-499.
- Orliac, M. J., Antoine, P.-O., Ducrocq, S., 2010. Phylogenetic relationships of the Suidae (Mammalia, Cetartiodactyla): new insights on the relationships within Suoidea. *Zoologica Scripta* 39 (4): 315-330.
- Orlova, L. A., Kuzmin, Y. V., Dementiev, V. N., 2004. A review of the evidence for extinction chronologies for five species of upper pleistocene megafauna in Siberia. *Radiocarbon* 46 (1): 301-314.
- Orlova, L. A., Vasilev, S. K., Kuzmin, Y. V., Kosintsev, P. A., 2008. New data on the time and place of extinction of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799. *Doklady Biological Sciences* 423: 403-405.
- Osborn, H. F., 1900. Phylogeny of the rhinoceroses of Europe. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 13: 229-267.
- Owen, R., 1870. On the fossil remains of mammals found in China. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 26: 417-434.
- Pandolfi, L., 2013. New and revised occurrences of *Dihoplus megarhinus* (Mammalia Rhinocerotidae) in the Pliocene of Italy. *Swiss Journal of Palaeontology* 132: 239-255.

- Pandolfi, L., 2015. New insights into the Oligocene Rhinoceroidea (Mammalia, Perissodactyla) from Northwestern Italy. *Annales de Paléontologie*, 101 (2): <http://dx.doi.org/10.1016/j.annpal.2014.10.001>.
- Pandolfi, L., accepted. *Persiatherium rodleri*, gen. et sp. nov. (Mammalia, Rhinocerotidae), from the Late Miocene of Maragheh (Northwestern Iran). *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pandolfi, L., Grossi, F., Frezza, V., 2013a. A Miocene Aceratheriine Rhinocerotid (Mammalia, Perissodactyla) from Early Pleistocene marine deposits at Monte delle Piche (Rome, Central Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 119 (3): 401-405.
- Pandolfi, L., Gaeta, M., Petronio, C., 2013b. The skull of *Stephanorhinus hemitoechus* (Mammalia: Rhinocerotidae) from the Middle Pleistocene of Campagna Romana (Rome, Central Italy): biochronological and paleobiogeographic implications. *Bulletin of Geosciences* 88 (1): 51-62.
- Pandolfi, L., Gasparik, M., Piras, P., in rev. Earliest occurrences of "*Stephanorhinus*" *megarhinus* (Mammalia, Rhinocerotidae) in Europe (Late Miocene, Pannonian Basin, Hungary): chronological and palaeobiogeographic implications. *Annales de Paléontologie*.
- Pandolfi, L., Kotsakis, T., 2014. New insights into the systematics of Rhinocerotidae from the Late Miocene of Maragheh (Iran). XII EAVP Meeting, Torino 24-28 giugno 2014, p. 120.
- Pandolfi, L., Petronio, C., 2011a. *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868) from Pirro Nord (Apricena, Foggia, Southern Italy) with notes on the late Early Pleistocene rhinoceroses of Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 117 (1): 173-187.
- Pandolfi, L., Petronio, C., 2011b. The small sized rhinoceros from the Late Pleistocene of Apulia (Southern Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 117 (3): 509-520.

- Pandolfi, L., Tagliacozzo, A., 2013. Earliest occurrence of woolly rhino (*Coelodonta antiquitatis*) in Italy (Late Pleistocene, Grotta Romanelli site). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 119 (1): 125-129.
- Parfitt, S. A., 1998. Pleistocene vertebrate faunas of the West Sussex Coastal Plain: their stratigraphic and palaeoenvironmental significance. 121 – 135. In: Murton, J. B., Whiteman, C. A., Bates, M. R., Bridgland, D. R., Long, A. J., Roberts, M. B. and Waller, M. P. (Eds) *The Quaternary of Kent and Sussex. Field Guide. Quaternary Research Association: London.*
- Pavrides, S. B., 1985. Neotectonic evolution of Florina-Vegoritida-Ptolemais Basin (E. Macedonia). Unpublished Ph. D. Thesis, 265 pp., University of Thessaloniki. [in Greco]
- Pavlova, M. V., 1925. Iskopaemye mlekupitayushchie iz Tiraspol'skogo gravya Khersonskoy gubernii [Fossil mammals from the "Tiraspol" gravel", Kherson government]. *Memuary Geologicheskogo Otdelya Obshchestva Lyubiteley Estestvoznanya, Antropologii i Etnografii, Moskva*, 3: 5-74. [in Russo]
- Pocock, R. I., 1945. The nasal septum in existing Asiatic rhinoceroses. *Annals and Magazine of Natural History* (11) 12: 341-344.
- Pomel, A., 1888. Visite faite à la station préhistorique de Ternifine (Palikao) par le groupe excursionniste D. *Association française pour l'Avancement des Sciences, Comptes Rendus* 17: 208-212.
- Pomel, A., 1895. Les Rhinocéros Quaternaires. *Carte Geologique de l'Algerie, Paléontologie Monographies, Fontana, Alger: 1-49.*
- Prado, C. de. 1864. *Descripción Física y Geológica de la Provincia de Madrid. Junta General de Estadística. Imprenta Nacional, Madrid.*

- Prothero, D. R., 2005. *The Evolution of North American Rhinoceroses*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 218 pp.
- Prothero, D. R., Manning, E., Hanson, C. B., 1986. The phylogeny of the rhinocerotoida (Mammalia, Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 87: 341-366.
- Prothero, D. R., Schoch, R. M., 1989. Classification of the Perissodactyla: pp. 530-537. In: Prothero, D. R. et al. *The evolution of perissodactyls*. New York and London, Clarendon Press and Oxford University Press: pp. i-viii, 1-537.
- Qiu, Z.-X., Deng, T., Wang, B.-Y., 2004. Early Pleistocene mammalian fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China. *Palaeontologia Sinica New Series C* No. 27:1-198.
- Ravazzi, C., Pini, R., Breda, M., 2009. Reconstructing the palaeoenvironments of the Early Pleistocene mammal faunas from the pollen preserved on fossil bones. *Quaternary Science Reviews*: 1-15.
- Raynal, J. P., Geraads, D., Magoga, L., Hajraoui, A. E., Texier, J. P., Lefevre, D., Sbibbi-Alaoui, F. Z., 1993. Premières dates RPE pour l'Acheuléen du Maroc atlantique (Grotte des Rhinocéros, Casablanca). *Compte Rendu des Seances de l'Academie des Sciences de Paris (2)* 316: 1477-1483.
- Raza, S. M., Barry, J. C., Meyer, G. E., Martin, L. D., 1984. Preliminary report on the geology and vertebrate fauna of the Miocene Manchar Formation, Sind, Pakistan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 584-599.
- Repelin, J., 1917. Études paléontologiques dans le sud-ouest de la France (Mammifères) - Les Rhinocerotidés de l'Aquitainien supérieur de l'Agenais (Laugnac). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille* 16: 1-47.

- Ringström, T., 1924. Nashörner der Hipparion-Fauna Nord-Chinas. *Palaeontologia Sinica (C)* 1 (4): i-iii, 1-156.
- Ringström, T., 1927. Über quartäre und jungtertiäre Rhinocerotiden aus China und der Mongolei. *Palaeontologia Sinica (C)* 4 (3): 1-23.
- Rohlf, F. J., 2005a. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.05. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J., 2005b. tpsRelw, relative warps analysis. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rookmaaker, L.C., 1998. The sources of Linnaeus on the rhinoceros. *Svenska Linnesällskapets Arsskrift 1996/97*: 61-80.
- Rookmaaker, L.C., 2006. Distribution and extinction of the rhinoceros in China: review of recent Chinese publications. *Pachyderm* 40: 102-106.
- Sacco, F., 1895. Le rhinocéros de Dusino (*Rhinoceros etruscus* Falc., var. *astensis* Sacc.). *Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 6: 1-31.
- Sala, B., Fortelius, M., 1993. The rhinoceroses of Isernia La Pineta (early Middle Pleistocene, Southern Italy). *Palaeontographia Italica* 80: 157-174.
- Sánchez, A., Fraile, S., Made, J. van der, Morales, J., Quiralte, V., Salesa, M. J., Sánchez, I. M., Sanchiz, B., Soria, D., Jiménez, J., Barbadillo, L. J., Laplana, C., Szyndlar, Z., 2003. Primeros datos faunísticos del Neolítico madrileño: la cueva de la Ventana (Torrelaguna, Madrid), in: Arias Cabal, P., Ontañón Peredo, R., García-Moncó Piñeiro, C., (Eds.), III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica. *Monografías del Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria* 1, pp. 155-165.

- Sanisidro, O., Alberdi, M.T., Morales, J., 2012. The first complete skull of *Hispanotherium matritense* (Prado, 1864) (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Middle Miocene of the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (2): 446-455.
- Santafé-Llopis, J. V., Casanovas-Cladellas, M. L., Belinchon, M., 1987. Una nueva especie de *Dicerorhinus*, *D. montesi* (Rhinocerotidae, Perissodactyla) del yacimiento de Buñol (Orleaniense medio) (Valencia, España). *Paleontologia i Evolució* 21: 271-293.
- Schlosser, M., 1903. Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. *Abhandlungen der Koniglichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften* 22:1-221.
- Schmidt-Kittler, N., Brunet, M., Godinot, M., Franzen, J. L., Hooker, J. J., Legendre, S., Vianey-Liaud, M., 1987. European reference levels and correlation tables. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A, Geologie und Paläontologie* 10: 13–31.
- Schreiber, H. D., 2005. Osteological investigations on skeleton material of rhinoceroses (Rhinocerotidae, Mammalia) from the early Middle Pleistocene locality of Mauer near Heidelberg (SW-Germany); in Crégut-Bonnoure É., (ed): *Les Ongulés Holarctiques du Pliocène et du Pléistocène. Quaternaire (Hors-Série)*, 2: 103-111.
- Schreve, D. C., 1996. The mammalian fauna from the Waechter excavations, Barnfield Pit, Swanscombe. In Conway, B., McNabb, J., Ashton, N., (Eds) *Excavations at Barnfield Pit, Swanscombe, 1968–72. Occasional paper, 94. British Museum, London*, pp. 149–162.
- Schreve, D. C., 2001. Mammalian evidence from Middle Pleistocene fluvial sequences for complex environmental change at the Oxygen Isotope Substage level. *Quaternary International* 79: 65-74.

- Schreve, D. C., Bridgland, D. R., 2002. Correlation of English and German Middle Pleistocene fluvial sequences based on mammalian biostratigraphy. *Netherlands Journal of Geoscience* 81: 357-373.
- Seguenza, G., 1902. I Vertebrati fossili della Provincia di Messina-Mammiferi del Piano Pontico. *Bollettino della Societa Geologica Italiana* 21: 111-174.
- Shikama, T., Hasegawa, Y., Okafuji, G., 1967. On a rhinocerotid skull from Isa (Yamaguchi Prefecture, Japan). *Bulletin National Science MuseumTokyo* 10 (4): 455-462.
- Sickenberg, O., 1976. Eine Saugertierfauna des tieferen Biharius aus dem Becken von Megalopolis (Peloponnes, Greichenland). *Annales Geologiques des Pays Helleniques* 27: 25-73.
- Simpson, G. G., 1945. The Principles of Classification and a Classification of Mammals [Suborder Ceratomorpha]. *Bulletin of the American Museum of Natural History New York* 85: 14-258.
- Singh, S., Parkash, B., Awasthi, A. K., Singh, T., 2012. Palaeoprecipitation record using O-isotope studies of the Himalayan Foreland Basin sediments, NW India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 331-332: 39-49.
- Spassov, N., 2003. The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east to Europe. *Revue de Paleobiologie* 22 (1): 197-229
- Spassov, N., 2005. Brief review of the Pliocene ungulate fauna of Bulgaria. *Quaternaire Supplement Hors-serie* 2: 201-212.
- Steininger, F. F., 1999. Chronostratigraphy, geochronology and biochronology of the Miocene "European Land Mammal Mega-Zones" (ELMMZ) and the Miocene "Mammal-Zones (MN-Zones)". Rossner, G. E., Heissig, K. (eds). *The Miocene land mammals of Europe*, pp. 9-24.

- Strien, N. J. van, Manullang, B., Sectionov, Isnan, W., Khan, M. K. M, Sumardja, E., Ellis, S., Han, K.H., Boeadi, Payne, J., Bradley Martin, E. 2008. *Dicerorhinus sumatrensis*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>.
- Stuart, A. J., 1982. Pleistocene vertebrates in the British Isles. Pages: 1-212, Longman, London & New York.
- Symeonidis, N. K., Giaourtsakis, I. X., Seeman, R., Giannopoulos, V. I., 2006. Aivaliki, A new locality with fossil Rhinoceroses near Alistrati (Serres, Greece). *Beiträge zur Paläontologie Wien* 30: 437-451.
- Tafforeau, P., Bentaleb, I., Jaeger, J. J., Martin, C., 2007. Nature of laminations and mineralization in rhinoceros enamel using histology and X-ray synchrotron micromography: potential implications for palaeoenvironmental isotopic studies. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 246: 206-227.
- Talukdar, B. K., Emslie, R., Bist, S. S., Choudhury, A., Ellis, S., Bonal, B. S., Malakar, M. C., Talukdar, B. N., Barua, M. 2008. *Rhinoceros unicornis*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>.
- Teilhard de Chardin, P., Pei, W. C., 1941: The fossil mammals of Locality 13 in Zhoukoudian. *Paleontologia Sinica New Serie C* 11: 1-119.
- Teilhard de Chardin, P., Piveteau, J., 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19: 1–134.
- Thenius, E., 1978. Neue Säugetierfunde aus dem Pliozän von Niederösterreich. *Mitteilungen der Österreichische Geologische Gesellschaft* 68: 109-128.

- Thomas, O., 1911. The mammals of the tenth edition of Linnaeus, an attempt to fix the types of the genera and the exact bases and localities of the species. Proceedings of the Zoological Society of London 1911: 120-145.
- Tong, H., 2012. Evolution of the non-*Coelodonta* dicerorhine lineage in China. *Comptes Rendus Palevol* 11 (8): 555-562.
- Tong, H., Guérin, C., 2009. Early Pleistocene *Dicerorhinus sumatrensis* remains from the Liucheng Gigantopithecus Cave, Guangxi, China. *Geobios* 42 (4): 525-539.
- Tong, H., Wang, X., 2014. Juvenile skulls and other postcranial bones of *Coelodonta nihowanensis* from Shanshenmiaozui, Nihewan Basin, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (3): 710-724.
- Tong, H., Wu, X. Z., 2010. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Rhinocerotidae, Mammalia) from the Rhino Cave in Shennongjia, Hubei. *Chinese Science Bulletin* 55 (12): 1157-1168.
- Tougaard, C., Delefosse, T., Hoenni, C., Montgelard, C., 2001. Phylogenetic relationships of the five extant rhinoceros species (Rhinocerotidae, Perissodactyla) based on mitochondrial cytochrome b and 12s rRNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19 (1): 34-44.
- Toula, F., 1902. Das Nashörn von Hundsheim: *Rhinoceros (Ceratorhinus Osborn) hundsheimensis* nov. form.: mit Ausführungen über die Verhältnisse von elf Schädeln von *Rhinoceros (Ceratorhinus) sumatrensis*. *Abhandlungen der Geologischen Reichsanstalt* 19 (1): 1-92.
- Toula, F., 1906. Das Gebiss und Reste der Nasenbeine von *Rhinoceros (Ceratorhinus Osborn) hundsheimensis*. *Abhandlungen der k.k. Geologischen Reichsanstalt Wien* 20(2):1-38.
- Toula, F., 1907. *Rhinoceros Mercki* Jager in Österreich. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt* 57 (3): 445-454.

- Tsiskarishvili, G.V., 1987. Pozdnetvetichnye nosorogi (Rhinocerotidae) Kavkaza - Late Tertiary rhinoceroses (Rhinocerotidae) of the Caucasus. GruzSSR, Gosudarstvennyy Muzei Gruzii, Izdatel'stvo Metsnierba, pp. 141, Tbilisi. [in Russo]
- Tsoukala, E., 1991. A *Coelodonta antiquitatis praecursor* (Mammalia, Rhinocerotidae, Zone 24) from the Axios Valley deposits (Gephyra, Macedonia, N. Greece). Bulletin of the Geological Society of Greece 25 (2): 473-485.
- Turvey, S. T., Tong, H., Stuart, A. J., Lister, A. M., 2013. Holocene survival of Late Pleistocene megafauna in China: a critical review of the evidence. Quaternary Science Reviews 76: 156-166.
- Tyracek, J., Fejfar, O., Fridrich, J., Kovanda, J., Smolkova, L., Sykorova, J., 2001. Racineves – A new Middle Pleistocene interglacial in the Czech Republic. Bulletin of the Czech Geological Survey 76: 127-139.
- Tyráček, J., Westaway, R., Bridgland, D. R., 2004. River terraces of the Vltava and Labe (Elbe) system, Czech Republic, and their implications for the uplift history of the Bohemian Massif. Proceedings of the Geologists' Association 115, 101–124.
- Vangengejm, E. A., Erbaeva, M. A., Sotnikova, M. V., 1990. Pleistocene mammals from Zasuhino, Western Transbaikalia. Quartärpalaontologie 8: 257–264.
- Vialli, V., 1956. Sul rinoceronte e l'elefante dei livelli superiori della serie lacustre di Leffe (Bergamo). Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali (Museo Civico di Storia Naturale di Milano) 12 (1): 1-71.
- Wagner, A., 1848. Urvweltliche Säugetiere-Überreste aus Griechenland. Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften 5:335–378.

- Wagner, A., 1857. Neue Beiträge zur Kenntniss der fossilen Säugthier-Überreste von Pikermi. *Abhandlungen der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Physikalische Klasse München* 8 (1): 111-158.
- Wagner, P. J., 2011. Modelling rate distributions using character compatibility: implications for morphological evolution among fossil invertebrates. *Biological Letters* 8: 143–146.
- Wang, K. M., 1931. Die fossilen Rhinocerotiden von Chou-kou-tien. *Contributions from the National Research Institute of Geology, Academia Sinica Nanking* 1: 69-84.
- Wang, X., Flynn, L. J., Fortelius, M., 2013. *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. New York, Columbia University Press.
- Willerslev, E., Gilbert, M., Binladen, J., Ho, S., Campos, P., Ratan, A., Tomsho, L., Fonseca, R. da, Sher, A., Kuznetsova, T., Nowak-Kemp, M., Roth, T., Miller, W., Schuster, S., 2009. Analysis of complete mitochondrial genomes from extinct and extant rhinoceroses reveals lack of phylogenetic resolution. *BMC Evolutionary Biology* 9: 1-30.
- Wright, A. M., Hillis, D. M., 2014. Bayesian Analysis Using a Simple Likelihood Model Outperforms Parsimony for Estimation of Phylogeny from Discrete Morphological Data. *PLoS ONE* 9(10): e109210. doi:10.1371/journal.pone.0109210.
- Zin-Maung-Maung-Thein, Takai, M., Tsubamoto, T., Egi, N., Thaug-Htike, Nishimura, T., Maung-Maung, Zaw-Win, 2010. A review of fossil rhinoceroses from the Neogene of Myanmar with description of new specimens from the Irrawaddy Sediments. *Journal of Asian Earth Sciences* 37 (2) : 154-165.
- Zin-Maung-Maung-Thein, Takai, M., Tsubamoto, T., Thaug-Htike, Egi, N., Maung Maung, 2008. A new species of *Dicerorhinus* (Rhinocerotidae) from the Plio-Pleistocene of Myanmar. *Palaeontology* 51 (6): 1419-1433.

Zukowsky, L., 1965. Die Systematik der Gattung *Diceros* Gray, 1821. Zoologische Garten 30: 1-178.

RINGRAZIAMENTI

Un ringraziamento speciale va ovviamente ad Ambra e Lorenzo, per la pazienza avuta nel corso della stesura della tesi, i sorrisi, i capricci, le avventure vissute, le notti in bianco, i disegni, le lezioni sulla sistematica dei dinosauri, le lezioni di vita, e tutto quello che i bambini possono regalare.

Tengo a ringraziare in modo particolare Tassos Kotsakis (Dipartimento di Scienze, Università di Roma Tre) e Carmelo Petronio (Dipartimento di Scienze della Terra, "Sapienza" Università di Roma) per tutto il sostegno ricevuto in questi anni, la pazienza, i consigli (non solo paleontologici), l'interesse e le problematiche affrontate; Paolo Piras (Dipartimento di Scienze, Università di Roma Tre) per avermi permesso di conoscere metodologie nuove ed interessanti, per la disponibilità, i consigli e le battute; Paolo Colangelo (Dipartimento di Biologia, "Sapienza" Università di Roma) per l'ausilio con l'analisi bayesiana.

Ringrazio il Prof. P.-O. Antoine (Università di Montpellier) e la Dr.ssa E. Cerdeño (Dipartimento di Paleontologia, IANIGLA) per aver accettato di essere i revisori esterni di questa tesi e per i preziosi suggerimenti e commenti che mi hanno fornito.

Ringrazio Leonardo Maiorino e Gabriele Sansalone, non solo per alcune foto di crani di rinoceronte, ma anche per la compagnia di questi anni e tutti i consigli utili.

Ringrazio vivamente tutti i curatori dei Musei, i professori e ricercatori dei numerosi Istituti che ho incontrato in questi anni e che mi hanno assistito durante lo studio dei resti fossili di rinoceronte (molto spesso difficilmente maneggiabili), in modo particolare (ed in ordine alfabetico

per Istituzione): Mihaly Gasparik (HNHM), Elisabetta Cioppi (IGF), Emese Bodor (MFGI), Oliver Hampe (MfN), Carlo Sarti (MGGC), Mariagabriella Fornasiero e Letizia del Favero (MGPP), Patricia Pérez-Dios (MNCN), Antonio Tagliacozzo (MNELP), Maria Cristina De Angelis (MPLBP), Riccardo Manni (MPUR), Ferruccio Farsi (MSNAF), Paolo Agnelli (MSNF), Pip Brewer (NHML), Ursula Göhlich (NHMW), Loïc Costeur (NMB), Adam Halamski (ZPAL).

I thank the European Commission's Research Infrastructure Action, EU-SYNTHESYS project AT-TAF-2550, DE-TAF-3049, GB-TAF-2825, HU-TAF-3593, ES-TAF-2997. Part of this research received support from the SYNTHESYS Project <http://www.synthesys.info/> which is financed by European Community Research Infrastructure Action under the FP7 "Capacities" Program.

APPENDICE 1. Elenco selezionato delle specie attribuite alla tribù Rhinocerotini e l'identificazione in questo lavoro.

APPENDIX 1. Selected list of the species included within the tribe Rhinocerotini and their present identification.

Genere (Genus)	Specie (Species)	Autore, anno (Author, year)	Riferimento bibliografico (Bibliographic reference)	Identificazione in questo lavoro (Present identification)
<i>Rhinoceros</i>	<i>bicornis</i>	Linnaeus, 1758	Linnaeus, 1758	<i>Diceros bicornis</i>
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	(Linnaeus, 1758)	Gray, 1821	<i>Diceros bicornis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	Linnaeus, 1758	Linnaeus, 1758	<i>Rhinoceros unicornis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>antiquitatis</i>	Blumenbach, 1799	Blumenbach, 1799	<i>Coelodonta antiquitatis</i>
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	(Blumenbach, 1799)	Guérin, 1980	<i>Coelodonta antiquitatis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>sumatrensis</i>	Fischer, 1814	Fischer, 1814	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	(Fischer, 1814)	Gloger, 1841	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>indicus</i>	Cuvier, 1817	Cuvier, 1817	<i>Rhinoceros unicornis</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	(Burchell, 1817)	Gray, 1868	<i>Ceratotherium simum</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>simus</i>	Burchell, 1817	Burchell, 1817	<i>Ceratotherium simum</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	Desmarest, 1822	Desmarest, 1822	<i>Rhinoceros sondaicus</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>elatus</i>	Croizet & Jobert, 1828	Croizet & Jobert, 1828	<i>Stephanorhinus jeanvireti</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>schleiermacheri</i>	(Kaup, 1832)	Guérin, 1980	<i>Dihoplus schleiermacheri</i>
<i>Dihoplus</i>	<i>schleiermacheri</i>	(Kaup, 1832)	Kaya & Heissig, 2001	<i>Dihoplus schleiermacheri</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>schleiermacheri</i>	Kaup, 1832	Kaup, 1832	<i>Dihoplus schleiermacheri</i>
<i>Dihoplus</i>	<i>schleiermacheri</i>	(Kaup, 1832)	Heissig, 1999	<i>Dihoplus schleiermacheri</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>megarhinus</i>	De Christol, 1834	De Christol, 1834	<i>"Stephanorhinus" megarhinus</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>megarhinus</i>	(De Cristol, 1834)	Guérin, 1980	<i>"Stephanorhinus" megarhinus</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>megarhinus</i>	(De Cristol, 1834)	Fortelius et al., 1993	<i>"Stephanorhinus" megarhinus</i>
<i>Dihoplus</i>	<i>megarhinus</i>	(De Cristol, 1834)	Pandolfi, 2013	<i>"Stephanorhinus" megarhinus</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>kirchbergensis</i>	Jäger, 1839	Jäger, 1839	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>kirchbergensis</i>	(Jäger, 1839)	Fortelius et al., 1993	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>"Dihoplus"</i>	<i>kirchbergensis</i>	(Jäger, 1839)	Deng et al., 2011	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>kirchbergensis</i>	(Jäger, 1839)	Tong & Wu, 2010	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>steinheimensis</i>	(Jäger, 1839)	Heissig, 1999	<i>"Dicerorhinus" steinheimensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>steinheimensis</i>	Jäger, 1839	Jäger, 1839	<i>"Dicerorhinus" steinheimensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>mercki</i>	Kaup, 1841	Kaup, 1841	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>mercki</i>	(Jäger & Kaup, 1841)	Guérin, 1980	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>platyrhinus</i>	Falconer & Cautley, 1846	Falconer & Cautley, 1846	<i>Rhinoceros platyrhinus</i>
<i>Punjabitherium</i>	<i>platyrhinum</i>	(Falconer & Cautley, 1846)	Khan, 1971	<i>Rhinoceros platyrhinus</i>
<i>Coelodonta</i>	<i>platyrhinus</i>	(Falconer & Cautley, 1846)	Colbert, 1935	<i>Rhinoceros platyrhinus</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>palaeindicus</i>	Falconer & Cautley, 1846	Falconer & Cautley, 1846	<i>Rhinoceros sivalensis in partim</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>palaeindicus</i>	Falconer & Cautley, 1846	Colbert, 1935	<i>Rhinoceros sivalensis in partim</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>perimensis</i>	Falconer & Cautley, 1846	Falconer & Cautley, 1846	<i>Brachypotherium perimense</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>perimensis</i>	Falconer & Cautley, 1846	Colbert, 1935	<i>Brachypotherium perimense</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>sivalensis</i>	Falconer & Cautley, 1846	Falconer & Cautley, 1846	<i>Rhinoceros sivalensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>sivalensis</i>	Falconer & Cautley, 1846	Colbert, 1935	<i>Rhinoceros sivalensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>pachygnatus</i>	Wagner, 1848	Wagner, 1848	<i>Ceratotherium neumayri</i>
<i>Diceros</i>	<i>pachygnatus</i>	(Wagner, 1848)	Arambourg & Piveteau, 1929	<i>Ceratotherium neumayri</i>
<i>Diceros</i>	<i>pachygnatus</i>	(Wagner 1848)	Guérin, 1980	<i>Ceratotherium neumayri</i>

<i>Rhinoceros</i>	<i>sansaniense</i>	Lartet, 1851	Lartet, 1851	<i>Lartetotherium sansaniense</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sansaniense</i>	(Lartet, 1851)	Guérin, 1980	<i>Lartetotherium sansaniense</i>
<i>Lartetotherium</i>	<i>sansaniense</i>	(Lartet, 1851)	Ginsburg, 1974	<i>Lartetotherium sansaniense</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>hemitoechus</i>	Falconer, 1859	Falconer, in Gaudin, 1859	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	(Falconer, 1859)	Fortelius et al., 1993	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>etruscus</i>	Falconer, 1868	Falconer, 1868	<i>Stephanorhinus etruscus</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>etruscus</i>	(Falconer, 1868)	Guérin, 1980	<i>Stephanorhinus etruscus</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	(Falconer, 1868)	Guérin, 1980	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>sinensis</i>	Owen, 1870	Owen, 1870	<i>Rhinoceros sinensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>sinensis</i>	Owen, 1870	Matthew & Granger, 1929	<i>Rhinoceros sinensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>sinensis</i>	Owen, 1870	Colbert & Hooijer, 1953	<i>Rhinoceros sinensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>deccanensis</i>	Foote, 1874	Foote, 1874	<i>Rhinoceros unicornis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>iravadicus</i>	Lydekker, 1876	Lydekker, 1876	<i>Brachypotherium perimense</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>namadicus</i>	Lydekker, 1876	Lydekker, 1876	<i>Rhinoceros unicornis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>planidens</i>	Lydekker, 1876	Lydekker, 1876	<i>Brachypotherium perimense</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>plicidens</i>	Koken, 1885	Koken, 1885	<i>Rhinoceros sinensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>simplicidens</i>	Koken, 1885	Koken, 1885	<i>Rhinoceros sinensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>simplicidens</i>	Koken, 1885	Tong & Moigne, 2001	<i>Rhinoceros sinensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>karnuliensis</i>	Lydekker, 1886	Lydekker, 1886	<i>Rhinoceros sp.</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>mauritanicus</i>	Pomel, 1888	Pomel, 1888	<i>Ceratotherium mauritanicum</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>mauritaunicum</i>	(Pomel, 1888)	Geraads, 2005	<i>Ceratotherium mauritanicum</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>mauritaunicum</i>	(Pomel, 1888)	Geraads, 2010	<i>Ceratotherium mauritanicum</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>etruscus astensis</i>	Sacco, 1895	Sacco, 1895	<i>Stephanorhinus jeanvireti</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>subinermis</i>	Pomel, 1895	Pomel, 1895	<i>Stephanorhinus cf. hemitoechus</i>
<i>Atelodus</i>	<i>neumayri</i>	Osborn, 1900	Osborn, 1900	<i>Ceratotherium neumayri</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	(Osborn, 1900)	Geraads, 1988	<i>Ceratotherium neumayri</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	(Osborn, 1900)	Antoine & Saraç, 2005	<i>Ceratotherium neumayri</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	(Osborn, 1900)	Geraads & Koufos, 1990	<i>Ceratotherium neumayri</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	(Osborn, 1900)	Giaourtsakis et al., 2006	<i>Ceratotherium neumayri</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	(Osborn, 1900)	Heissig, 1999	<i>Ceratotherium neumayri</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>steinheimensis</i>	(Jäger emed Roger, 1900)	Guérin, 1980	" <i>N. Gen.</i> " <i>steinheimensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>hunsheimensis</i>	Toula, 1902	Toula, 1902	<i>Stephanorhinus hunsheimensis</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hunsheimensis</i>	(Toula, 1902)	Fortelius et al., 1993	<i>Stephanorhinus hunsheimensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>etruscus</i>	(Schroeder, 1903)	Guérin, 1980	<i>Stephanorhinus hunsheimensis in partim</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>pikermiensis</i>	(Toula, 1906)	Antoine & Saraç, 2005	" <i>Stephanorhinus</i> " <i>pikermiensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>pikermiensis</i>	(Toula, 1906)	Geraads, 1988	" <i>Stephanorhinus</i> " <i>pikermiensis</i>
<i>Dihoplus</i>	<i>pikermiensis</i>	(Toula, 1906)	Giaourtsakis et al., 2006	" <i>Stephanorhinus</i> " <i>pikermiensis</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>pikermiensis</i>	(Toula, 1906)	Heissig, 1999	" <i>Stephanorhinus</i> " <i>pikermiensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>schleiermacheri</i>	Toula, 1906	Toula, 1906	" <i>Stephanorhinus</i> " <i>pikermiensis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>kendengindicus</i>	Dubois, 1908	Dubois, 1908	<i>Rhinoceros unicornis</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>oweni</i>	Ringström, 1927	Ringström, 1927	<i>Rhinoceros sinensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>choukoutienensis</i>	Wang, 1931	Wang, 1931	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>choukoutienensis</i>	Wang, 1931	Chow, 1979	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>abeli</i>	(Forster-Cooper, 1934)	Guérin, 1989	? <i>Alicornops abeli</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>abeli</i>	(Forster-Cooper, 1934)	Zin-Maung-Maung-Thein et al., 2008	? <i>Alicornops abeli</i>
<i>Gaindatherium</i>	<i>browni</i>	Colbert, 1934	Colbert, 1934	<i>Gaindatherium browni</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>manchuricus</i>	Ishijima, 1939	Ishijima, 1939	<i>Coelodonta antiquitatis</i>
<i>Serengeticeros</i>	<i>efficax</i>	Dietrich, 1942	Dietrich, 1942	<i>Ceratotherium efficax</i>
<i>Rhinoceros</i>	<i>binagadensis</i>	Dzhafarov, 1955	Dzhafarov, 1955	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>

<i>Ceratotherium?</i>	<i>primaevum</i>	(Arambourg, 1959)	Geraads, 2010	<i>Ceratotherium? primaevum</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>primaevus</i>	Arambourg, 1959	Arambourg, 1959	<i>Ceratotherium? primaevum</i>
<i>Diceros</i>	<i>primaevus</i>	(Arambourg, 1959)	Geraads, 1986	<i>Ceratotherium? primaevum</i>
<i>Diceros</i>	<i>primaevus</i>	(Arambourg, 1959)	Heissig, 1999	<i>Ceratotherium? primaevum</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>ringstroemi</i>	Arambourg, 1959	Arambourg, 1959	<i>"Stephanorhinus" megarhinus</i>
<i>Dihoplus</i>	<i>ringstroemi</i>	(Arambourg, 1959)	Giaourtsakis et al., 2006	<i>"Stephanorhinus" megarhinus</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>yunchuchenensis</i>	Chow, 1963	Chow, 1963	<i>Stephanorhinus yunchuchenensis</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>yunchuchenensis</i>	(Chow, 1963)	Tong, 2012	<i>Stephanorhinus yunchuchenensis</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>douariense</i>	(Guérin, 1966)	Geraads, 2010	<i>Ceratotherium douariense</i>
<i>Diceros</i>	<i>douariense</i>	Guérin, 1966	Guérin, 1966	<i>Ceratotherium douariense</i>
<i>Diceros</i>	<i>douariense</i>	Guérin, 1966	Geraads, 1988	<i>Ceratotherium douariense</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>leakeyi</i>	Hooijer, 1966	Hooijer, 1966	<i>Rusingaceros leakeyi</i>
<i>Rusingaceros</i>	<i>leakeyi</i>	(Hooijer, 1966)	Geraads, 2010	<i>Rusingaceros leakeyi</i>
<i>Coelodonta</i>	<i>tologojensis</i>	Beliajeva, 1966	Beliajeva, 1966	<i>Coelodonta tologojensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>nipponicus</i>	Shikama et al., 1967	Zin-Maung-Maung-Thein et al., 2008	<i>Stephanorhinus sp.</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>nipponicus</i>	Shikama et al., 1967	Shikama et al., 1967	<i>Stephanorhinus sp.</i>
<i>Paradiceros</i>	<i>mukirii</i>	Hooijer, 1968	Hooijer, 1968	<i>Paradiceros mukirii</i>
<i>Paradiceros</i>	<i>mukirii</i>	Hooijer, 1968	Geraads, 2010	<i>Paradiceros mukirii</i>
<i>Coelodonta</i>	<i>nihowanensis</i>	Kahlke, 1969	Kahlke, 1969	<i>Coelodonta nihowanensis</i>
<i>Coelodonta</i>	<i>nihowanensis</i>	Kahlke, 1969	Deng, 2002	<i>Coelodonta nihowanensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>africanus</i>	Arambourg, 1970	Geraads, 1986	<i>Stephanorhinus? africanus</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>africanus</i>	Arambourg, 1970	Arambourg, 1970	<i>Stephanorhinus? africanus</i>
<i>Stephanorhinus?</i>	<i>africanus</i>	(Arambourg, 1970)	Geraads, 2010	<i>Stephanorhinus? africanus</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>jeanvireti</i>	Guérin, 1972	Guérin, 1972	<i>Stephanorhinus jeanvireti</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>jeanvireti</i>	(Guérin, 1972)	Fortelius et al., 1993	<i>Stephanorhinus jeanvireti</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>praecox</i>	Hooijer & Patterson, 1972	Geraads, 1988	<i>"Diceros" praecox</i>
<i>Ceratotherium</i>	<i>praecox</i>	Hooijer & Patterson, 1972	Hooijer & Patterson, 1972	<i>"Diceros" praecox</i>
<i>Diceros</i>	<i>praecox</i>	(Hooijer & Patterson, 1972)	Geraads, 2005	<i>"Diceros" praecox</i>
<i>Gaindatherium</i>	<i>vidali</i>	Heissig, 1972	Heissig, 1972	<i>Gaindatherium vidali</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>cixianensis</i>	Chen & Wu, 1976	Chen & Wu, 1976	<i>Dicerorhinus cixianensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>cixianensis</i>	Chen & Wu, 1976	Tong, 2012	<i>Dicerorhinus cixianensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>lantianensis</i>	Hu & Qi, 1978	Hu & Qi, 1978	<i>Stephanorhinus lantianensis</i>
<i>Stephanorhinus</i>	<i>lantianensis</i>	Hu & Qi, 1978	Tong & Wu, 2010	<i>Stephanorhinus lantianensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>miguelcrusafonti</i>	Guérin & Santafé-Llopis, 1978	Guérin & Santafé-Llopis, 1978	<i>Dihoplus miguelcrusafonti</i>
<i>?Stephanorhinus</i>	<i>miguelcrusafonti</i>	(Guérin & Santafé-Llopis, 1978)	Cerdeño, 1995	<i>Dihoplus miguelcrusafonti</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>montesi</i>	Santafé-Llopis et al., 1987	Santafé-Llopis et al., 1987	cf. <i>Lartetotherium sansaniense</i>
<i>Diceros</i>	<i>gabuniae</i>	Tsiskarishvili, 1987	Tsiskarishvili, 1987	<i>Ceratotherium neumayri</i>
<i>Diceros</i>	<i>australis</i>	Guérin, 2000	Guérin, 2000	<i>"Diceros" australis</i>
<i>"Diceros"</i>	<i>australis</i>	Guérin, 2000	Geraads, 2010	<i>"Diceros" australis</i>
<i>Diceros</i>	<i>gansuensis</i>	Deng & Qui, 2007	Deng & Qui, 2007	<i>Diceros gansuensis</i>
<i>Dicerorhinus</i>	<i>gwebinensis</i>	Zin-Maung-Maung-Thein et al., 2008	Zin-Maung-Maung-Thein et al., 2008	<i>Dicerorhinus gwebinensis</i>
<i>Coelodonta</i>	<i>thibetana</i>	Deng et al., 2011	Deng et al., 2011	<i>Coelodonta thibetana</i>

APPENDICE 2. Lista dei 156 caratteri considerati in lingua inglese. I caratteri definiti in Antoine (2002) sono riportati in corsivo, quelli definiti in Lu (2013) sono riportati fra parentesi tonde, quelli definiti in Deng et al. (2011) sono riportati fra parentesi quadre.

APPENDIX 2. List of the 156 characters included in the phylogenetic analysis. Characters defined by Antoine (2002) are in reported in italic, characters reported by Lu (2013) are in bracket, characters defined by Deng et al. (2011) are in square bracket. The newly added characters are marked by “N”, the six modified characters are underlined. Characters treated as unordered are: 2, 3, 8, 26, 56, 80, 103, 111, 150, 151, 152, 153, and 154.

Skull

1. *I* (1) Nasal: lateral apophysis = 0, absent; 1, present
2. (2) Nasal: dorsal profile: 0, straight; 1, dorsally arched; 2, upturn
3. (3) Nasal: anterior end: 0, at the level of DP1 or after DP1; 1, before the DP1 without over the premaxillae; 2, before or at the level of the anterior end of the premaxillae
4. 2 (4) Maxillary: foramen infraorbitalis = 0 above premolars; 1, above molars
5. (5) Infraorbital foramen: 0, behind the nasal notch; 1, below the nasal notch
6. (6) Infraorbital foramen: 0, one; 1, two–three
7. 3 (7) Nasal notch = 0, above P1–3; 1, above P4–M1
8. (8) Nasal notch: 0, U-shaped; 1, V-shaped
9. (9) Nasal notch: distance to the the orbit/length of the skull: 0, long (>17%); 1, short (≤17%)
10. 4 (10) Nasal septum = 0, never ossified; 1, ossified (even sometimes)
11. 5 (11) Nasal septum: ossified = 0, partially; 1, totally
12. 6 (12) Nasal/lacrymal: contact = 0, long; 1, punctual or absent
13. 7 (13) Orbit: anterior border = 0, above P4–M2; 1, above M3; 2, behind M3
14. 8 (14) Lacrymal: processus lacrymalis = 0, present; 1, absent
15. 9 (15) Frontal: processus postorbitalis = 0, present; 1, absent
16. 10 (16) Maxillary: anterior base of the processus zygomaticus maxillari = 0, high; 1, low
17. 11 (17) Zygomatic arch = 0, low; 1, high; 2, very high
18. 12 (22) Zygomatic arch: processus postorbitalis = 0, present; 1, absent
19. 13 (23) Zygomatic arch: processus postorbitalis = 0, on jugal; 1, on squamosal
20. 14 (24) Jugal/squamosal: suture = 0, smooth; 1, rough

21. *15* (25) Skull: dorsal profile = 0, flat; 1, concave; 2, very concave
22. *16* (26) Sphenoid: foramen sphenorbitale and foramen rotundum = 0, distinct; 1, usually fused
23. *17* (27) Squamosal: area between temporal and nuchal crests = 0, flat; 1, depression
24. *18* (28) External auditory pseudo-meatus = 0, open; 1, partially closed; 2, closed
25. *19* (29) Occipital side = 0, inclined forward; 1, vertical; 2, inclined backward
26. (30) Occipital: ventral end of the paraoccipital process relative to the postglenoid process: 0, under; 1, above; 2, nearly equal
27. *20* (32) Occipital: nuchal tubercle = 0, little developed; 1, developed; 2, very developed
28. *21* (33) Skull: back of teeth row = 0, in the posterior half; 1, restricted to the anterior half
29. *22* (34) Pterygoid: posterior margin = 0 nearly horizontal; 1, nearly vertical
30. *23* (35) Skull = 0, dolichocephalic; 1, brachycephalic
31. *24* (38) Nasal bones: rostral end = 0, narrow; 1, broad; 2, very broad
32. *25* (39) Nasal bones = 0, totally separated; 1, anteriorly separated; 2, fused
33. *26* (40) Nasal bones = 0, long; 1, short; 2, very long
34. *27* (41) Median nasal horn = 0, absent; 1, present
35. *28* (42) Median nasal horn = 0, small; 1, developed
36. *29* (43) Paired nasal horns = 0, absent; 1, present
37. *30* (44) Paired nasal horns = 0, terminal bumps; 1, lateral crests
38. *31* (45) Frontal horn = 0, absent; 1, present
39. *32* (46) Frontal horn = 0, small; 1, huge
40. *33* (47) Orbit: lateral projection = 0, absent; 1, present
41. *34* (48) Zygomatic width/frontal width = 0, less than 1.5; 1, more than 1.5
42. *35* (49) Frontal-parietal = 0, sagittal crest; 1, close frontoparietal crests; 2, distant crests
43. *36* (52) Occipital crest = 0, concave; 1, straight; 2, forked
44. *37* (53) Maxillary: processus zygomaticus maxillari, anterior tip = 0, progressive; 1, brutal
45. *38* (54) Vomer = 0, acute; 1, rounded
46. *39* (55) Squamosal: articular tubercle = 0, smooth; 1 high
47. *40* (56) Squamosal: transversal profile of articular tubercle = 0, straight; 1, concave
48. *41* (57) Squamosal: foramen postglenoideum = 0, distant from the processus postglenoidalis; 1, close to it
49. *42* (58) Squamosal: processus postglenoidalis = 0, flat; 1, convex; 2, dihedron
50. *43* (59) Basioccipital: foramen nervi hypoglossi = 0, in the middle of the fossa; 1 shift antero-externally

51. 44 (60) Basioccipital: sagittal crest on the basilar process = 0, absent; 1, present
52. 45 (61) Squamosal: posterior groove on the processus zygomaticus = 0, absent; 1, present
53. 46 (62) Squamosal–occipital: processus posttympanicus and processus paraoccipitalis = 0, fused; 1, distant
54. 47 (63) Squamosal: processus posttympanicus = 0, well developed; 1, little developed
55. 48 (64) Occipital: processus paraoccipitalis = 0, well developed; 1, little developed
56. (65) Nuchal face: outline: 0, bell-shaped; 1, trapezoidal; 2, square
57. (66) Magnum foramen: dorsal incision: 0, absent; 1, present
58. 49 (67) Occipital: foramen magnum = 0, circular; 1, subtriangular
59. 50 (68) Basioccipital: median ridge on the condyle = 0, absent; 1, present
60. 51 (69) Basioccipital: medial truncation on the condyle = 0, absent; 1, present
61. 52 (70) Basioccipital: medial truncation on the condyle = 0, present at juvenile stage; 1, still present at adult stage

Mandible

62. 53 (71) Symphysis = 0, very upraised; 1, upraised; 2, nearly horizontal
63. 54 (72) Symphysis = 0, spindly; 1, massive; 2, very massive
64. (73) Symphysis: ventral surface: 0, flat or slightly convex; 1, concave
65. 55 (76) Symphysis: posterior margin = 0, in front of p2; 1, level of p2–4
66. 57 (78) Corpus mandibulae: lingual groove = 0, present; 1, absent
67. 58 (79) Corpus mandibulae: lingual groove = 0, still present at adult stage; 1, present at juvenile stage only
68. 59 (80) Corpus mandibulae: base = 0, straight; 1, convex; 2, very convex
69. 60 (82) Ramus = 0, vertical; 1, inclined forward; 2, inclined backward
70. 61 (83) Ramus: processus coronoideus = 0, well developed; 1, little developed
71. 62 (84) Foramen mandibulare = 0, below the teeth neck; 1, above the teeth neck

Teeth

72. 63 (85) Compared length of the premolars/molars rows = 0, $(100 \times LP3-4/LM1-3) > 50$; 1, $42 < (100 \times LP3-4/LM1-3) < 50$; 2, $(100 \times LP3-4/LM1-3) < 42$
73. 64 (86) Cheekteeth: enamel foldings = 0, absent; 1, weak
74. 66 (88) Cheekteeth: cement = 0, absent; 1, weak or variable; 2, abundant
75. 68 (90) Cheekteeth: crown = 0, low; 1, high

76. 69 (91) Cheekteeth: crown = 0, high; 1, partial hypsodonty; 2, subhypsodonty; 3, hypsodonty
77. 70 (92) Cheekteeth: roots = 0, distinct; 1, joined; 2, fused
78. 71 (93) I1 = 0, present; 1, absent
79. "N" I1 = 0, well-developed; 1, reduced
80. 72 (94) I1: shape of the crown (cross section) = 0, almond; 1, oval; 2, half moon
81. 73 (95) I2 = 0, present; 1, absent
82. 74 (96) I3 = 0, present; 1, absent
83. 75 (97) C1 = 0, present; 1, absent
84. 76 (98) i1 = 0, present; 1, absent
85. 77 (99) i1: crown = 0, developed, with a pronounced neck; 1, reduced
86. 78 (100) i2 = 0, present; 1, absent
87. "N" i2 = 0, well-developed; 1, reduced
88. 79 (101) i2: shape = 0, incisor-like; 1, tusk-like
89. 80 (102) i2: orientation = 0, parallel; 1, divergent
90. 81 (104) i3 = 0, present; 1, absent
91. 82 (105) c1 = 0, present; 1, absent
92. 83 (112) Upper premolars: labial cingulum = 0, always present; 1, usually present; 2, usually absent; 3, always absent
93. 84 (113) P2-4: crochet = 0, always absent; 1, usually present; 2, always present
94. 85 (114) P2-4: crochet = 0, simple or usually simple; 1, sometimes multiple or usually multiple
95. 86 (115) P2-4: metaloph constriction = 0, absent; 1, present
96. 87 (116) P2-4: lingual cingulum = 0, always present; 1, usually present; 2, usually absent; 3, always absent
97. 88 (117) P2-4: lingual cingulum = 0, continuous; 1, reduced
98. 89 (118) P2-4: postfossette = 0, narrow; 1, wide; 2, posterior wall
99. 90 (119) P2-3: antecrochet = 0, always absent; 1, usually absent; 2, usually present
100. 91 (120) P1 (in adults) = 0, always present; 1, absent
101. 92 (121) P1: antero-lingual cingulum = 0, present; 1, absent
102. 93 (122) P2 = 0, present; 1, absent
103. 94 (123) P2: protocone and hypocone = 0, fused; 1, lingual bridge; 2, separated; 3, lingual wall

104. 95 (124) P2: metaloph = 0, hypocone posterior to metacone; 1, transverse; 2, hypocone anterior to metacone
105. 96 (125) P2: lingual groove = 0, present; 1, absent
106. 97 (126) P2: protocone = 0, equal or stronger than the hypocone; 1, less strong than the hypocone
107. 98 (127) P2: protoloph = 0, present; 1, absent
108. 99 (128) P2: protoloph = 0, joined to the ectoloph; 1, interrupted
109. 100 (129) P3–4: medifossette = 0, always absent or rare; 1, usually absent; 2, usually present; 3, always present
110. 101 (130) P3–4: constriction of the protocone = 0, always absent; 1, usually absent; 2, usually present; 3, always present
111. 102 (131) P3–4: protocone and hypocone = 0, fused; 1, lingual bridge; 2, separated; 3, lingual wall
112. 103 (132) P3–4: metaloph = 0, transverse; 1, hypocone posterior to metacone; 2, hypocone anterior to metacone
113. 104 (133) P3: protoloph = 0, joined to the ectoloph; 1, interrupted
114. 105 (134) P3: crista = 0, always absent; 1, usually absent; 2, usually present; 3, always present
115. 106 (135) P3: pseudometaloph = 0, always absent; 1, sometimes present
116. 107 (136) P4: antecrochet = 0, always absent; 1, usually absent; 2, usually present; 3, always present
117. 108 (137) P4: hypocone and metacone = 0, joined; 1, separated
118. 109 (138) Upper molars: labial cingulum = 0, always present; 1, usually present; 2, usually absent; 3, always absent
119. 110 (139) Upper molars: antecrochet = 0, always absent; 1, usually absent; 2, usually present; 3, always present
120. 111 (141) Upper molars: crochet = 0, always absent; 1, usually absent; 2, usually present; 3, always present
121. 112 (142) Upper molars: crista = 0, always absent; 1, usually absent; 2, usually present; 3, always present
122. 113 (143) Upper molars: medifossette = 0, always absent or rare; 1, usually absent; 2, usually present
123. 114 (144) Upper molars: lingual cingulum = 0, always present; 1, usually present; 2, usually absent; 3, always absent

124. *I15* (145) M1–2: constriction of the protocone = 0, always absent; 1, usually absent; 2, usually present; 3, always present
125. *I16* (146) M1–2: constriction of the protocone = 0, weak; 1, strong
126. *I17* (147) M1–2: paracone fold = 0, present; 1, absent
127. *I18* (148) M1–2: paracone fold = 0, strong; 1, weak
128. *I19* (149) M1–2: metacone fold = 0, present; 1, absent
129. *I20* (150) M1–2: metastyle = 0, short; 1, long
130. *I21* (151) M1–2: metaloph = 0, long; 1, short
131. *I22* (152) M1–2: posterior part of the ectoloph = 0, straight; 1, concave
132. *I23*(153) M1–2: cristella = 0, always absent; 1, usually present; 2, always present
133. *I24* (154) M1–2: posterior cingulum = 0, continuous; 1, low and reduced
134. *I25* (155) M1: metaloph = 0, continuous; 1, hypocone isolated
135. *I26* (156) M1: antecrochet-hypocone = 0, always separated; 1, sometimes joined; 2, always joined
136. *I27* (157) M1: postfossette = 0, present; 1, usually absent
137. *I28* (158) M2: protocone, lingual groove = 0, always absent; 1, usually absent; 2, always present
138. *I29* (159) M2: metaloph = 0, continuous; 1, hypocone isolated
139. *I30* (160) M2: mesostyle = 0, absent; 1, present
140. *I31* (161) M2: mesostyle = 0, "vague"; 1, weak; 2, strong
141. *I32* (162) M2: antecrochet and hypocone = 0, separated; 1, joined
142. *I33* (163) M3: ectoloph and metaloph = 0, distinct; 1, fused (ectometaloph)
143. *I34* (164) M3: shape = 0, quadrangular; 1, triangular
144. *I35* (165) M3: constriction of the protocone = 0, always absent; 1, usually absent; 2, always present
145. *I36* (166) M3: protocone = 0, trefoil–shape; 1, indented
146. *I37* (167) M3: protoloph = 0, transverse; 1, lingually elongated
147. *I38* (168) M3: posterior groove on the ectometaloph = 0, present; 1, absent
148. *I42* (174) Lower cheekteeth: trigonid = 0, angular; 1, rounded
149. *I51* (183) dp1/p1 (in adults) = 0, always present; 1, usually present; 2, usually absent

Additional characters

150. [40] Skull: nasal tip to front of orbit / front of orbit to condyles = 0, < 75; 1, 75–90;
2, > 90
151. [43] Nasal horn: boss = 0, rounded; 1, narrow
152. [44] Nasal horn: sagittal ridge on the boss = 0, absent; 1, present
153. [45] Upper molars: lingual cusp bases = 0, not bulbous (inflated, swollen); 1, bulbous
154. [46] Upper molars: occlusal topography = 0, ectolophodont; 1 = plagiolophodont
155. "N" Tip of the nasal joined with the tip of the praemaxillae = 0, absent; 1, present
156. "N" Basioccipital: oval foramen and lacerated foramen = 0, distinct; 1, fused

APPENDICE 3. Matrice degli stati di carattere codificati per le specie considerate.

APPENDIX 3. Data matrix of the characters codified for the considered species.

Taxon \ Character	1	10	20	30	40	50
<i>Trigonis osborni</i>	1	0	1	0	0	0
<i>Ranzotherium filholi</i>	0	2	2	1	2	2
<i>Diceratherium armatum</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Buglihinus praecursor</i>	2	2	2	2	2	2
<i>Hispanotherium beppense</i>	0	2	2	2	2	2
<i>Hispanotherium methlense</i>	0	0	2	0	0	0
<i>Iranotherium norgani</i>	0	1	1	0	0	0
<i>Menoceras alkerense</i>	0	-	1	0	0	0
<i>Bacxytherium brachypus</i>	0	2	2	0	2	2
<i>Diaceitherium agnense</i>	0	2	2	2	2	2
<i>Alicornops sinorrense</i>	0	0	1	0	1	0
<i>Chilotherium anderssoni</i>	0	0	1	0	1	0
<i>Chilotherium pensilae</i>	0	0	1	1	1	1
<i>Hoplacaceratherium tetractylum</i>	0	0	1	1	1	1
<i>Shanshinus ringstroemi</i>	0	2	0	0	1	1
<i>Ceratotherium mauritanicum</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Ceratotherium neumeyri</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Ceratotherium sirnum</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	0	1	2	1	0	0
<i>Coelodonta nihowanensis</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Coelodonta tibetana</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Coelodonta tsiogelensis</i>	0	1	2	0	0	0
<i>"Dicerorhinus" steinhilmsensis</i>	2	2	2	2	2	2
<i>Dicorhinus sumalrensis</i>	0	1	2	0	0	0
<i>"Dicerus" praecox</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Dicerus bicornis</i>	0	1	2	0	0	0
<i>* Stephanorhinus " megarhinus</i>	0	1	2	0	0	0
<i>* Stephanorhinus " pikermianensis</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Dihoplus miuelcrusator?</i>	2	2	2	2	2	2
<i>Dihoplus schelermacher?</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Gaillarditherium browni</i>	0	1	1	0	0	0
<i>Lartetotherium sansanense</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Paradiceros muktiri</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Rhinoceros pallyrinus</i>	1	1	2	0	0	0
<i>Rhinoceros sivalensis</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Rhinoceros sondalicus</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Rhinoceros unicornis</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Rusingaceros leakeyi</i>	0	1	1	0	0	0
<i>Stephanorhinus etruscus</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Stephanorhinus hertlitschus</i>	0	1	2	1	0	0
<i>Stephanorhinus hundshlemensis</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Stephanorhinus jeanvirei</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	0	1	2	0	0	0
<i>Stephanorhinus lanlanensis</i>	1	1	2	0	0	0
<i>Stephanorhinus yunchuanensis</i>	0	1	2	0	0	0

APPENDICE 4. Parametri dei caratteri anatomici controllati nell'analisi con parsimonia: C = carattere; N = numero di passi; CI = indice di Consistenza; RI = Indice di Ritenzione; HI = Indice di Omoplasie.

APPENDIX 4. Parameters of the anatomical characters controlled in the parsimonious analysis: C = character; N = number of steps; CI = Consistency Index; RI = Retention Index; HI = Homoplasy Index.

C	N	CI	RI	HI
1	3	0.333	0	0.667
2	3	0.667	0.833	0.333
3	6	0.333	0.667	0.667
4	5	0.2	0	0.8
5	3	0.333	0.818	0.667
6	2	0.5	0.667	0.5
7	7	0.143	0.455	0.857
8	10	0.1	0.1	0.9
9	6	0.167	0.583	0.833
10	5	0.2	0.692	0.8
11	1	1	1	0
12	3	0.333	0.5	0.667
13	4	0.25	0.5	0.75
14	1	1	0/0	0
15	5	0.2	0.429	0.8
16	8	0.125	0.533	0.875
17	7	0.286	0.545	0.714
18	10	0.1	0.308	0.9
19	1	1	0/0	0
20	2	0.5	0	0.5
21	11	0.182	0.357	0.818
22	2	0.5	0	0.5
23	7	0.143	0.333	0.857
24	11	0.182	0.609	0.818
25	10	0.2	0.429	0.8
26	8	0.25	0.4	0.75
27	7	0.286	0.706	0.714
28	4	0.25	0.625	0.75
29	5	0.2	0.5	0.8
30	6	0.167	0.667	0.833
31	7	0.286	0.75	0.714

32	6	0.333	0.818	0.667
33	1	1	0/0	0
34	5	0.2	0.556	0.8
35	2	0.5	0.5	0.5
36	2	0.5	0	0.5
37	1	1	0/0	0
38	3	0.333	0.895	0.667
39	4	0.25	0.25	0.75
40	2	0.5	0.75	0.5
41	5	0.2	0.6	0.8
42	9	0.222	0.222	0.778
43	12	0.167	0.444	0.833
44	4	0.25	0.25	0.75
45	6	0.167	0.5	0.833
46	5	0.2	0.6	0.8
47	9	0.111	0.2	0.889
48	1	1	0/0	0
49	7	0.286	0.375	0.714
50	1	1	0/0	0
51	5	0.2	0	0.8
52	2	0.5	0.75	0.5
53	6	0.167	0.167	0.833
54	8	0.125	0.5	0.875
55	3	0.333	0.333	0.667
56	9	0.222	0.364	0.778
57	5	0.2	0.2	0.8
58	8	0.125	0.5	0.875
59	5	0.2	0.692	0.8
60	4	0.25	0.4	0.75
62	7	0.286	0.706	0.714
63	7	0.286	0.643	0.714
64	2	0.5	0.667	0.5
65	4	0.25	0	0.75
66	6	0.167	0.375	0.833
67	3	0.333	0	0.667
68	7	0.286	0.643	0.714
69	4	0.5	0.8	0.5
70	4	0.25	0.769	0.75
71	5	0.2	0.692	0.8
72	6	0.333	0.429	0.667
73	1	1	0/0	0
74	10	0.2	0.333	0.8
75	7	0.143	0.571	0.857
76	10	0.3	0.364	0.7
77	8	0.25	0.538	0.75

78	6	0.333	0.8	0.667
79	1	1	0/0	0
80	3	0.667	0.75	0.333
81	4	0.25	0.4	0.75
82	1	1	0/0	0
83	2	0.5	0	0.5
84	6	0.167	0.643	0.833
85	3	0.333	0.6	0.667
86	3	0.333	0.846	0.667
87	1	1	1	0
89	3	0.333	0.6	0.667
92	7	0.429	0.556	0.571
93	4	0.5	0.6	0.5
94	6	0.167	0	0.833
95	5	0.2	0.667	0.8
96	17	0.176	0.364	0.824
97	9	0.111	0.429	0.889
98	11	0.091	0.375	0.909
99	5	0.4	0.5	0.6
100	6	0.167	0.643	0.833
101	1	1	0/0	0
103	11	0.182	0.55	0.818
104	7	0.143	0.571	0.857
105	1	1	1	0
106	9	0.111	0.467	0.889
107	3	0.333	0	0.667
108	8	0.125	0.5	0.875
109	11	0.273	0.429	0.727
110	14	0.214	0.421	0.786
111	11	0.182	0.308	0.818
112	7	0.143	0.143	0.857
113	1	1	0/0	0
114	17	0.176	0.417	0.824
115	1	1	0/0	0
116	8	0.375	0.444	0.625
117	1	1	0/0	0
118	7	0.429	0.636	0.571
119	14	0.214	0.522	0.786
120	9	0.333	0.143	0.667
121	19	0.158	0.385	0.842
122	7	0.286	0.444	0.714
123	14	0.214	0.353	0.786
124	13	0.231	0.583	0.769
125	4	0.25	0.625	0.75
126	1	1	1	0

127	15	0.067	0.263	0.933
128	6	0.167	0.286	0.833
129	2	0.5	0	0.5
130	7	0.143	0.455	0.857
131	10	0.1	0.55	0.9
132	2	1	1	0
133	7	0.143	0.25	0.857
134	6	0.167	0.688	0.833
135	5	0.4	0	0.6
136	1	1	0/0	0
137	2	1	1	0
138	6	0.167	0.545	0.833
139	8	0.125	0.563	0.875
140	5	0.4	0.727	0.6
142	1	1	1	0
143	6	0.167	0.643	0.833
144	8	0.25	0.714	0.75
145	2	0.5	0	0.5
146	2	0.5	0.75	0.5
147	6	0.167	0.667	0.833
148	10	0.1	0.5	0.9
149	7	0.286	0.375	0.714
150	8	0.25	0.333	0.75
151	1	1	1	0
152	2	0.5	0.667	0.5
153	3	0.333	0.333	0.667
154	4	0.25	0.625	0.75
155	1	1	1	0
156	1	1	1	0

APPENDICE 5. Lista degli esemplari inclusi nell'analisi con Morfometria Geometrica.

APPENDIX 5. List of the specimens included in the Geometric Morphometrics analysis.

Genere/Genus	Specie/Species	Riferimento o Istituzione/ Reference or Museum	Numero Collezione/ Collection number
"Stephanorhinus"	<i>megarhinus</i>	Deng, 2006	
"Stephanorhinus"	<i>megarhinus</i>	Guérin, 1980	
"Stephanorhinus"	<i>megarhinus</i>	BSPG	2000-I-56
"Stephanorhinus"	<i>megarhinus</i>	NHML	40834
"Stephanorhinus"	<i>pikermiensis</i>	NHML	10141
"Stephanorhinus"	<i>pikermiensis</i>	NHML	49660
<i>Ceratotherium</i>	<i>mauritanicum</i>	Geraads, 2005	
<i>Ceratotherium</i>	<i>mauritanicum</i>	Geraads, 2010	
<i>Ceratotherium</i>	<i>mauritanicum</i>	Harris, 1966	
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	AMNH	no code
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	Antoine & Saraç, 2005	
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	Geraads & Spassov, 2009	
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	Giaourtsakis, 2009	
<i>Ceratotherium</i>	<i>neumayri</i>	NMB	Sam1
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	1851-12-23-1
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	1948-1-28-1
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	1963-8-13-3
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	19-7-15-522
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	25-5-23-1
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	30-7-26-1
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	52-12-9-1
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	8-8-25-1
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	MZUF	15828
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	MZUF	7526
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	SMF	5-541
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	ZSM	1912-420
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	1948-1-28-2
<i>Ceratotherium</i>	<i>simum</i>	NHML	1963-8-13-2
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHML	12-504
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Borsuk-Bialynicka, 1973	
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Borsuk-Bialynicka, 1973	
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Borsuk-Bialynicka, 1973	
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Borsuk-Bialynicka, 1973	
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Guérin, 1983	
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	HNHM	A252
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	HNHM	A254
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	IGF	1040
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	IGF	16945
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	IVPP	V

<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	IVPP	V2130
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Lyras, 2007	
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Marković, 1998	
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Marković, 1998	
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	MfN	420
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	MfN	45
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	MfN	641
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	MfN	666
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	MfN	672
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	MNHM	PW1978-62
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	MNHM	calco
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Morel & Hug, 1966	
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHM	MA4066
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHM	MCP-MA
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	MPUR	V2832
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHML	9114
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHML	M9130
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHML	no code
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHML	no code
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHMW	321g2-6
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHMW	A5023
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHMW	Mahren no code
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NHMW	1980
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	NMB	Up801
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	SMNK	PAL QP-645
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	SMNK	QP435-PAL 4177
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	SMNS	3770
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	SMNS	6316.2.7.74.7
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	SMNS	6316.2.9.77.3
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	USNM	6053
<i>Coelodonta</i>	<i>antiquitatis</i>	Made, 2010	
<i>Coelodonta</i>	<i>nihowanensis</i>	Deng, 2002	
<i>Coelodonta</i>	<i>tologojjensis</i>	Kahlke & Lacomat, 2008	
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1-1-22-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1879-6-14-2
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1894-9-24-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1901-8-15-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1921-2-8-2
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1921-2-8-3
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1921-2-8-4
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1931-5-28-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1948-1-14-2
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1948-12-20-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1949-1-11-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1949-2-1-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1950-3-16-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1952-4-1-2

<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	1986-12-20-8
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	68-4-15-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	72-12-31-1
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	72-720
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NHML	75-8-9-18
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	Tong, 2012	
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	MNHNP	A7965 BVI-192
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	MSNF	735
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	NMB	10529
<i>Dicerorhinus</i>	<i>sumatrensis</i>	SMF	ZIH184
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	1907-2-26-1
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	1948-1-28-5
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	1948-1-28-7
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	1962-7-6-5
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	1962-7-6-6
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	2-11-18-6
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	2-11-18-7
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	25-7-6-1
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	33-4-2-1
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	NHML	48-1-14-3
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MAC	111/360
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MNHNP	1944-278
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MNHNP	1961-195
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MNHNP	1965-1126
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MNHNP	1965-1127
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MNHNP	1965-1128
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MNHNP	1974-124
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MNHNP	1996-2520
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MPELP	no code
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MSNF	7522
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MSNF	7523
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MSNF	7524
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	MSNF	7525
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	SMF	15-934
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	SMF	22-260
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	SMF	4-440
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	SMF	40-543
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	ZSM	calco
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	ZSM1960-387	
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	ZSM1960-390	
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	ZSM1961-187	
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	ZSM1962-166	
<i>Diceros</i>	<i>bicornis</i>	ZSM2001-32	
<i>Diceros</i>	<i>gansuensis</i>	Deng & Qiu, 2007	
<i>Diceros</i>	<i>gansuensis</i>	Deng & Qiu, 2007	
<i>Dihoplus</i>	<i>schleiermacheri</i>	NHML	M2781
<i>Gaindatherium</i>	<i>browni</i>	Colbert, 1934	

<i>Lartetotherium</i>	<i>sansaniense</i>	Heissig, 2012b	
<i>Rhinoceros</i>	<i>platyrhinus</i>	NHML	36661
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	1972-12-30-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	1861-3-11-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	1871-12-29-7
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	1921-5-15-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	1932-10-21-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	20-10-13-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	2-12-18-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	45-12-29-5
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	51-11-10-11
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	55-4-4-4-
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	72-721
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	76-3-30-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	79-11-21-178
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NHML	81-6-30-9
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	985-160
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	A2277
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	A7970 BVI-191
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	A7971 BVI-190
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	PeE 588
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	1896-2003
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	1912-299(=1932-48)
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	1932-42
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	1940-483
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	MNHNP	1985-159
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	NMB	10885
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	SMF	664
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	ZSM	2001-33
<i>Rhinoceros</i>	<i>sondaicus</i>	ZSM	1930-352
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	1-3-10-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	1884-1-22-1+2
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	1926-6-7-8
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	1948-1-28-9
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	1948-9-24-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	1950-10-18-5
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	1951-11-30-2
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	47-12-20-2
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	72-12-30-1
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	72-722
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	72-739
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NHML	83-10-23-3
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	MNHNP	1932-49
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	MNHNP	1960-59
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NMB	009
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NMB	7351
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NMB	1798

<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	NMB	009-2
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	ZSM	AM416
<i>Rhinoceros</i>	<i>unicornis</i>	ZSM2001-33	
<i>Rusingaceros</i>	<i>leakeyi</i>	Hooijer, 1966	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	Belyaeva & David, 1975	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	FSL	214243
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	IGF	12488
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	IGF	12728
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	IGF	3098
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	IGF	756
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	IGF	8660
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	IGF	889
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	MNHNP	1922-15
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	MNHNP	1923-4
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	MPM	182
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	NMB	Se1703
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	NMB	Se1711
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	NMB	Se548
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	NMB	Se548-2
<i>Stephanorhinus</i>	<i>etruscus</i>	SMNK	M389
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	NHML	45-205
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	IGF	10792
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	IGF	1105
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	IGF	1109
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	Loose, 1961	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	MPAVC	no code
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	MPUR	V2766
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	SMNS	16295-1929
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hemitoechus</i>	Made, 2010	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	IGF	1931V
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	IQW	1965-2-513
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	MNHM	PW 1958-764
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	MPP	no code
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	Schreiber, 2005	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	SMNK	PAL 4254
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	MNHNM	PW 1945-172
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	MNHNM	PW 1956-62
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	MNHNM	PW 1956-963
<i>Stephanorhinus</i>	<i>hundsheimensis</i>	MNHNM	PW 1977-13
<i>Stephanorhinus</i>	<i>jeanvireti</i>	Guérin & Tsoukala, 2013	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>jeanvireti</i>	NMB	Vt622
<i>Stephanorhinus</i>	<i>jeanvireti</i>	NMB	Vt622
<i>Stephanorhinus</i>	<i>kirchbergensis</i>	Billia, 2008	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>kirchbergensis</i>	Borsuk-Bialynicka & Jakubowski, 1972	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>kirchbergensis</i>	Chow, 1963b	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>kirchbergensis</i>	Gorjanovich-Kramberger, 1913	
<i>Stephanorhinus</i>	<i>kirchbergensis</i>	MNHNM	PW 1949-238

<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	MNHNM	PW 1966-1138
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	NMB	D339
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	SMNS	6516.4.2.66.4
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	SMNS	6516.4.2.66.44
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	SMNS	6616.17.10.83.86
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	SMNS	6616.2.11.89.133
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	Made, 2010	
<i>Stephanorhinus lantianensis</i>	IVPP	V5413

SUPPLEMENTO

A seguito dei risultati ottenuti e successivamente alla stesura del testo è stata condotta un'analisi di parsimonia in PAUP includendo, oltre ai taxa già trattati nel testo, anche le specie *Dicerorhinus gwebinensis* e *Diceros gansuensis*. Questo per testare possibili modifiche derivate dall'aggiunta di taxa rappresentati da materiale relativamente scarso o frammentario o da taxa di validità dubbia. I risultati ottenuti si presentano interessanti e meritano quindi di essere di seguito esposti.

L'analisi ha restituito 31 alberi ugualmente parsimoniosi. L'albero di consenso riportato in Figura 94 misura 956 passi ed ha un valore di CI = 0.221, di RI = 0.533 e di HI = 0.779.

L'albero di consenso al 50% majority-rule, riportato in Figura 95, ha una lunghezza di 879 passi ed un valore di CI = 0.24, di RI = 0.581 e di HI = 0.76.

I risultati ottenuti nell'albero di consenso stretto confermano la monofilia del gruppo e supportano la presenza di quattro cladi minori all'interno dei Rhinocerotini: Rhinocerotina, Dicerorhinina, Dicerotina e Coelodontina (Fig. 94). *Dicerorhinus gwebinensis*, infatti, risulta specie sorella di *Dicerorhinus sumatrensis*, mentre *Diceros gansuensis* è incluso all'interno del clade di Dicerotina.

La topologia dell'albero di consenso al 50% majority-rule è molto simile a quella già ottenuta nel lavoro principale (Fig. 63). Come per l'albero di consenso stretto, *Dicerorhinus gwebinensis* forma un clade minore con *Dicerorhinus sumatrensis*. *Diceros gansuensis*, invece, non forma un clade minore con *Diceros bicornis* e le relazioni fra le specie incluse nel clade Dicerotina mostrano una topologia a pettine; *Diceros gansuensis* risulta essere basale a *D. bicornis* e al genere *Ceratotherium*. Il genere *Ceratotherium*, in questo caso, costituisce un clade monofiletico.

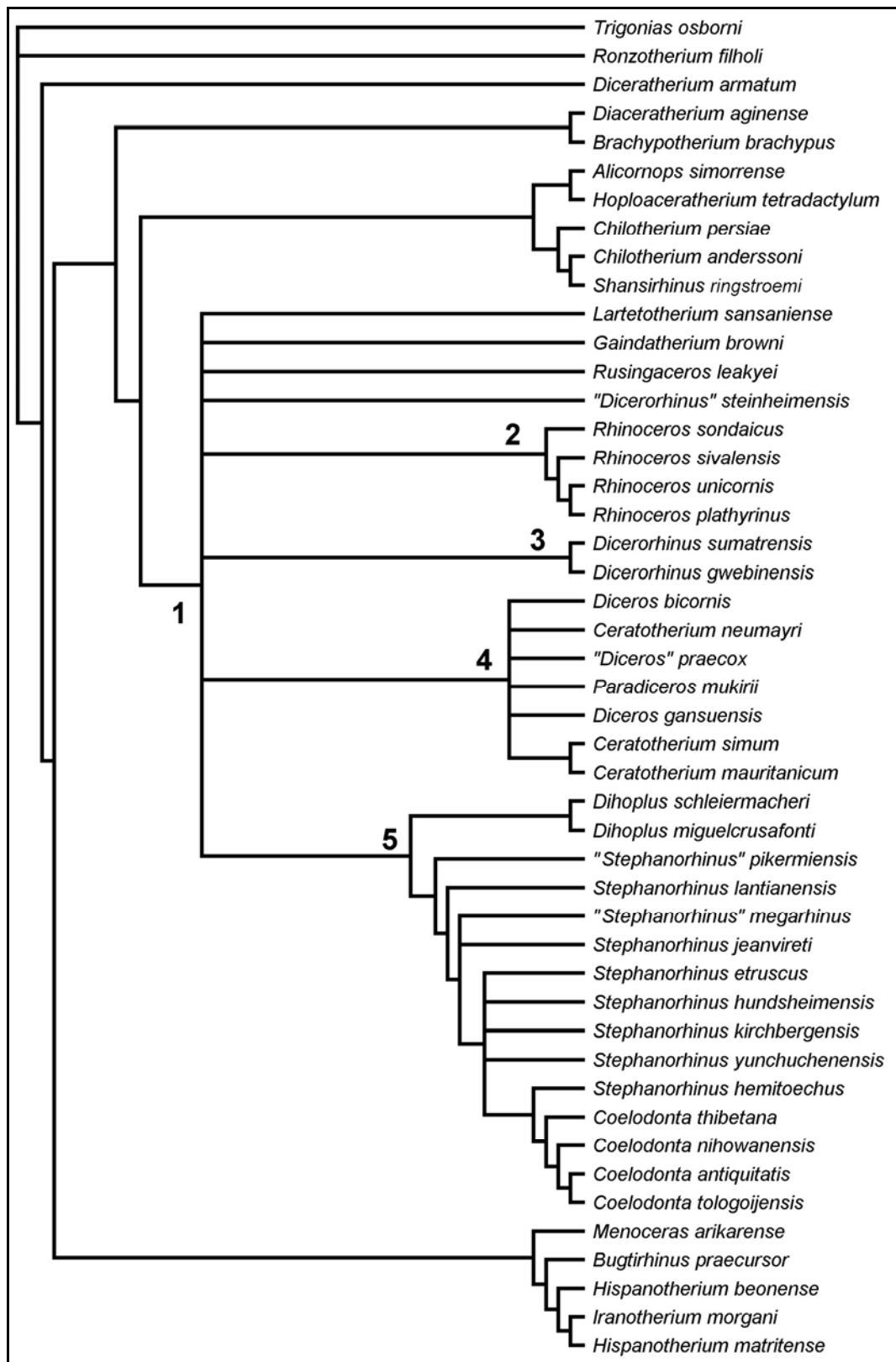


Fig. 94. Albero di consenso stretto con 47 specie ottenuto in Paup. 1 = Rhinocerotini; 2 = Rhinocerotina; 3 = Dicerorhinina; 4 = Dicerotina; 5 = Coelodontina.

Fig. 94. Strict consensus tree of 47 species obtained in PAUP. 1 = Rhinocerotini; 2 = Rhinocerotina; 3 = Dicerorhinina; 4 = Dicerotina; 5 = Coelodontina.

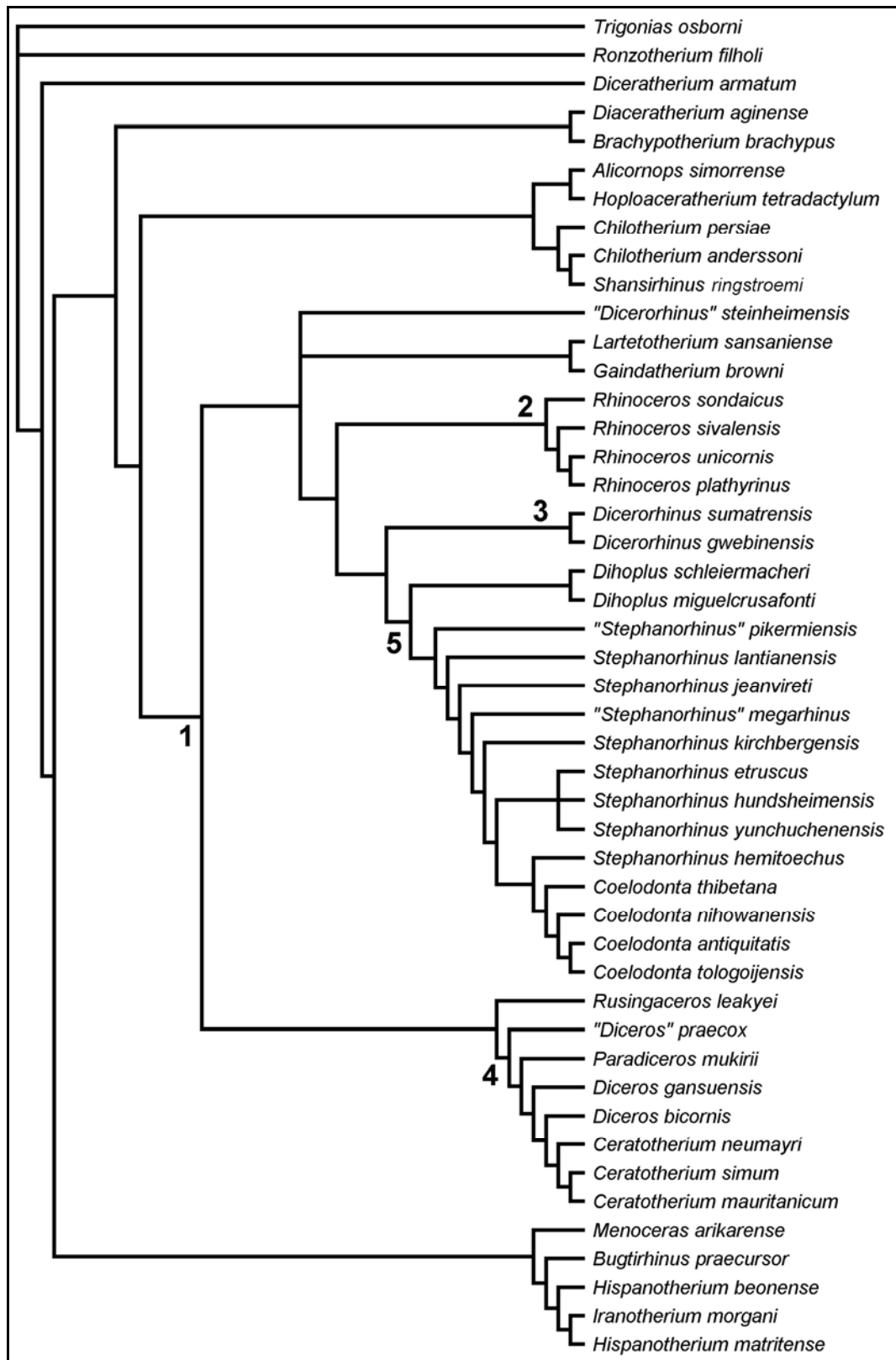


Fig. 95. Albero di consenso al 50% majority-rule di 47 specie ottenuto in PAUP. 1 = Rhinocerotini; 2 = Rhinocerotina; 3 = Dicerorhinina; 4 = Dicerotina; 5 = Coelodontina.

Fig. 95. 50% majority-rule tree of 47 species obtained in PAUP. 1 = Rhinocerotini; 2 = Rhinocerotina; 3 = Dicerorhinina; 4 = Dicerotina; 5 = Coelodontina.

Le seguenti sinapomorfie non ambigue definiscono il clade Dicerorhinina:

- 25 1 ==> 0 Faccia occipitale inclinata all'indietro;
- 30 1 ==> 0 Cranio dolicocefalo;
- 43 1 ==> 0 Cresta occipitale concava;
- 62 2 ==> 1 Sinfisi mandibolare rivolta in alto;
- 70 0 ==> 1 Processo coronoideo poco sviluppato;
- 120 3 ==> 2 Crochet di solito presente sui molari superiori;
- 121 0 ==> 1 Crista di solito assente sui molari superiori;
- 124 2 ==> 3 Costrizione del protocono sempre presente su M1-M2;
- 130 0 ==> 1 Metalofa corto su M1-M2;
- 150 0 ==> 1 Rapporto lunghezza dal bordo anteriore dei nasali

all'orbita/lunghezza dal bordo anteriore dell'orbita ai condili compreso fra 75 e 90.

Le sinapomorfie 30, 121 e 150 non sono incluse nella lista della autapomorfie di *D.*

sumatrensis riscontrate nell'analisi in PAUP (Tab. 7) e le sinapomorfie 30 e 121 non sono incluse nella lista delle autamorfie di *D. sumatrensis* riscontrate in TNT (Tab. 7).

D. gwebinensis è definito dalle seguenti autapomorfie:

- 65 1 ==> 0 Margine posteriore della sinfisi mandibolare davanti al p2;
- 123 2 ==> 3 Cingulum linguale sui molari superiori sempre assente.

D. sumatrensis non presenta autapomorfie.

L'inclusione di taxa rappresentati da pochi esemplari mal conservati incide evidentemente sui risultati dell'analisi e solo la scoperta di materiale meno frammentario può aiutare a definire meglio il clade in questione e le relazioni fra i diversi taxa.

L'inclusione di *Diceros gansuensis* nel dataset incrementa il numero delle sinapomorfie non ambigue che definiscono il clade Dicerotina rispetto a quanto ottenuto nell'analisi precedente (9 sinapomorfie in PAUP e 11 in TNT: Tab. 8). Il clade in questione risulta infatti definito da ben 25 sinapomorfie non ambigue:

15	0 ==> 1
21	1 ==> 2
22	1 ==> 0
31	1 ==> 2
40	0 ==> 1
45	0 ==> 1
57	0 ==> 1
59	1 ==> 0
62	2 ==> 0
63	1 ==> 0
68	0 ==> 2
69	0 ==> 2
71	0 ==> 1
75	0 ==> 1
77	0 ==> 1
78	0 ==> 1

84	0 ==> 1
86	0 ==> 1
96	1 ==> 0
97	1 ==> 0
124	2 ==> 1
127	0 ==> 1
130	0 ==> 1
139	0 ==> 1
148	1 ==> 0

Tutte le sinapomorfie riscontrate nella precedente analisi (Tab. 8) sono presenti nell'elenco di cui sopra, ad eccezione della 24.

Diceros gansuensis risulta definito dalle seguenti autapomorfie:

39	1 ==> 0
55	0 ==> 1
69	2 ==> 0
72	0 ==> 1
76	0 ==> 1
98	1 ==> 0
108	0 ==> 1
112	1 ==> 0
114	1 ==> 2
140	1 ==> 0

Le sinapomorfie non ambigue che definiscono gli altri due cladi, Coelodontina e Rhinocerotina, subiscono una leggera variazione in numero (Coelodontina aumentano di 3, Rhinocerotina decrementano di 1) rispetto a quanto già descritto nell'analisi precedente. Una variazione nel numero e tipo di autapomorfie che definiscono i vari taxa si riscontra in particolare nelle specie presenti nei nodi interni del clade Dicerotina mentre nei taxa terminali restano pressoché invariate. Ad esempio, per *C. simum* si riscontra una autapomorfia in più (119 0 ==> 1) rispetto a quanto riportato in Tab. 19, mentre per "*Diceros*" *praecox* si riscontrano 10 autapomorfie in più rispetto a quanto riportato in Tab. 15.

Tale variazione è evidentemente legata alla variazione nella posizione delle diverse specie nel cladogramma ed i caratteri apomorfi riscontrati risultano comunque avere un basso valore di CI, indice dell'elevato numero di omoplasie.

Le apomorfie che definiscono le specie appartenenti agli altri cladi restano invece invariate.

L'aggiunta di un taxon nell'analisi incide quindi all'interno del clade di appartenenza e risulta necessario valutare attentamente la validità di tale taxon e l'abbondanza del materiale che lo rappresenta per poter meglio codificare i vari caratteri morfologici.

Di seguito si riporta la lista delle autapomorfie riscontrate nella presente analisi per ogni specie appartenente al clade Dicerotina, le autapomorfie condivise con le Tabelle 14-19 sono riportate in corsivo:

Paradiceros mukirii

21	2 ==> 1
31	2 ==> 1
39	1 ==> 0
40	1 ==> 0

68	2 ==> 1
71	1 ==> 0
72	0 ==> 2
93	2 ==> 1
97	0 ==> 1
98	1 ==> 0
100	1 ==> 0
104	0 ==> 1
112	1 ==> 0
114	1 ==> 0
120	3 ==> 2
139	1 ==> 0

Diceros bicornis

20	0 ==> 1
23	1 ==> 0
27	1 ==> 2
28	0 ==> 1
47	1 ==> 0
55	0 ==> 1
108	0 ==> 1
109	0 ==> 2
110	0 ==> 1
119	0 ==> 1
120	3 ==> 2
121	0 ==> 1
122	0 ==> 1
131	1 ==> 0
139	1 ==> 0
148	0 ==> 1
149	2 ==> 1

"Diceros" praecox

8	1 ==> 0
15	1 ==> 0
27	1 ==> 0
40	1 ==> 0
42	2 ==> 1
43	1 ==> 0
68	2 ==> 1
75	1 ==> 0
104	0 ==> 1
112	1 ==> 0
114	1 ==> 0
121	0 ==> 1

127 1 ==> 0
133 0 ==> 1

Ceratotherium neumayri

3 2 ==> 0
18 1 ==> 0
22 0 ==> 1
27 1 ==> 0
30 1 ==> 0
43 1 ==> 2
46 1 ==> 0
49 1 ==> 2
53 1 ==> 0
54 0 ==> 1
76 0 ==> 1
96 0 ==> 1
119 0 ==> 1
133 0 ==> 1
154 0 ==> 1

Ceratotherium mauritanicum

106 1 ==> 0
121 2 ==> 3
128 1 ==> 0

Ceratotherium simum

54 0 ==> 1
76 2 ==> 3
103 2 ==> 3
108 0 ==> 1
111 2 ==> 1
119 0 ==> 1

I 156 caratteri codificati per le due specie incluse nell'analisi supplementare sono riportati di

seguito:

Dicerorhinus gwebinensis

0	1	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0
?	0	0	?	?	?	?	1	?	?	?	0	?
1	0	?	0	1	?	0	1	1	0	-	1	1
0	?	2	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?
1	?	?	?	?	1	1	?	?	1	1	0	0
1	-	0	0	1	?	0	0	1	0	-	0	?
?	?	?	1	1	?	?	0	0	1	0	1	1
3	?	?	?	?	?	1	-	1	?	0	?	?
?	1	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	0
3	0	2	1	0	3	3	0	?	?	?	?	1
?	0	0	0	-	0	0	0	?	?	-	1	1
?	?	0	?	1	2	1	0	0	0	0	-	1

Diceros gansuensis

0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0
0	1	1	0	1	-	?	2	0	1	1	1	1
1	0	0	1	2	1	0	1	1	0	-	1	0
1	0	2	1	0	1	?	?	?	1	?	?	?
1	0	1	?	?	0	0	0	-	0	0	0	1
1	-	2	0	0	?	1	0	1	1	1	1	1
-	-	1	1	1	1	-	1	-	-	-	1	1
3	2	0	0	0	0	0	0	1	?	0	2	0
-	1	0	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0
3	0	3	0	-	3	1	0	0	1	1	1	1
1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	-	1	1
0	-	0	1	1	?	0	0	0	0	0	-	1