

La famille des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla): systématique, histoire, évolution, paléoécologie.

Claude Guérin

SAMENVATTING

De familie Rhinocerotidae bestaat uit zo'n veertig genera die in elf subfamilies gegroepeerd kunnen worden. Allen worden kort beschreven en de belangrijkste soorten genoemd. Elke subfamilie ontwikkelde zich onafhankelijk van haar zuster-groepen; de evolutie wordt gekarakteriseerd door het voorkomen van vele convergenties.

SUMMARY

The family Rhinocerotidae consists of some forty genera that can be grouped into eleven subfamilies. All are briefly described mentioning the most important species. Each subfamily developed independently of its sister-groups; the evolution is characterised by the occurrence of many convergencies.

Les Rhinocerotidae constituent la plus importante famille parmi la superfamille des Rhinoceroidea, qui comprend aussi les Hyracodontidae et les Amynodontidae; c'est la famille la plus diversifiée et la plus riche en genres et espèces au sein du sous-ordre des Ceratomorpha, sinon même parmi les Périssodactyles (PROTHERO, GUÉRIN & MANNING, 1989).

Elle se caractérise (VIRET, 1958; RADINSKY, 1966; PROTHERO & MANNING, 1987) par la forme "en coin" du crâne, avec un museau effilé, et un profil sagittal concave qui se relève vers l'arrière; la partie rostrale des nasaux et le frontal peuvent présenter des rugosités qui correspondent à l'insertion des cornes. La denture antérieure tend à ne plus se composer que de I1/i2, avec les incisives supérieures en lame de ciseau et les inférieures développées en baïonettes. Les dents jugales présentent sur leur table d'usure un émail finement strié transversalement (FORTELIUS, 1985). Elles sont lophodontes et ont un dessin typique, les supérieures avec trois lames (protolophe, ectolophe, métalophe) et des plis d'émail internes, les inférieures avec une lame longitudinale en croissant (paralophide et protolophide) suivie d'une autre lame en demi croissant (métalophide et hypolophide); les prémolaires tendent à se molariser; les M3 sont en général différentes des autres jugales supérieures, avec un fût à section triangulaire par suite d'une confluence de l'ectolophe et du métalophe, avec disparition corrélative du métacône. Le squelette des membres a son second segment composé de deux os distincts; le carpe et le tarse sont complets, sans fusion interosseuse.

Le pied est tridactyle; la main tétradactyle chez les formes primitives tend vers la tridactylie, avec dans ce cas persistance d'un métacarpien V vestigial.

La famille semble apparue dans l'Eocène supérieur d'Eurasie avec une forme voisine du genre *Hyrachyus* Leidy puis s'étend dans l'hémisphère Nord à partir de l'Oligocène, atteignant l'Amérique du Nord dès l'Oligocène inférieur, et l'Europe un peu plus tard (PROTHERO, GUÉRIN & MANNING, 1989). Elle comprend plus d'une dizaine de phylums que l'on peut considérer comme des sous-familles, évoluant chacune pour son compte et offrant entre elles maints exemples de parallélisme évolutif et de convergences. Si diverses analyses cladistiques récentes ont eu le grand mérite de mettre en évidence la nature apomorphique (=évoluée) ou plésiomorphique (=primitive) de nombreux caractères anatomiques, elles n'ont pas réussi à préciser de façon satisfaisante la plupart des rapports de parenté entre les divers phylums, qui restent contradictoires selon les divers auteurs (HEISSIG, 1973; 1981; GUÉRIN, 1982; GROVES, 1983; PROTHERO, MANNING & HANSON, 1986); les caractères sont très difficiles à hiérarchiser, leur importance relative et parfois même leur polarité ne sont pas évidentes. Etant partisan d'intégrer les résultats des analyses cladistiques dans une classification de type linnéen, je présente donc ci-dessous les différents genres de Rhinocerotidés (avec leurs principales espèces) sous-famille par sous-famille.

1. Subhyracodontinae nov. (=Caenopinae Cope)

Le genre *Caenopus* Cope ayant été mis en synonymie avec *Subhyracodon* Brandt (contrairement au souhait émis par J. Viret en 1958 au nom de la logique sémantique), il est donc nécessaire de proposer un nouveau nom pour cette sous-famille.

Définition: crâne allongé à profil sagittal supérieur droit ou faiblement concave; pas trace de cornes. Une partie de la denture ancestrale peut être conservée, notamment les canines; Il pas encore totalement en ciseau. Prémolaires supérieures très faiblement molarisées, et présentant une grande variabilité individuelle. Main à trois ou quatre doigts. La sous-famille compte cinq genres dont les relations phylétiques ne sont pas toujours claires.

Subhyracodon Brandt (= *Caenopus* Cope) est le plus connu, il concerne de petites formes coureuses, avec pour principaux caractères un occiput peu élevé, des prémaxillaires longs; la denture antérieure comporte 2/2 I, 0/0 C. P2 est la plus progressive des prémolaires. La main est tridactyle. De nombreuses espèces de l'Oligocène inférieur à supérieur d'Amérique du Nord ont été décrites, comme *S.occidentale* Leidy, *S. trigonodum* Osborn & Wortman, *S. dakotensis* Peterson, *S. tridactylum* Osborn, *S. metalophum* Troxell...

Trigonias Lucas possède un crâne bas s'élevant rapidement en arrière des frontaux. Les nasaux sont allongés et incurvés, les prémaxillaires sont courts. La denture antérieure est très archaïque avec 3/2 I, 1/0 C. Les prémolaires supérieures sont primitives. La main est tétradactyle. Les principales espèces sont *T. osborni* Lucas et *T. wellsii* Wood de l' Oligocène inférieur d'Amérique du Nord.

Amphicaenopus Wood est une forme de grande taille issue de *Trigonias* , dont l'occiput est étiré en arrière. La denture rappelle celle de *Trigonias*. La principale espèce est *A. platycephalus* Osborn & Wortman, de l' Oligocène moyen à supérieur d'Amérique du Nord.

Epiaceratherium Abel est une petite forme proche de *Trigonias*, avec Il plus petite, i2 relativement plus forte, des P supérieures plus primitives. La main est tétradactyle. Une seule espèce connue, *E. bolcense* Abel de l' Oligocène moyen (Stampien) d'Europe.

Ronzotherium Aymard (= *Paracaenopus* Breu-

ning = *Symphysorachis* Beliaeva) est un genre bien connu de l'Oligocène d'Eurasie. Il est de grande taille. Crâne avec ensellure pariéto-occipitale bien marquée, prémaxillaires allongés. Denture antérieure: 2/1-2 I avec il vestigiale ou absente, i2 puissante. 0/0 C. Main tétradactyle. Principales espèces: une lignée en Europe occidentale avec *R. velaunum* Aymard du Sannoisien supérieur, *R. filholi* Osborn du Stampien inférieur, *R.romani* Kretzoi du Stampien supérieur. On connaît également *R. kochi* Kretzoi de l'Oligocène moyen de Roumanie, et *R. brevirostre* Beliaeva de l'Oligocène inférieur de Mongolie (HEISSIG, 1969; BRUNET, 1979).

2. Diceratheriinae Dollo

La sous-famille serait issue de *Subhyracodon*. Définition: crâne long à profil concave. Une paire de petites cornes nasales juxtaposées, insérées sur des crêtes longitudinales n'atteignant pas l'extrémité des nasaux. Il de taille moyenne, en ciseau. P supérieures molarisées. Main tridactyle.

Diceratherium Marsh est le seul genre connu. Il est de petite taille et possède la même formule dentaire que *Subhyracodon*, avec des I et des P plus progressives. Le squelette des membres est médiportal à subgraviportal. On le connaît de l'Oligocène supérieur au Miocène inférieur en Amérique du Nord: le genre aurait vécu de 31 à 21 Ma (PROTHERO, GUÉRIN & MANNING, 1989). Principales espèces: *D. armatum* Marsh (espèce type du genre), *D. annectens* Marsh, plus petite, toutes deux de l'Oligocène supérieur, parfois sympatriques. *D. niobrarense* Peterson (la plus récente), de l'Aquitainien ancien.

3. Menoceratinae Prothero & Manning

Crâne court, prémaxillaires réduits, une paire de cornes juxtaposées insérées sur des petites bosses en position rostrale. Prémolaires supérieures molarisées. Oligocène d'Amérique du Nord, fin de l'Oligocène et début du Miocène en Europe. Le phylum pourrait être d'origine européenne.

Menoceras Troxell a été longtemps confondu avec le genre précédent du fait de la disposition apparemment semblable de ses cornes. Le genre est américain. Principales espèces: *M. arikarene* Barbour , Aquitainien ancien. *M. barbourni* Wood , fin du Miocène inférieur. Le genre disparaît au Miocène moyen (PROTHERO & MANNING, 1987).

Pleuroceros Roger est européen. Une seule espèce est connue, *P. pleuroceros* Duvernoy de l'Aquitainien d'Europe.

4. *Aceratheriinae* Dollo

Définition: Rhinocerotidés de taille faible à plutôt grande. Crâne allongé, nasaux longs et étroits qui tendent à se raccourcir chez les formes évoluées, en même temps que le fond de l'échancrure nasale recule. Généralement pas de corne. Il petites ou absentes, il vestigiales, i2 en baïonnettes. Jugales très brachyodontes. Sur la rangée dentaire supérieure, on observe plusieurs gradients en sens inverse: le cingulum lingual bien développé aux P tend à disparaître sur les M, alors que l'étranglement du protocône bien marqué aux M tend à disparaître sur les P; le profil de l'ectolophe des P est faiblement convexe, avec un pli du paracône large mais peu saillant. Les jugales inférieures ont des vallées en U, et le profil en long de la vallée antérieure est convexe. La sous-famille comprend plusieurs lignées qui se distinguent surtout par les proportions des membres et la tridactylie ou la tétradactylie de la main. Ces lignées pourraient correspondre à des tribus. Le plus ancien *Aceratheriinae* connu à ce jour pourrait être une forme mal définie (on n'en a recueilli que le squelette appendiculaire) provenant du Puy de Vaur dans le bassin d'Aurillac-Arpajon (France), dans un niveau datant de la fin de l'Oligocène inférieur (Sannoisien supérieur) (MICHEL, 1983).

Une lignée primitive est constituée par le genre *Protaceratherium* Abel, qui renferme de petites espèces aux membres élancés et à la main tétradactyle, comme *P. albigense* Roman de la base de l'Oligocène supérieur (HUGUENEY & GUÉRIN, 1981). Il est probable qu'une partie du matériel classiquement attribué à "*Rhinoceros*" *minutus* Cuvier appartient à ce genre et doit alors être désignée *P. minutum*. Cette dernière forme, de taille analogue (DE BONIS, 1973), qui comprendrait aussi une partie des restes désignés "*Ceratorhinus*" *tagicus* Roman (ANTUNES & GINSBURG, 1983) est un peu plus récente: apparue au Stampien terminal, elle est connue jusqu'au Burdigalien moyen.

Le genre *Aceratherium* Kaup comprend de nombreuses espèces de taille moyenne, aux membres allongés et à la main tétradactyle. Plusieurs se succèdent stratigraphiquement en Europe occidentale, ce qui n'implique pas forcément une filiation directe, à partir de

Aceratherium (*Mesaceratherium*) *paulhiacense* Richard et de *A. (M.) gaimersheimense* Heissig de l'Oligocène supérieur, qui diposent d'un crâne bas, d'une symphyse mandibulaire large et de I1 bien développées (HEISSIG, 1969). Viennent ensuite *A. platyodon* Mermier de l'Orléanien et de l'Astaracien, puis *A. lumiarensis* Antunes & Ginsburg de l'Astaracien (tous deux ont de petites I1), *A. bavarium* Stromer, *A. tetradactylum* Lartet qui possède des nasaux longs mais n'a plus de I1, et qui est connu à l'Astaracien et au Vallésien inférieur (GUÉRIN, 1980 b). *Aceratherium incisivum* Kaup du Vallésien et du Pikermien, qui possède des I1, est le dernier représentant du genre en Europe (GUÉRIN, 1980 b); il avait une courte trompe à la façon des tapirs (HÜNERMANN, 1982); les proportions des segments de membres, au moins pour les deux dernières espèces, sont analogues à celles des tapirs, ce qui suggère un mode de vie identique (EISENMANN & GUÉRIN, 1984). Des espèces comme *A. campbelli* Hamilton du Miocène de Libye, et *A. acutirostratum* Deraniyagala du Miocène d'Afrique orientale se rattachent à ce groupe (HOOIJER, 1966; HAMILTON, 1973), comme sans doute *A. depereti* Borissiak et *A. brancoi* Schlosser du Miocène d'Asie. Le genre *Plesiaceratherium* Young dont *Dromoceratherium* Crusafont, Villalta & Truyols serait synonyme, est doté de petites I1 et a ses i2 à section aplatie; l'importance relative de ces caractères mériterait d'être discutée, elle ne me paraît guère justifier une distinction au delà du sous-genre. Il comprend plusieurs espèces du Miocène d'Asie, comme *P. gracile* Young, *P. shanwangensis*, et c'est à lui que plusieurs auteurs (YAN DEFA & HEISSIG, 1986; GINSBURG *et al*, 1987) rattachent les formes européennes *Aceratherium platyodon* et *A. lumiarensis*, déjà évoquées, ainsi que les "*Dromoceratherium*" *mirallesi* Crusafont, Villalta & Truyols et "*D.*" *fahlbuschi* Heissig du Miocène moyen d'Europe. Ces deux dernières espèces, avec leurs pattes allongées et leur main tétradactyle, me paraissent très proches des *Aceratherium* au sens strict (elles ont par ailleurs des dents jugales semblables) et ici encore je conçois mal la nécessité d'une distinction au niveau générique.

Le genre nord-américain *Aphelops* Cope est voisin d'*Aceratherium*; le crâne relativement long a un profil sagittal arqué au niveau de l'ensemble naso-frontal, les nasaux sont grêles, la face occipitale inclinée en avant est haute et étroite. Il n'y a pas de corne. Les incisives supérieures sont vestigiales ou

absentes et les prémolaires supérieures ont souvent une médifossette fermée. Les membres ne sont pas particulièrement allongés. La main est tétradactyle. *Aphelops*, apparu au Miocène moyen, a une durée de vie considérable (de 18 à 4,5 Ma) et compte trois espèces, la plus ancienne (et la plus petite) étant *A. megalodus* Cope du Miocène moyen; *A. malacorhinus* Cope puis *A. mutilus* Matthew lui succèdent (PROTHERO & MANNING, 1987).

Floridaceras Wood est un autre acérathère américain, plutôt primitif, avec des II présentes et des membres allongés. L'espèce principale, sinon la seule, est *F. whitei* Wood de la base du Miocène moyen.

Alicornops Ginsburg & Guérin semble constituer une lignée eurasiatique bien particulière méritant probablement de constituer une tribu à part, qui serait alors celle des Alicornopini. Le genre se distingue de *Aceratherium* notamment par sa petite taille, sa main tridactyle et ses membres raccourcis aux extrémités trapues; on ne connaît pas de crâne en bon état; les dents jugales sont typiquement acérathéroïdes. Apparu à l'Orléanien sous une forme non définie spécifiquement, il est bien représenté à l'Astaracien et au Vallésien par *A. simorreense* Lartet dont l'aire de distribution s'étend de l'Europe occidentale jusqu'à la Turquie et aux Siwaliks (SANTAFÉ, 1978; GINSBURG & GUÉRIN, 1979; GUÉRIN, 1980 b).

La lignée des *Chilotherium* Ringström est bien différente des acérathérinés qui précèdent. Le crâne raccourci a des frontaux déprimés, une face occipitale large, des orbites situées très haut, des prémaxillaires réduits, des nasaux rectilignes et faibles. Il n'y a pas de corne. Les incisives supérieures ont disparu. Les défenses (i2) sont puissantes, les jugales sont subhypodontes. Le corps est massif, les membres sont raccourcis, la main est tridactyle. Issu de *Subchilotherium* Heissig du Miocène moyen ancien des Siwaliks, *Chilotherium* compte plusieurs espèces chinoises (dont *C. anderssoni* Ringström et *C. habereri* Schlosser) et son aire de répartition s'étend au Moyen-Orient (Maragha), à la région d'Odessa (*C. zernowi*), à Samos (*C. samium*, *C. schlosseri*, *C. kowalewskii*), en Italie et jusque dans la péninsule ibérique avec *C. ibericum* Antunes. L'espèce la plus ancienne est *C. intermedium* Lydekker, des Indes; le genre est connu surtout au Miocène supérieur, mais il persiste en Chine jusqu'au Villafranchien inférieur avec *C.*

vunnanensis (HEISSIG, 1972).

Chilotheridium Hooijer du Miocène d'Afrique orientale paraît être un vicariant de *Chilotherium* dont il diffère surtout par la possession d'une petite corne (dans les deux sexes), des orbites moins hautes, une symphyse étroite, des membres moins raccourcis, et par sa main tétradactyle. La seule espèce connue est *C. pattersoni* Hooijer (HOOIJER, 1971).

Le genre nord-américain *Peraceras* Cope est proche de *Chilotherium*, avec un crane court à l'occiput élevé, un profil sagittal plat ou concave, des nasaux courts; il ne possède plus de II et ses jugales sont brachyodontes. La main est tétradactyle. Au moins trois espèces sont connues: *P. profectum* Matthew du Miocène moyen, *P. hessei* Prothero & Manning de petite taille (20% inférieure), du Miocène moyen, et *P. superciliosum* Cope de la fin du Miocène moyen, espèce type du genre, la plus grande et la plus évoluée, aux membres raccourcis (PROTHERO & MANNING, 1987).

Enfin *Acerorhinus* Kretzoi, au crâne étroit, aux membres raccourcis et à la main tétradactyle, est lui aussi proche de *Chilotherium*. L'espèce *A. palaeosinense* Kretzoi est connue à la fin du Miocène moyen en Chine, où le genre subsiste jusqu'au Pliocène inférieur.

Au sein des Acerotheriinae, les genres *Chilotherium*, *Subchilotherium*, *Chilotheridium*, *Peraceras*, *Acerorhinus* peuvent être regroupés dans la tribu des Chilotherini, caractérisée par le degré d'évolution de son squelette crânien, ses jugales à tendance subhypodontes, la disparition des II et surtout ses membres raccourcis et trapus.

5. Teleoceratinae Hay

Définition: crâne large et épais tendant à se raccourcir. Nasaux étroits. En général pas de corne, parfois une petite corne chez les mâles. Il en ciseau. Os des membres courts et trapus, tendance à acquérir une allure hippopotamoïde. Cette allure suggère un mode de vie aquophile proche de celui des hippopotames actuels, et cette hypothèse est confortée par une étude de population montrant une grande similitude avec les populations d'hippopotames (PROTHERO, GUÉRIN & MANNING, 1989). Plusieurs lignées se distinguent par leur taille et l'évolution plus ou moins forte de leurs jugales vers l'hypodon-

tie. La sous-famille est considérée par K. HEISSIG (1973) comme une tribu relevant des Aceratherinae, et par D. PROTHERO & E. MANNING (1987) comme un ensemble proche des Rhinocerotini.

Dans l'ancien monde la principale lignée est constituée par les genres *Diaceratherium* puis *Brachypotherium*. *Diaceratherium* Dietrich apparaît dans l'Oligocène supérieur de France avec *D. lamilloquense* Michel, suivi de *D. lemanense* Pomel, de l'Oligocène supérieur et de l'Aquitainien inférieur. Ces espèces caractérisées par un crâne relativement long et étroit, l'existence d'une petite corne, des jugales nettement brachyodontes, des membres massifs à peine raccourcis et une main tétradactyle peuvent être regroupées dans le sous-genre *Brachydiceratherium* Lavocat. Les *Diaceratherium* sens strict qui leur succèdent disposent d'une denture antérieure avec 1/1-2 I, ils ont aussi une corne et une main tétradactyle mais leurs pattes sont plus courtes et leurs jugales moins brachyodontes; *D. asphaltense* Depéret & Douxami de l'Aquitainien est suivi à l'Aquitainien supérieur par *D. aginense* Repelin et *D. tomerdingense* Dietrich, puis à l'Orléanien par *D. aurelianaense* Nouel qui est le plus récent représentant du genre et qui dispose de jugales subhypodontes et de membres très courts. Le genre *Brachypotherium* Roger caractérisé par des nasaux droits dépourvus de cornes, des I 1/2 puissantes, des molaires inférieures tendant à acquérir une face labiale presque plate, des métapodes trapus devenant très courts et aplatis, une main tridactyle, prend alors le relais, avec en Europe *B. stehlini* Viret de l'Orléanien supérieur, *B. brachypus* Lartet de l'Astaracien et *B. goldfussi* Kaup du Vallésien, qui termine la série. En Asie le genre est représenté aux Siwaliks par le très grand *B. perimense* Lydekker pendant tout le Miocène moyen et supérieur. Il existe aussi en Afrique avec *B. snowi* Fourtau du Miocène ancien de Libye, *B. heinzelini* Hooijer du Miocène inférieur et de la base du Miocène moyen d'Afrique orientale et du Sud Ouest, et le grand *B. lewisi* Hooijer & Patterson du Miocène supérieur et du Pliocène d'Afrique orientale; ce dernier est l'ultime espèce connue (HOOIJER, 1966; HOOIJER & PATTERSON, 1972). Une forme primitive du même genre, *Brachypotherium americanum* Yatkola & Tanner, apparaît en Amérique du Nord au début du Miocène moyen; elle va être à l'origine du genre *Teleoceras* Hatcher, exclusivement nord-américain, qui se caractérise par un crâne plutôt court, des arcades zygomatiques larges, des

nasaux pointus portant chez les mâles une petite corne, des jugales hypodontes munies de ciment, à ectolophe plat, en général deux prémolaires inférieures fonctionnelles par demi-mâchoire, une brachypodie maximale et une main tridactyle. Plusieurs espèces se succèdent depuis le Miocène moyen jusqu'au Pliocène moyen, comme *T. medicornutum* Osborn du Miocène moyen et *T. major* Hatcher de la fin du Miocène moyen. L'avant dernière (et la plus connue) est *T. fossiger* Cope du Miocène terminal et du Pliocène ancien; sa taille est supérieure à la dernière, *T. hicksi*; du Pliocène moyen. *Teleoceras* survit jusqu'à la fin de l'Hemphillian, vers 3,5 Ma; le genre compte aussi quelques espèces de taille réduite, comme *T. proterum* Leidy du Miocène terminal et du Pliocène ancien, et *T. meridianum* Leidy du Miocène moyen, qui sont considérées comme résultant d'une adaptation à la vie dans un milieu différent, plus boisé (PROTHERO & MANNING, 1987). Une lignée particulière, issue de *Diaceratherium*, est celle constituée en Europe par le genre *Prosantorhinus* Heissig, de taille assez faible, au crâne à profil sagittal ensellé, muni d'une petite corne, aux jugales brachyodontes et à main tétradactyle. Apparu au Burdigalien moyen, il est représenté au Burdigalien supérieur et à l'Orléanien par *P. douvillei* Osborn, et à l'Astaracien par *P. germanicus* Wang (HEISSIG, 1972 a); quelques restes insuffisants pour une attribution spécifique laissent présumer de la survivance de la lignée jusque dans le Vallésien supérieur (GUÉRIN, 1980).

Une dernière lignée de Teleoceratinae est celle des *Aprotodon* Forster-Cooper qui semble exclusivement asiatique; il s'agit de formes de taille moyenne à nasaux grêles et longs, dépourvues de cornes, à symphyse mandibulaire très large, aux jugales hypodontes, aux os des membres moyennement raccourcis et à la main tridactyle. L'espèce la plus ancienne est *A. aralense* Borissiak du Miocène inférieur et moyen; *A. smithwoodwardi* Forster-Cooper est l'espèce type. *A. fatehjangense* Pilgrim est connu aux Siwaliks dans toute la série du Chinji. Le genre disparaît au début du Pliocène inférieur (HEISSIG, 1972 b).

6. Iranotheriinae Kretzoi

Définition: le crâne qui n'est connu que chez le genre le plus récent est doté de nasaux robustes portant une corne; il évoque celui d'un rhinocéros blanc actuel. La denture antérieure est faible ou absente. Les

jugales sont hypsodontes avec un émail peu ou pas plissé et beaucoup de ciment, les deux dernières sont robustes; les supérieures ont un protocône étranglé et un fort anticrochet. Les *Iranotheriinae* constituent un phylum qui ne doit pas être confondu avec celui des *Elasmotheriinae* en dépit de nombreuses similitudes dans l'évolution de leurs jugales (VIRET, 1958; ANTUNES *et al.*, 1972).

Hispanotherium Crusafont & Villalta dont *Begertherium* Beliaeva, *Beliajevina* Heissig et *Caementodon* Heissig seraient synonymes (ANTUNES & GINSBURG, 1983) est le genre le plus ancien, largement répandu dans le Miocène moyen d'Eurasie; ses jugales encore modérément hypsodontes sont munies de beaucoup de ciment; les i2 ont disparu. Les principales espèces sont *H. matritensis* Lartet, d'Espagne, du Portugal et de France (GINSBURG *et al.*, 1987), *H. caasicum* Borissiak, *H. grimmi* Heissig de Turquie, *H. intungensis* Zhai de Chine (HEISSIG, 1974; 1976).

Kenyatherium Aguirre & Guérin est une forme de grande taille du Miocène supérieur d'Afrique orientale, connue par quelques dents. Une seule espèce, *K. bishopi* Aguirre & Guérin (AGUIRRE & GUÉRIN, 1974).

Iranotherium Ringström est le genre le mieux connu. Il est de forte taille, la partie faciale du crâne est bien développée avec des nasaux larges et épais, munis d'une forte corne; les arcades zygomatiques sont très puissantes; il n'y a pas de dents antérieures. L'espèce type du genre (qui est connu dans le Miocène moyen du désert de Gobi) est *I. morgani* de Mecquenem du Miocène supérieur de Maragha (Iran).

7. Elasmotheriinae Gill

Cette sous-famille se caractérise par sa grande taille et une tendance vers l'hyperhypsodontie de ses jugales, à l'émail très plissé, qui deviennent prismatiques et perdent leurs racines; il y a réduction du nombre des prémolaires.

Sinootherium Ringström du Miocène supérieur de Chine, qui avait une corne, est déjà bien hypsodonte mais possède encore ses trois prémolaires.

Ninxiatherium Chen du Miocène supérieur de Chine est proche du précédent.

Elasmotherium Fischer von Waldheim atteint

la taille d'un éléphant d'Asie actuel. Le crâne à face courte, à région occipitale allongée, aux nasaux réduits et effilés vers l'avant, a des orbites saillantes et un front en dôme, sur lequel était insérée une corne unique. Il n'y a plus qu'une prémolaire. Deux espèces se succèdent en Europe orientale et Asie nord-occidentale, *E. caasicum* Borissiak du Villafranchien et *E. sibiricum* Fischer du Pléistocène moyen et supérieur. Ce dernier rencontré surtout le long des cours d'eaux tributaires de la Caspienne et de la Mer Noire semble avoir réalisé quelques incursions en Europe occidentale (GUÉRIN, 1980 b).

8. Dicerorhininae Ringström

Définition: Crâne à face allongée portant une corne nasale (insérée à mi-longueur des nasaux) et une corne frontale. Prémolaires relativement grandes, bien molarisées. Sur les jugales supérieures vierges le protocône et l'hypocône sont isolés. Chez les formes primitives les I1 et les i2 sont fortes, et les i1 souvent persistantes. Dès le début la main est tridactyle.

La sous-famille compte deux lignées principales, une primitive à denture antérieure fonctionnelle, et une plus évoluée à denture antérieure disparue et cloison nasale ossifiée qui réunit les nasaux et les intermaxillaires.

Dicerorhinus Gloger (dont *Didermocerus* et *Ceratorhinus* sont des synonymes inutilisables) qui survit encore en Asie du Sud-Est avec *D. sumatrensis* Fischer est un genre primitif à jugales brachyodontes et incisives bien développées. Le genre comprend plusieurs lignées dont les relations ne sont pas claires.

Ses plus anciens représentants semblent être en Asie *D. abeli* Forster-Cooper du Miocène inférieur et, pour l'Europe, une partie du matériel connu sous le nom de *D. tagicus* Roman, petite forme du Miocène ancien.

D. sansaniensis Lartet qui est souvent placé dans le sous-genre *Lartetotherium* Ginsburg, de l'Orléanien et de l'Astaracien d'Europe où il survit jusqu'au Vallésien inférieur, est une espèce relativement petite, proche de l'espèce actuelle (GUÉRIN, 1980 b); il possède des i2 puissantes et de petites i1. *D. leakeyi* Hooijer semble être son vicariant dans le Miocène en Afrique orientale (Hooijer, 1966), comme l'est aussi peut-être (sous réserve que son attribution générique soit exacte) *D. primaevus* Arambourg du Vallésien du Maghreb.

D. steinheimensis Jäger de l'Astaracien et du Vallésien d'Europe est une espèce très petite connue surtout par sa denture; ses affinités ne sont pas claires (GUÉRIN, 1980 b).

Issu probablement de *D. montesi* Santafé, Casanovas & Belinchon de l'Orléanien moyen d'Espagne, *D. schleiermacheri* Kaup est une espèce de grande taille aux puissantes défenses, répandue dans le Vallésien et le Turolien d'Europe occidentale; *D. orientalis* Schlosser le remplace en Europe orientale, et *D. ringstroemi* Arambourg (toutes deux ont des incisives inférieures réduites) en Turquie et en Chine du Sud. Le grand *D. megarhinus* de Christol aux membres de type presque cursorial et aux incisives inférieures bien visibles mais très petites et non fonctionnelles est, dans le Ruscinien d'Europe, l'espèce la plus évoluée de la lignée (GUÉRIN, 1980 b).

Brandtorhinus Guérin, que j'avais défini en 1980 comme un sous-genre de *Dicerorhinus*, correspond à la lignée évoluée, et doit en fait être considéré comme un genre à part entière. Notons à ce propos qu'il m'a été reproché d'avoir créé un nouveau taxon au lieu d'utiliser *Stephanorhinus* Kretzoi qui correspond à un concept différent: pour M. Kretzoi (1942 a et b) il se définit comme regroupant des espèces à denture antérieure réduite, issues de *D. orientalis*, que M. Kretzoi, grand exhumateur de nomina oblita, appelle d'ailleurs *D. pikermiensis*. *Stephanorhinus* dont l'espèce type est "*Rhinoceros*" *etruscus* englobe aussi les espèces *megarhinus* et *mercki*, mais pas *hemitoechus* pour qui le nouveau genre *Procerorhinus* Kretzoi est proposé! *Brandtorhinus* est défini comme correspondant à une lignée de Dicérorhininés dont les principaux caractères sont: a) la coossification de la partie antérieure de la cloison nasale, des intermaxillaires et des nasaux; b) une tendance des jugales vers la subhypsodontie; c) la molarisation des prémolaires; d) la disparition complète de la denture antérieure. La morphologie de la base de l'arrière-crâne (notamment la fermeture du pseudo-méat auditif) et celle des dents restent, comme la face allongée, typiquement dicérorhiniennes, et il en est de même pour le squelette des membres. En Europe la lignée apparaît avec *B. jeanvireti* Guérin, grande forme semi-cursoriale du Villafranchien inférieur qui peut être considérée comme l'espèce type du genre; *B. etruscus* Falconer est une espèce relativement petite, ubiquiste, apparue durant le Villafranchien inférieur et qui durera jusqu'au Pléistocène moyen (elle survivra plus tard encore

dans le Caucase); elle compte deux sous-espèces successives dont la seconde, *B. e. brachycephalus* Schröder, Guérin est de plus forte taille. Le grand *B. mercki* Jäger, Kaup (je conserve ce nom spécifique en lieu et place de *kirchbergensis*) est par son squelette post-crânien un *D. megarhinus* modernisé; cette forme plutôt forestière apparaît au tout début du Pléistocène moyen et survit jusque vers la fin du Pléistocène supérieur. *B. hemitoechus* Falconer est une espèce de taille moyenne à grande, franchement subhypsodonte, très probablement issue de *B. etruscus*. Apparue pendant le Pléistocène moyen elle perdure jusqu'à la fin du Pléistocène. Le biotope préférentiel était la prairie-parc. Plusieurs de ces espèces, qui peuplaient l'Europe, l'Asie occidentale et le Moyen-Orient, ont eu des vicariants en Asie orientale, comme *B. yunchuchenensis* Chow, très proche de *B. etruscus*, et *B. choukoutienensis* Wang et *B. japonicus*, très semblables à *B. mercki*. Notons aussi que *B. hemitoechus* émigra au Maghreb pendant le Pléistocène supérieur, en passant probablement par la voie du détroit de Gibraltar. Il s'agit de la deuxième incursion du genre en Afrique du Nord, après *B. africanus* Arambourg du Villafranchien, parent probable de *B. etruscus*. (ARAMBOURG, 1968; GUÉRIN, 1980 a).

Le genre *Coelodonta* Bronn constitue l'ultime évolution de la lignée, réalisant l'ossification complète de la cloison nasale; on notera aussi la très forte inclinaison vers l'arrière de la face occipitale (autorisant un port de tête bas conforme à son mode de vie de tondeur d'herbes) et surtout la franche hypsodontie de ses dents jugales dont la morphologie est bien différente de celle observée dans le genre précédent. Les membres sont massifs. La convergence anatomique avec l'actuel rhinocéros "blanc" d'Afrique est frappante. Apparue probablement dans le Villafranchien de Chine, le genre ne compte qu'une seule espèce, *C. antiquitatis* Blumenbach, le célèbre "rhinocéros laineux" arrivé en Europe à la fin du Pléistocène moyen; au Pléistocène supérieur son aire de répartition est immense, de la Corée du Sud jusqu'à l'Ecosse et à l'Espagne. L'anatomie de ses parties molles est bien connue grâce à des cadavres retrouvés congelés ou momifiés; l'espèce était bien adaptée à un environnement de steppe froide; on ne peut actuellement expliquer pourquoi ce rhinocéros n'a pas franchi le détroit de Bering comme l'a fait le mammoth, son compagnon habituel (GUÉRIN, 1980 b).

9. Rhinocerotidae Dollo

Cette sous-famille se caractérise par son crâne assez court à profil sagittal devenant profondément ensellé, la possession d'une seule corne insérée au milieu des nasaux, une face occipitale plus ou moins inclinée vers l'avant, et des défenses robustes. GROVES (1983) a montré qu'elle était proche des Dicerorhininae, dont elle dérive très probablement.

Le genre le plus primitif est *Gaindatherium* Colbert. Le crâne est bas, la face est allongée, l'occiput sub-vertical. La denture antérieure compte deux I supérieures fortes et des i2 puissantes, il n'y a pas trace de il. Les jugales sont simples, brachyodontes. La taille générale est petite, le squelette des membres est de type coureur. Deux espèces sont connues dans les Siwaliks, *G. browni* Colbert (formation de Chinji) et *G. vidali* Heissig (formation de Nagri), et une autre, *G. rexmanueli* Antunes & Ginsburg, a été définie dans le Miocène inférieur récent et le Miocène moyen de la Péninsule Ibérique, avant d'être découverte récemment en France (HEISSIG, 1972 b; ANTUNES & GINSBURG, 1983; GINSBURG *et al.*, 1987).

Rhinoceros Linné compte les deux espèces actuelles *Rh. sondaicus* Desmarest, plus primitive, et *Rh. unicornis* Linné, plus grand et plus évolué, aux jugales subhypsodontes. Le genre se caractérise par la brièveté du crâne et la forte ensellure de son profil sagittal; le pseudo-méat auditif est fermé. Issu sans doute de *Gaindatherium*, il est représenté au Pliocène par *Rh. sivalensis* Falconer & Cautley et au Pléistocène par *Rh. paleindicus* Falconer & Cautley et *Rh. sinensis* Owen. *Rh. sondaicus* semble connu dès le Pléistocène inférieur et compte deux sous-espèces fossiles, *Rh. s. sivasondaicus* Dubois d'Indonésie et *Rh. s. guthi* Guérin d'Indochine; c'est une espèce de la forêt tropicale de plaine et de montagne, affectionnant aussi la forêt marécageuse. *Rh. unicornis* est à l'occasion un tondeur d'herbe; il est apparu au Pléistocène moyen avec *Rh. u. kendengendicus* Dubois en Indonésie (GROVES & GUÉRIN, 1980).

10. Punjabitheriinae nov.

Cette sous-famille ne comprend que le genre *Punjabitherium* Khan, dont la position systématique était très discutée jusqu'à ce que C.P. GROVES (1983) mette en évidence ses affinités et particularités. Proche des Rhino-

cérotinés et descendant probable d'une forme voisine de *Gaindatherium*, *Punjabitherium* se caractérise par un crâne à face occipitale inclinée en arrière, un pseudo-méat auditif fermé, des nasaux sans cloison ossifiée, la présence de deux cornes; la denture est particulière avec deux incisives supérieures et des jugales subhypsodontes, évoluées, dont la morphologie rappelle *Coelodonta*; les pré-molaires dotées d'une médifossette fermée sont très molarisées. La définition de la sous-famille est celle du genre. Une seule espèce est connue, *P. platyrhinum* Falconer & Cautley du Pliocène des Siwaliks (KHAN, 1971; GROVES, 1983).

11. Dicerotinae Ringström

Définition: crâne à massif facial raccourci, lacrymal séparé du nasal, nasaux courts et épais; deux cornes; la face occipitale tend à s'incliner vers l'arrière; symphyse mandibulaire courte. Denture antérieure disparue; dans l'une des lignées, acquisition de l'hypsodontie. Les os des membres présentent souvent une morphologie particulière (épiphyses proximales de l'humérus et du tibia, par exemple).

Paradiceros Hooijer est le plus ancien genre connu: l'occiput est vertical, la symphyse mandibulaire est courte; il n'y a pas de denture antérieure chez l'adulte; les jugales sont brachyodontes; les membres sont relativement courts. Une seule espèce: *P. mukirii* Hooijer définie à Fort Ternan (Kénya) et reconnue ensuite à Béni-Mellal (Maroc), deux gisements de l'extrême fin du Miocène moyen (HOOIJER, 1968; GUÉRIN, 1980 a).

Au Miocène supérieur trois espèces périméditerranéennes peuvent être regroupées dans le genre *Pliodiceros* Kretzoi, caractérisé par sa grande taille, ses membres lourds et ses jugales tendant vers la subhypsodontie: *P. pachygnathus* Wagner, Gaudry de Grèce et d'Espagne, *P. neumayri* Osborn de Turquie et d'Iran (et peut-être de Libye), *P. douariensis* Guérin de Tunisie et d'Italie.

Le genre actuel *Diceros* Gray se caractérise par son occiput légèrement incliné vers l'arrière, ses orbites basses et ses jugales brachyodontes munies d'une mince couche de ciment. Apparu au Pliocène sous une forme qui ne paraît pas spécifiquement distincte de *D. bicornis*, il constitue actuellement un clade comprenant 7 sous-espèces dont la nominale, la plus grande, a été tout récemment

exterminée. *D. bicornis* habite les régions buissonneuses. Ses effectifs ont énormément décliné au cours des dernières années à la suite d'un braconnage généralisé (GROVES, 1967; GUÉRIN, 1987 b).

L'autre Dicérotiné actuel est *Ceratotherium simum*, le rhinocéros " blanc". Le genre est défini par son arrière-crâne allongé dont la crête occipitale élargie surplombe nettement vers l'arrière les condyles occipitaux, et par sa denture franchement hypsodonte. Le genre *Ceratotherium* Gray est apparu au Pliocène en Afrique orientale et australe avec *C. praecox* Hooijer & Patterson qui est moins hypsodonte que l'espèce actuelle et possède des membres plus élancés. Deux espèces en sont issues, *C. mauritanicum* Pomel connu pendant tout le Pléistocène du Maghreb, qui conserve les proportions de son ancêtre, et *C. germanoaffricanum* Hilzheimer du Pléistocène moyen d'Afrique orientale, de très grande taille mais dont les proportions sont proches de celles de la forme actuelle, qui lui succède au Pléistocène supérieur. Le rhinocéros blanc est un tondeur de graminées qui vit dans la savanne très ouverte; il compte deux sous-espèces qu'un braconnage intensif a amenées au bord de l'extinction (GROVES, 1972; HOOIJER & PATTERSON, 1972; HOOIJER, 1972; HARRIS, 1983; GUÉRIN, 1987 a et b).

Conclusion

Les progrès récents des recherches paléontologiques sur la famille des Rhinocerotidés ont été considérablement accrus par une série d'analyses cladistiques qui présentent l'énorme avantage de remettre en cause la nature primitive ou évoluée des caractères anatomiques, les polarités dans l'évolution de ces caractères, et les relations phylétiques. Les résultats sont souvent contradictoires car il est très difficile de hiérarchiser les caractères, et parce que la famille est nombreuse et que les parallélismes évolutifs et les convergences sont très fréquents; ils sont toutefois très importants. Leur application à la systématique linnéenne permet de reconnaître onze principaux phylums ayant valeur de sous-familles; les convergences adaptatives les plus fréquentes, apparues parfois à plusieurs reprises chez plusieurs d'entre elles, concernent surtout l'évolution des proportions corporelles d'un type originel coureur vers un type graviportal ou vers un type hippopotamoïde, le raccourcissement du crâne, l'apparition de cornes et le renforcement de leur assise, la simplification et même la disparition de la denture antérieure, l'acquisition de jugales hypsodontes souvent corrélée avec un abaissement du port de la tête. La famille des Rhinocerotidés se révèle une des plus riches familles parmi les grands mammifères, dont l'étude s'avère particulièrement féconde pour la compréhension des mécanismes de l'évolution.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGUIRRE E. & GUERIN C., 1974: Première découverte d'un Iranotheriinae (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) en Afrique: *Kenyatherium bishopi* nov. gen. nov. sp. de la formation vallésienne (Miocène supérieur) de Nakali (Kenya). *Estudios Geologicos*, Madrid, XXX, p. 229-233, 4 fig.
- ANTUNES M.T., VIRET J. & ZBYSZEWSKI, G., 1972: Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne. X - une conférence de J. Viret sur l'*Hispanotherium* (Rhinocerotidae). Quelques données complémentaires: autochtonie et endémisme. *Bol. Mus. Lab. Miner. Geol. Fac. Ciências*, Lisboa, 13, 1, p. 5-23, 5 fig., 11 pl.
- ANTUNES M.T. & GINSBURG L., 1983: Les Rhinocerotidés du Miocène de Lisbonne - Systématique, écologie, paléobiogéographie, valeur stratigraphique. *Ciências da Terra (UNL)*, Lisboa, no 7, p. 17-98, 31 fig., 16 pl.
- ARAMBOURG C., 1968: Les vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Arch. Mus. nat. hist. nat.*, Paris, 7ème sér., X, 126 p., 67 fig., XXIV pl.
- BONIS L. de, 1973: Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais: rongeurs, carnivores, périssodactyles. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, NS, C, XXVIII, 192 p., 50 fig., 14 pl.

- BRUNET M., 1979: Les grands mammifères chefs de file de l'immigration oligocène et le problème de la limite Eocène - Oligocène en Europe. Fondation Singer - Polignac édit., Paris, 281 p., 88 tabl., 19 fig., 16 diagr., XXVIII pl.
- EISENMANN V. & GUERIN C., 1984: Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. Géobios, Lyon, mém. sp. 8, p. 69 - 74, 5 fig.
- FORTELIUS M., 1985: Ungulate cheek-teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. Acta Zool. Fennica, Helsinki, 180, p. 1-76.
- GINSBURG L. & GUERIN C., 1979: Sur l'origine et l'extension stratigraphique du petit Rhinocérotyde miocène *Aceratherium (Alicornops) simorreense* (Lartet 1851), nov. subgen. C.R. somm. Soc. géol. Fr., Paris, fasc. 3, p. 114-116, 1 fig.
- GINSBURG L. & BULOT C., 1984: Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian à La Romieu (Gers). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ème sér., 6, sect. C, no 4, p. 353-377, VI pl.
- GINSBURG L., MAUBERT F. & TELLES-ANTUNES M., 1987: Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaindatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de France. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ème sér., 9, sect. C, no 3, p. 303-311, 6 fig., 1 pl.
- GROVES C.P., 1967: Geographic Variation in the Black Rhinoceros *Diceros bicornis* (L., 1758). Z. f. Säugetierk., Hamburg, 32, 5, p. 267-276, 2 fig., 2 tabl.
- GROVES C.P., 1972: *Ceratotherium simum*. Mammalian Species, New York, no 8, p. 1-6, 5 fig.
- GROVES C.P., 1975: Taxonomic notes on the White Rhinoceros *Ceratotherium simum* (Burchell, 1817). Säugetierk. Mitt., München, 23, 3, p. 200-212, 2 fig., 3 tabl.
- GROVES C.P., 1983: Phylogeny of the living species of Rhinoceros. Z. f. zool. Systematik Evolutionsforschung, Hamburg, 21, 4, p. 293-313, 11 fig., 1 tabl.
- GROVES C.P. & GUERIN C., 1980: Le *Rhinoceros sondaicus annamiticus* (Mammalia, Perissodactyla) d'Indochine: distinction taxinomique et anatomique, relations phylétiques. Géobios, Lyon, 13, 2, p. 199-208, 4 fig., 2 tabl.
- GUERIN C., 1980a: A propos des rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla), néogènes et quaternaires d'Afrique: essai de synthèse sur les espèces et sur les gisements. Proc. 8th Pan-af. Congress Prehist. Quat. stud., Nairobi 1977, Tillmiap edit., Nairobi, p. 58-63.
- GUERIN C., 1980b: Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. Docum. Lab. Géol. Lyon, no 79, 3 fasc., 1185 p., 115 fig., 161 tabl., 21 pl.
- GUERIN C., 1982: Les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale comparés aux espèces actuelles: tendances évolutives et relations phylogénétiques. Géobios, Lyon, 15, 4, p. 599-605, 2 fig.
- GUERIN C., 1987a: A brief palaeontological history and comparative anatomical study of the recent rhinos of Africa. Proc. African Rhino Workshop, Cincinnati Octobre 1986, Pachyderm, Harare, no 9, p. 5.
- GUERIN C., 1987b: - Chalicotheriidae, p. 315-320, 2 fig.; Rhinocerotidae, p. 320-348, 2 pl., tabl. 3-29; Animal prints and trails: Chalicotheriidae, p. 469-471, 1 fig., 1 pl. In M.D. Leakey & J.M. Harris "Laetoli, a Pliocene site in Northern Tanzania", Clarendon Press edit., Oxford.
- HAMILTON W.R., 1973: North African Lower Miocene Rhinoceroses. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 24, 6, p. 351-395, 1 fig., 20 tabl., 8 pl.

- HARRIS J.M., 1983: Family Rhinocerotidae. In J.M. Harris "Koobi Fora Research Project", vol. 2, The fossil Ungulates: Proboscidea, Perissodactyla and Suidae, Clarendon Press edit., Oxford, p. 130-155, 7 pl., 13 tabl.
- HEISSIG K., 1969: Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. Bayer. Akad. Wissensch. Abh., München, NF 138, 133 p., 24 fig., 34 tabl. 5 pl.
- HEISSIG K., 1972a: Die obermiozäne Fossil - Lagerstätte Sandelzhausen. 5 - Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie. Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., München, 12, p. 57-81, 2 fig., 2 tabl., 3 pl.
- HEISSIG K., 1972b: Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5 - Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik - Schichten. Bayer. Akad. Wissensch. Abh., München, NF 152, 112 p., 3 fig., 41 tabl., 25 pl.
- HEISSIG K., 1973: Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). Säugetierk. Mitt., München, 21, 1, p. 25-30.
- HEISSIG K., 1974: Neue Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mammalia) aus dem Obermiozän Anatóliens. Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., München, 14, p. 21-35, pl. 2.
- HEISSIG K., 1976: Rhinocerotidae (Mammalia) aus der *Anchitherium* - Fauna Anatóliens. Geol. Jb., Hannover, Bd 19, p. 3-121, 40 fig., 24 tabl., 5 pl.
- HEISSIG K., 1981: Probleme bei der cladistischen Analyse einer Gruppe mit wenigen eindeutigen Apomorphien: Rhinocerotidae. Paläont. Z., Stuttgart, 55, 1, p.117-123, 3 fig.
- HOOIJER D.A., 1966: Miocene rhinoceroses of East Africa. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 13, 2, p. 119-190, 51 tabl., 15 pl.
- HOOIJER D.A., 1968: A rhinoceros from the late Miocene of Fort Ternan, Kenya. Zool. Med., Leiden, vol. 43, no 6, p. 77-92, 13 tabl., 3 pl.
- HOOIJER D.A., 1969: Pleistocene East African rhinoceroses, p. 71-98, 28 tabl., 6 pl., in L.S.B. Leakey & R.J.G. Savage (eds.), Fossil Vertebrates of Africa, vol. I, Academic Press edit., London.
- HOOIJER D.A., 1971: A new rhinoceros from the late Miocene of Loperot, Turkana District, Kenya. Bull. Mus. compar. Zool., Cambridge (Mass.), vol. 142, no 3, p. 339-392, 1 fig., 36 tabl., 11 pl.
- HOOIJER D.A., 1972: A late Pliocene rhinoceros from Langebaanweg, Cape province. Ann. S. Afr. Mus., Cape Town, vol. 59, part. 9, p. 151-191, 14 pl., 51 tabl.
- HOOIJER D.A. & PATTERSON B., 1972: Rhinoceroses from the Pliocene of Northwestern Kenya. Bull. Mus. compar. Zool., Cambridge (Mass.), vol. 144, no 1, p. 1-26, 11 fig., 9 tabl.
- HUGUENEY M. & GUERIN C., 1981: La faune de mammifères de l'Oligocène moyen de Saint-Menoux (Allier). 2ème partie: Marsupiaux, Chiroptères, Insectivores, Carnivores, Périssodactyles, Artiodactyles. Rev. Sci. Bourbonnais, Moulins, p. 52-71, 15 fig.
- HÜNERMANN K.A., 1982: Rekonstruktion des *Aceratherium* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg/ Hegau (Baden - Württemberg, BRD). Z. geol. Wiss., Berlin, 10, 7, p. 929-942, 11 fig.
- KHAN E., 1971: *Punjabitherium* gen. nov. An extinct Rhinocerotid of the Siwaliks, Punjab, India. Proc. Indian natn. Sci. Acad., vol. 37, A, no 2, p. 105-109, 1 tabl., pl. VI.
- KRETZOI M., 1942a: Präokkupierte und durch ältere zu ersetzende Säugetiernamen. Földtani

Közlöny, Budapest, vol. LXXII, fasc. 4-12, p. 345-349.

KRETZOI M., 1942b: Bemerkungen zum System der Nachmiozänen Nashorn-Gattungen. Földtani Közlöny, Budapest, vol. LXXII, fasc. 4-12, p. 309-318, 1 fig.

MICHEL P., 1983: Contribution à l'étude des Rhinocerotidés oligocènes: (La Milloque; Thezels; Puy de Vaux). Thèse 3ème cycle Univ. Poitiers, no 926, 209 p., 25 fig., 46 tabl., XIV pl.

PROTHERO D.R., GUERIN C. & MANNING E., 1989: The History of the Rhinoceroidea. 15 p., 3 fig., 1 tabl., in Prothero & Schoch (eds.), The Perissodactyl Symposium (IV Theriological Congress of Edmonton, Alberta, 1985), Oxford University Press.

PROTHERO D.R., MANNING E. & HANSON C.B., 1986: The Phylogeny of the Rhinoceroidea (Mammalia, Perissodactyla). Zool. Journ. Linn. Soc., London, 87, p. 341-366, 11 fig.

PROTHERO D.R. & MANNING E. M., 1987: Miocene rhinoceroses from the Texas Gulf Coastal Plain. Journ. Paleont., vol. 61, no 2, p. 388-423, 16 fig., 9 tabl.

RADINSKY L.B., 1966: The Families of the Rhinoceroidea (Mammalia, Perissodactyla). Journ. Mammal., vol. 47, no 4, p. 631-639, 3 fig.

SANTAFE J.V., 1978: Rinocerotidos fosiles de Espana. Thèse Fac. Sci. Géol. Univ. Barcelona, 501 p., 35 fig., nbx tabl., 24 pl.

SANTAFE J.V., CASANOVAS M.L. & BELINCHON M., 1987: Una nueva especie de Dicerorhinus, *D. montesi* (Rhinoceroidea, Perissodactyla) del yacimiento de Bunol (Orleanense medio) (Valencia, Espana). Paleont. Evol., Barcelona, vol. 21, p. 271-293.

VIRET J., 1958: Perissodactyla, p. 368-475, fig. 1-112, in J. Piveteau (Ed.), Traité de Paléontologie, VI, 2, Masson édit., Paris.

YAN DEFA & HEISSIG K., 1986: Revision and Autopodial Morphology of the Chinese-European Rhinocerotid Genus *Plesiaceratherium* Young 1937. Zitteliana, München, vol.14, p. 81-109, 25 fig., 23 tabl.

adres auteur:

dr. C. Guérin

Centre de paléontologie stratigraphique et paléoécologie associé au CNRS (URA 11), Centre des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard - Lyon I, 27-43 Boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cédex, France.