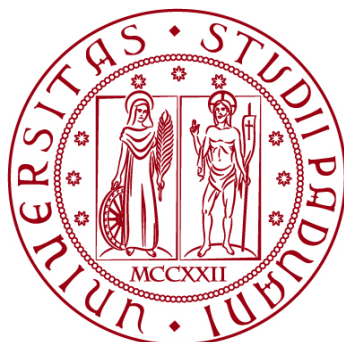


**UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA**

**DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA**

Corso di Laurea in Biologia



**ELABORATO DI LAUREA**

**Colossi terrestri dell'Oligocene: i rinoceronti  
giganti del genere *Paraceratherium***

**Tutor:** Prof.ssa Francesca Cima

Dipartimento di Biologia

**Laureando:** Matteo Codato

**ANNO ACCADEMICO 2022/2023**



## INDICE

1. INTRODUZIONE.....	2
2. EPOCA.....	3
2.1 Flora e Fauna.....	5
2.2 Clima.....	6
3. AMBIENTE.....	6
4. SCOPERTE PALEONTOLOGICHE.....	8
5. TASSONOMIA E STORIA EVOLUTIVA.....	11
5.1 Tassonomia.....	11
5.2 Storia evolutiva.....	12
5.2.1 Il genere <i>Paraceratherium</i> .....	14
5.2.2 Migrazioni nel continente asiatico.....	16
6. MORFOLOGIA.....	16
6.1 Scheletro.....	18
6.1.1 Cranio.....	18
6.1.2 Denti.....	20
6.1.3 Vertebre.....	21
6.1.4 Arti.....	22
7. ESTINZIONE.....	23
8. CONCLUSIONI.....	25
9. BIBLIOGRAFIA.....	26

## 1. INTRODUZIONE

Nel 1910 il paleontologo inglese Clive Forster-Cooper rinvenne in Pakistan i resti di un grande mammifero perissodattilo allora sconosciuto e, dopo una serie di accertamenti e valutazioni sulla base di essi, istituì il nuovo genere *Paraceratherium*: ebbe così inizio la lunga e travagliata storia di questi giganteschi rinoceronti estinti. I primi ritrovamenti risalgono pertanto agli inizi del XX secolo quando diverse spedizioni paleontologiche partirono da tutto il mondo per la Turchia ed il Pakistan per studiare i resti fossiliferi del Paleogene all'epoca ancora poco conosciuti. I principali ritrovamenti di questo genere sono denti, mascelle, crani e, più raramente, componenti di arti o della colonna vertebrale (Forster-Cooper, 1923; Granger e Gregory, 1935; Sözeri *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2021).

Il termine che dà il nome a questo genere di rinoceronti giganti trova le sue radici nella lingua greca: “para” sta per vicino nel senso di simile, similare; “*Aceratherium*” invece è il nome di un altro animale sempre affine ai rinoceronti con la peculiare assenza di corna come caratteristica distintiva. *Aceratherium* significa “bestia senza corna”. Anch'essi infatti erano privi di queste protuberanze cheratiniche. Tra i vari mammiferi terrestri mai esistiti, questi detengono il primato per le dimensioni maggiori, arrivando a un'altezza di circa il doppio di un elefante moderno. Allo stadio adulto superavano i 5 metri di altezza al garrese e presentavano caratteristiche tipiche dei rinocerontidi; non mancavano tuttavia di peculiarità che li rendevano animali unici nel loro genere.

La loro storia e il loro studio sono tutt'oggi fonti di accesi dibattiti in quanto, come accade nella maggior parte dei casi in paleontologia, il “record” fossile è scarso e non è sufficiente a determinarne con abbastanza certezza l'origine; la loro classificazione è stata da sempre fonte di polemiche e discussioni tra i vari studiosi: alcune specie sono state revisionate e hanno cambiato nome, altre si è scoperto successivamente fossero un'unica specie anche se originariamente erano classificate come appartenenti a generi differenti (*Baluchitherium*, *Indricotherium* e *Paraceratherium*). I rapporti filogenetici con altri animali a loro affini sono di difficile constatazione e le sempre nuove scoperte stanno continuando ad aggiungere ulteriori preziose informazioni riguardo a questi imponenti animali.

A livello cronologico questi animali spaziano tra il tardo Eocene (23 Ma), con le loro primissime forme, e il tardo Oligocene (34 Ma) quando, per motivi ancora incerti, intrapresero la strada che li avrebbe portati all'estinzione (Prothero, 2013) (**figura 1**). I reperti fossili, oltre a rappresentare un'importantissima fonte di informazioni biologiche ed evolutive, sono anche fonte di gioia per i paleontologi e i geologi che, grazie a diversi rinvenimenti, hanno potuto determinare svariati eventi paleoambientali avvenuti nel corso del tardo Paleogene (Chen *et al.* 2021).

## 2. EPOCA

Il periodo storico che ospita al suo interno l'intera storia evolutiva dei rinoceronti giganti del genere *Paraceratherium* è l'Oligocene: a cavallo tra Eocene e Miocene, rappresenta l'epoca terminale del Paleogene che corrisponde al primo periodo dell'era Cenozoica (**figura 1**).



**Figura 1:** In alto schema riassuntivo dell'era Cenozoica; in basso schema riassuntivo del Paleogene (Gradstein *et al.*, 2020)

L'etimologia del termine rivela un aspetto fondamentale e caratteristico di quest'epoca: dal greco *ολίγος*, "oligos" che significa poco e *καινός*, "kainos" ossia nuovo, recente. Il termine, dunque, mette in evidenza come in quest'epoca avvenga lo sviluppo di poche specie di nuovi mammiferi in contrapposizione alla forte radiazione evolutiva avvenuta nell'Eocene.

Dal punto di vista stratigrafico, l'Oligocene è stato datato tramite la combinazione di due tecniche principali:

- 1) "Marker" biostratigrafici. Si utilizzano dati derivanti dal "record" fossile per andare a studiare la presenza/assenza di uno o più taxa in una particolare porzione di roccia al fine di suddividere la sezione rocciosa in più pacchi di strati dalle caratteristiche di deposizione diverse che corrisponderanno, su larga scala, a differenti periodi della storia della Terra.

- 2) Magnetostratigrafia. Lo studio del cambiamento del campo magnetico terrestre ha permesso di andare ad aumentare la risoluzione della scala geologica del tempo (Gradstein *et al.*, 2020) andando a integrare le informazioni derivanti da questa analisi con quelle biostratigrafiche.

Ad oggi il limite inferiore dell'Oligocene viene fissato, secondo l'International Commission on Stratigraphy (2014), a 33,9 Ma con un intervallo di incertezza dalla semiampiezza di 0,1 Ma tramite magnetostratigrafia e utilizzo di "marker" biostratigrafici tra cui nanofossili calcarei e due generi di foraminiferi planctonici (*Hantkenina* e *Cribrohantkenina*). La scomparsa di questi taxa identifica l'inizio dell'epoca di vita dei giganteschi rinoceronti estinti. Il limite superiore, corrispondente alla fine dell'epoca, è posto a 23,03 Ma (stesso errore 0,1 Ma). A livello biostratigrafico gli eventi cardine che hanno permesso questa datazione sono stati la scomparsa di un gruppo di nannoplancton (*Reticulofenestra bisecta*) e la comparsa di un nuovo ordine di foraminiferi (*Paragloborotalia kugleri*) (Premoli Silva e Jenkins, 1993).

Durante quest'epoca la storia della terra raggiunge un punto cruciale: il continente antartico si separa dal continente africano e migra verso la posizione attuale, questo spostamento dà il via alla formazione della calotta polare con conseguenze climatiche a livello globale (v. paragrafo 2.2) e una più vasta circolazione oceanica. Anche le altre terre emerse iniziano il loro spostamento verso le posizioni che detengono tuttora. La formazione della calotta polare provoca un evento di regressione marina senza precedenti: nell'Oligocene si registra il più cospicuo abbassamento del livello del mare a livello globale (Haines e Tim, 1999). Questo evento imponente ha portato alla formazione dei cosiddetti ponti continentali: lembi di terra che mettono in collegamento continenti precedentemente separati dai mari. Ciò fungerà da trampolino di lancio per le grandi migrazioni delle flore e delle faune dell'epoca e per molti gruppi sarà anche un punto chiave della loro storia evolutiva (ad esempio la storia evolutiva del cavallo tra nord America ed Europa). Prosegue il ciclo orogenetico alpino, iniziato nel tardo Mesozoico, andando ad innalzare le catene montuose più recenti: le Alpi, le Ande, l'Atlante e l'Himalaya. Nel capitolo 4 si andranno ad analizzare le scoperte paleontologiche relative a *Paraceratherium* che, come si vedrà, risultano essere molto importanti anche a livello geologico: la scoperta di

*Paraceratherium lixiaense* (Chen *et al.*, 2021) ha permesso di studiare in modo molto approfondito anche la formazione dell'Altopiano del Tibet con diverse implicazioni evolutive relative al genere.

## 2.1 Flora e Fauna

La flora è dominata dalle angiosperme che, comparse nel tardo Mesozoico, continuano la loro colonizzazione del mondo; le foreste tropicali umide vengono sostituite da boschi con climi più temperati, la desertificazione aumenta e appare per la prima volta nelle piante succulente la fotosintesi CAM (piante C4) (Osborne e Beerling, 2005). In quest'epoca aumentano le praterie, le grandi distese di piante erbacee che portano alla formazione di ambienti aperti che prendono nomi diversi a seconda della latitudine, come le steppe, le praterie e le primissime savane le quali saranno punto chiave dell'evoluzione del genere *Homo* durante il Quaternario in Africa.

La fauna del tardo Paleogene è dominata dai mammiferi che hanno radiato a partire dall'estinzione dei dinosauri (più nello specifico dopo l'estinzione dei grandi uccelli corridori-predatori Gastornitidi come *Gastornis*).

In Africa compaiono i mastodontoidei, antenati degli elefanti attuali; i creodonti coesistono con i primi veri carnivori come canidi, mustelidi e felidi, spopolano i piccoli roditori, tra i primati compaiono le prime scimmie platirrine e catarrine. Per quanto riguarda gli ungulati perissodattili, che comprendono equidi, tapiridi e rinocerotidi, l'evoluzione del cavallo continua in Nord America con il genere *Mesohippus*, zona in cui prosegue l'evoluzione dei titanoteri e compare anche il rinoceronte corridore *Hyracodon* (**figura 2**).



**Figura 2:** *Hyracodon* (da Benes 1979, modificato)

In quest'epoca di cambiamenti, i rettili come lucertole e serpenti trovano il modo di diversificarsi e adattarsi. I grandi uccelli corridori Gastornitidi, essendo troppo specializzati non riuscirono a sopportare le novità ambientali della nuova epoca. In sud America, grazie all'isolamento, compare un altro gruppo di grandi uccelli predatori: i Forusracidi. In ambiente marino la fauna di mammiferi marini non era troppo diversa rispetto all'attuale data la comparsa dei Neoceti Odontoceti come *Squalodon* e dei primi Mysticeti, mentre iniziavano ad essere meno presenti i più primitivi Archeoceti.

## 2.2 Clima

Nonostante la tendenza generale verso un raffreddamento del globo, nell'Oligocene la temperatura era significativamente e stabilmente più elevata rispetto all'attuale. La temperatura media annua (MAT) in Europa era compresa tra i 15 °C e i 20 °C mentre le temperature minime dei mesi freddi (mCMT) erano stabili attorno ai 5 °C (Sözeri *et al.*, 2011).

Come precedentemente descritto, si forma la calotta glaciale artica con conseguenze significative sul clima: il raffreddamento globale dovuto all'isolamento dell'Antartide durò circa sette milioni di anni a partire da 32,5 Ma e si interruppe solo grazie all'imponente attività vulcanica di La Garita (Colorado, USA).

A cavallo tra Eocene e Oligocene la separazione tra sud America e circolo del polo sud permise l'apertura del canale di Drake, in questo modo si generò la circolazione oceanica completa attorno all'Antartide. Grazie a questo avvenimento la corrente circumpolare antartica (corrente globale) era in grado di miscelarsi con le correnti tropicali più calde, questo provocò un generale raffreddamento della zona andando a decretare la fine del continente antartico come habitat boschivo con prevalenza di conifere. In questo periodo iniziarono a depositarsi gli strati di ghiaccio perenni che ancora oggi persistono nel continente dell'estremo Sud.

## **3. AMBIENTE**

Attualmente si ritiene che il genere *Paraceratherium* fosse esteso alla maggior parte dell'Asia, con particolare presenza nell'attuale Cina e nell'altopiano del



Tibet, ma anche Mongolia, Kazakistan e Pakistan (Forster-Cooper, 1923; Sözeri *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2021). Il genere si è spinto anche largamente nell'entroterra della penisola anatolica, luogo nel quale sono stati trovati i principali resti grazie a diverse spedizioni avvenute nei primi anni del XX secolo ad opera di centri di ricerca statunitensi, inglesi e russi (Manias, 2015).

Come si vedrà nel capitolo 6 relativo alla morfologia, gli animali del genere *Paraceratherium* sono i più grandi mammiferi terrestri che abbiano mai solcato le terre emerse, rivaleggiati solamente dai mammoth (*Mammuthus trogontherii*). La loro stazza ovviamente era associata a un ambiente tipicamente aperto e molto ampio; è quasi certo che non vivessero all'interno di zone boschive dalla vegetazione fitta e alta perché non avrebbero avuto una particolare destrezza nei movimenti. Il genere prediligeva invece ambienti aperti ed ampi che, a livello di clima e vegetazione, potevano avere differenti caratteristiche. In Cina, ad esempio, i resti sono stati ritrovati nella formazione di Hsanda Gol in Mongolia (Granger e Gregory, 1935) che rappresenta un bacino arido. Questa tipologia di ambiente si presume ospitasse alberi a basso fusto e limitata copertura arbustiva. Le zone della Cina che offrivano l'habitat ai Paracerateri erano dunque delle distese aride ricche di dune di sabbia in cui la vegetazione si sviluppava particolarmente attorno ai laghi presenti in quantità. La vegetazione era composta da olmi, betulle, querce e altri alberi dalle foglie caduche. In Kazakistan erano presenti anche alberi di noce mentre nel Dera Bugti, la regione del Pakistan che dà il nome a *Paraceratherium bugtiense* (Forster-Cooper, 1923), erano presenti foreste secche sia subtropicali che temperate. La principale area di studio rimane comunque la Turchia che presenta una notevole storia sedimentaria del Cenozoico (**figura 3**).



**Figura 3:** Mappa geografica dell'areale di dispersione del genere *Paraceratherium* (Chen *et al.*, 2021)

#### 4. SCOPERTE PALEONTOLOGICHE

La primissima scoperta di resti fossili di *Paraceratherium* si deve al paleontologo inglese, nonché defunto direttore del Cambridge University Museum of Zoology e del Natural History Museum di Londra, Clive Forster-Cooper. Egli si recò, nel 1910, nel deposito fossilifero di Bugti nella regione pakistana del Baluchistan. In questa prima spedizione il paleontologo rinvenne dei resti di mandibola inferiore; questo reperto mostrava una caratteristica nuova rispetto alle mandibole di altri tipi di rinoceronte: i denti frontali, infatti, non erano rivolti verso l'alto bensì verso il basso. Questa caratteristica peculiare fu utilizzata da Forster-Cooper per istituire il nuovo genere battezzato *Paraceratherium* con la specie *Paraceratherium bugtiense*. Nella stessa spedizione il paleontologo inglese riportò alla luce anche delle ossa di arti posteriori di un rinoceronte gigante che però, analisi successive rivelarono non appartenessero alla stessa specie a cui appartenevano i resti di mandibola. I resti dell'arto vennero attribuiti ad una nuova specie: *Baluchitherium osborni*, in onore di Henry Fairfield Osborn, maestro di Forster-Cooper. Solamente due anni prima, nel 1908, il ricercatore Pilgrim aveva rinvenuto, nelle stesse località, dei resti di mandibola di un mammifero gigante (Pilgrim 1908). Egli tuttavia, a causa della forte deformazione dei resti trovati, decise di attribuirli al genere di rinoceronti estinti *Aceratherium*; istituì quindi la specie *Aceratherium bugtiense*. Sarà proprio Forster-Cooper, con la spedizione del 1910, a rivalutare questa classificazione con, appunto, l'istituzione del genere *Paraceratherium* riclassificando la specie scoperta da Pilgrim come *Paraceratherium bugtiense*.

Negli anni successivi furono organizzate altre spedizioni presso il sito di Chur-Lando, nelle colline del Bugti in Baluchistan. Nella prima spedizione questo luogo era stato indagato poco; con grande fortuna furono rinvenuti diversi crani, di cui uno completo, e anche un bacino intero che però è andato distrutto durante il trasporto verso Jacobabad. Il sito di Chur-Lando, oltre a fornire ottime informazioni sul genere *Paraceratherium*, ha permesso anche di analizzare la fauna locale. Nel deposito, infatti, sono stati ritrovati resti di altri animali cenozoici tra cui, da sottolineare, altri generi di rinoceronti e ippopotami (Forster-Cooper, 1923). Per tutto il corso della prima metà del XX Secolo i paleontologi si occuparono di cercare resti di *Paraceratherium* con il fine di determinarne l'areale di vita (v. capitolo 3): diversi reperti fossili sono stati trovati nell'est Europa,

Anatolia, Caucaso ma soprattutto in Asia, in particolare in Cina, nel Kazakistan, Pakistan e Mongolia (Forster-Cooper, 1923; Sözeri *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2021).

Un'altra scoperta che vale la pena citare è quella esposta da Lucas ed Emry nel 1996. Fino ad allora, i resti di *Paraceratherium* rinvenuti in Kazakistan appartenevano alla formazione d'Aral, uno strato del tardo Oligocene/primo Miocene (Russel e Zhai, 1987; Akhmetiev e Sychevskaya, 1994) situato nei pressi dell'ormai prosciugato lago d'Aral. Lucas ed Emry riportano alla luce ben 50 reperti appartenuti a *Paraceratherium* sp., ritrovati in strati rocciosi al di sotto della già nota formazione d'Aral, in particolare nella formazione di Chilikta. Questa scoperta ha un importante valore paleoevolutivo in quanto, in precedenza, dal Kazakistan provenivano solamente resti del tardo Oligocene, facendo presupporre agli studiosi una provenienza degli animali dalla regione cinese (in cui i resti risalivano anche al primo Oligocene) per dare una spiegazione all'assenza di reperti di Paracerateri nell'Oligocene inferiore del Kazakistan. Questo ritrovamento, di ben 50 porzioni di denti, ha permesso di scartare quest'ipotesi a favore di una convivenza del genere in contemporanea sia in Cina che in Kazakistan (Lucas ed Emry, 1996).

Una spedizione molto più recente nella penisola anatolica, in particolare nel bacino di Kağizman-Tuzluca (**figura 4A**), ha riportato alla luce diversi resti di vertebrati tra cui piccoli mammiferi, un dente di cocodrillo e dei resti di arti di *Paraceratherium* (Sözeri *et al.*, 2011). Il bacino di Kağizman-Tuzluca occupa un'area di 40 km di lunghezza e dai 10 ai 15 km di larghezza e si estende fino all'Armenia, dove prende il nome di bacino di Araxes (Hoktemberian). Questa spedizione ha visto come protagonisti un gruppo di esperti geologi e biologi con a capo il direttore generale della ricerca mineraria e dell'esplorazione della Turchia, Koray Sözeri. Il gruppo di ricerca si concentrò nella raccolta e nello studio di resti fossili di vertebrati e di elementi ambientali come piante, pollini, spore e funghi.

A livello stratigrafico il bacino di Kağizman-Tuzluca è diviso nei seguenti cinque strati sedimentari (**figura 5**):

- 1) Formazione Kaan. Un deposito marino che rappresenta lo strato più profondo della porzione cenozoica del bacino. Questo strato è composto in maggior parte da foraminiferi (calcarei sabbiosi), ricco in nummuliti

(foraminiferi estinti) tra cui spicca la specie *Nummulites fichteli*. Lo strato risale al primo Oligocene.

- 2) Formazione Güngörmez. Strato situato appena sopra la formazione marina di Kaan, mostra un complesso carattere deposizionale rappresentato da disposizioni verticali e orizzontali di depositi fluviali e deltizi. È proprio in questa formazione che il gruppo di Sözeri ha riportato alla luce resti di *Paraceratherium* ma non solo: nello stesso strato sono stati rinvenuti fossili di spore (*Magnastriatites howardi*), pollini (*Pityosporites*) e funghi (*Anatolinites dongyingensis*) (**figura 4B**).
- 3) Formazione Turabi. Depositata sopra la formazione di Güngörmez, questo strato roccioso rappresenta un tipico ambiente palustre. Qui, oltre a numerosi resti di pesci e un dente di coccodrillo (*Diplocynodon* sp.), sono stati ritrovati numerosi reperti fossili di Carofite (*Nitellopsis* sp.) indicatori di ambienti lacustri poco profondi.
- 4) Formazione Cincevat. Strato dalle rocce di colore rosso, rappresenta quelle che un tempo erano delle pianure alluvionali ricche di caliche (depositi di carbonato di calcio) e con depositi fluviali scarni. I reperti più comuni in questa fascia sono piccoli gasteropodi e mammiferi dalle dimensioni esigue.
- 5) Formazione Tuzluca. È il deposito più superficiale, si trova a livello della vicina città di Tuzluca. Lo strato contiene spesse evaporiti formate da alite (salgemma) e gesso. Questi elementi sono tipici di ambienti lacustri salati poco profondi.



A

**Figura 4:**

(A) Località fossilifera di Kağızman-Tuzluca.

(B) Formazione Güngörmez, sede dei ritrovamenti di *Paraceratherium*.



B

(da Sözeri et al., 2011, modificato)

SYSTEM	EPOCH	STRATIGRAPHIC UNITS		ENVIRONMENT	
		SE	NW		
CENOZOIC	PLEISTOCENE		RECENT ALLUVIUM	Fluvial	
			VOLCANICS	Volcanic	
			CONSOLIDATED ALLUVIUM	Fluvial	
	MIOCENE	LATE		TUZLUCA	Saline Pan
		MIDDLE		CINCEVAT	Fluvial
		EARLY		TURABI	Shallow Lake
	OLIGOCENE	LATE	GÜNGÖRMEZ	KIZILKAYA	Fluvial - Delta
		EARLY		HALIKISLAK	Siliciclastic - Carbonate Shore
				KAAN	
	EOCENE	MIDDLE	UYUZPINAR	UNKNOWN	Carbonate Platform
MESOZOIC	CRETACEOUS	LATE		Basement	

Figura 5: Biostratigrafia del bacino di Kağızman-Tuzluca (Sözeri et al., 2011)

## 5. TASSONOMIA E STORIA EVOLUTIVA

### 5.1 Tassonomia

Prima di esporre la storia evolutiva del genere *Paraceratherium* e le sue caratteristiche è importante fare un chiarimento per quanto riguarda la tassonomia che risulta molto complessa e confusa.

Forster-Cooper, nel 1923 dopo attente analisi, arriva alla conclusione che la specie *Baluchiterium osborni* non fosse altro che una forma giovanile di *Paraceratherium bugtiense*. Nonostante ciò, alcuni autori hanno continuato ad usare il termine “*Baluchiterium*” aumentando la confusione tassonomica che aleggia attorno a questi rinoceronti estinti. Un ulteriore elemento di confusione è dato dal fatto che gli studi su *B. osborni* e sulla specie, *B. grangeri*, vennero svolti in contemporanea anche in Russia dallo studioso Borissiak che conìò un altro

termine per definire questi animali: *Indricotherium*, che significa “la bestia di Indrik” in relazione alla bestia mitologica, padre di tutti i mostri, personaggio popolare del folklore russo. Ad oggi negli articoli più recenti si specifica ancora l’uguaglianza tra *Indricotherium transouralicum* e *B. grangeri* (Fortelius e Kappelman, 1992). Chris Manias, esperto di storia della scienza e della tecnologia, scrisse nel 2015 un testo molto interessante riguardo questa problematica. Tra le varie cose, tratta anche di come, dopo un periodo di “competizione”, le potenze coloniali di Inghilterra, Russia e Stati Uniti si siano date man forte, scambiandosi reperti e inviandosi informazioni, per descrivere al meglio gli scheletri di questi rinoceronti giganti, fonte di grande ammirazione da parte del pubblico dell’epoca.

Ricapitolando, è bene ricordare che i termini *Paraceratherium*, *Baluchitherium* e *Indricotherium* indicano lo stesso genere di animali anche se alcuni autori tendono a considerare *Paraceratherium* e *Indricotherium* come due generi distinti.

## 5.2 Storia evolutiva

La storia evolutiva e la filogenesi dei Paracerateri sono ancora irrisolte, principalmente per mancanza di testimonianze fossili utili in ambito classificatorio. Fino a pochi anni fa questi esseri erano chiamati Indricoteri e si consideravano animali discesi dagli Hyracodontidi. Gli Hyracodontidi facevano parte, insieme agli Aminodontidi, della superfamiglia dei Rinocerotoidei (Prothero, 2022).

Gli Aminodontidi erano caratterizzati da una forma del corpo che ricorda gli ippopotami moderni: tronco allungato e zampe generalmente corte. È probabile che avessero abitudini semiacquatiche. Nella dentatura spiccavano gli incisivi aguzzi adibiti al pascolo e alla difesa dai predatori. Gli Hyracodontidi erano animali dalle dimensioni inizialmente esigue, dalla struttura corporea simile a quella di un pony (Prothero, 2022). A questo gruppo appartengono i più famosi *Epitriplopus*, *Hyracodon* (**figura 2**) e *Triplopides*.

L’albero filogenetico proposto (**figura 6**) è il risultato di uno studio molto recente, guidato dall’esperto di analisi e scienze computazionali Shanqin Chen. Nel 2021 l’autore e il suo gruppo di ricerca hanno rinvenuto, nel Nord-Est della Cina, i resti di una nuova specie: *Paraceratherium lixiaense*. La narrazione seguente si basa

quindi sulla letteratura più recente al riguardo, tralasciando altre informazioni riscontrate in articoli più datati.

Come “outgroup”, viene designato *Hyrachyus eximius*. Gli autori in questo caso propongono una filogenesi in cui gli Aminodontidi non sono più il “sister group” dei Paracerateri; piuttosto sembrano più affini agli Hyracodontidi, da loro derivati (**figura 6, nodo B**). Il clade degli Aminodontidi contiene diversi animali accomunati da 3 sinapomorfie: 1) tacca nasale poco marcata, anteriore al secondo premolare (P2), 2) canini molto sviluppati in grandezza, 3) assenza del primo premolare (P1) inferiore.

Le sinapomorfie che accomunano gli animali riposti nel clade degli Hyracodontidi sono 4, tutte relative alla dentizione: 1) canini inferiori ridotti (equivalgono in dimensioni agli incisivi), 2) ipocono e protocono di P2 non connessi tra di loro, 3) ipocono e protocono di P4 isolati ma in connessione, 4) parte posteriore diritta dell’ectolofa dei molari 1 e 2 (M1-2).

A seguire, a livello del nodo C (**figura 6**), si trova il clade dei Rinocerotidi, nel quale trovano collocazione i rinoceronti attuali e i loro antenati. *Uintaceras radinskyi* non presenta ancora i grandi incisivi tipici del clade per cui è stato posto come “sister group”. Molti autori sostengono che gli Hyracodontidi fossero gli antenati del gruppo dei Paracerateri. Tuttavia questo studio evidenzia come il clade dei Rinocerotidi condivide con il clade dei Paracerateridi ben 4 sinapomorfie significative: 1) assenza del foramen postglenoideo, 2) foramen mandibolare a livello P2-P4, 3) omero robusto, 4) faccetta articolare prossimale del terzo metacarpale (McIII) alta e importante. Queste caratteristiche evidenziano il fatto che le conclusioni a cui erano giunti gli autori in precedenza, ossia che Hyracodontidi e Paracerateridi fossero molto vicini filogeneticamente, fossero errate. I Paracerateridi sembrano infatti più vicini ai Rinocerotidi. Inoltre, in questa classificazione due importanti specie, *Pappaceras confluense* e *Fostercooperia totadentata*, non trovano alcuna congruenza significativa tale da farli inserire in uno dei cladi costituiti (**figura 6, nodo D**).

Infine, nel nodo E inizia la classificazione dei Paracerateridi, associati da 13 sinapomorfie. Ciò che caratterizza principalmente questo clade e lo diversifica dal precedente è: 1) la forma del naso, 2) i premaxillari, 3) i primi incisivi. Il membro più antico del clade sembra essere *Juxia sharamurenensis*, come attestato

dal lavoro di Chen e come proposto da Sözeri e collaboratori nel 2011. Questo mammifero dell'Eocene superiore era alto e snello, dalle forti zampe allungate, superava la grandezza di un cavallo odierno e fu descritto per la prima volta nel 1964 (Chow, 1964).

I più antichi *Juxia* e *Urtinotherium intermedium* rimangono tuttavia significativamente diversi dagli altri Paracerateridi. Essi, infatti, non hanno ancora i denti anteriori completamente ridotti come gli animali che, in figura 6, sono presenti a livello del nodo G (primi due incisivi (I1, I2) e canino assenti). Esclusi *Juxia* e *Urtinotherium*, dunque, i restanti animali si possono dividere in altri due sottogruppi: il primo è rappresentato da *Turpanotherium yagouense* e *Dzungariotherium orgosense* (6 sinapomorfie), il secondo raggruppa il genere *Paraceratherium*, con le sue 6 specie finora scoperte, e *Aralotherium prohorovi* ed è strutturato sulla base di 2 sinapomorfie: 1) dimensioni del dente I1, 2) I1 ingrandito da entrambi i lati.

Nello studio si propone anche un'interpretazione alternativa di quest'ultimo passaggio discusso all'interno del clade dei Paracerateridi. Le differenze morfologiche tra *Paraceratherium*, *Aralotherium*, *Dzungariotherium* e *Turpanotherium* potrebbero essere derivate dalla perdita degli incisivi e di P1 e P2, dovuta all'ulteriore riduzione della regione rostrale. I 4 generi rappresenterebbero quindi tutti dei "sister group" discesi da antenati comuni. Tra questi quattro generi, *Turpanotherium* si identifica come il genere di rinoceronti giganti più piccolo; questa caratteristica non è da vedere come un'inversione della tendenza evolutiva, ma è più probabile che le dimensioni corporee più ristrette di questo genere derivino dal fatto che *Turpanotherium* rappresenta la discendenza di un *lineage* caratterizzato dalle dimensioni più contenute.

### 5.2.1 Il genere *Paraceratherium*

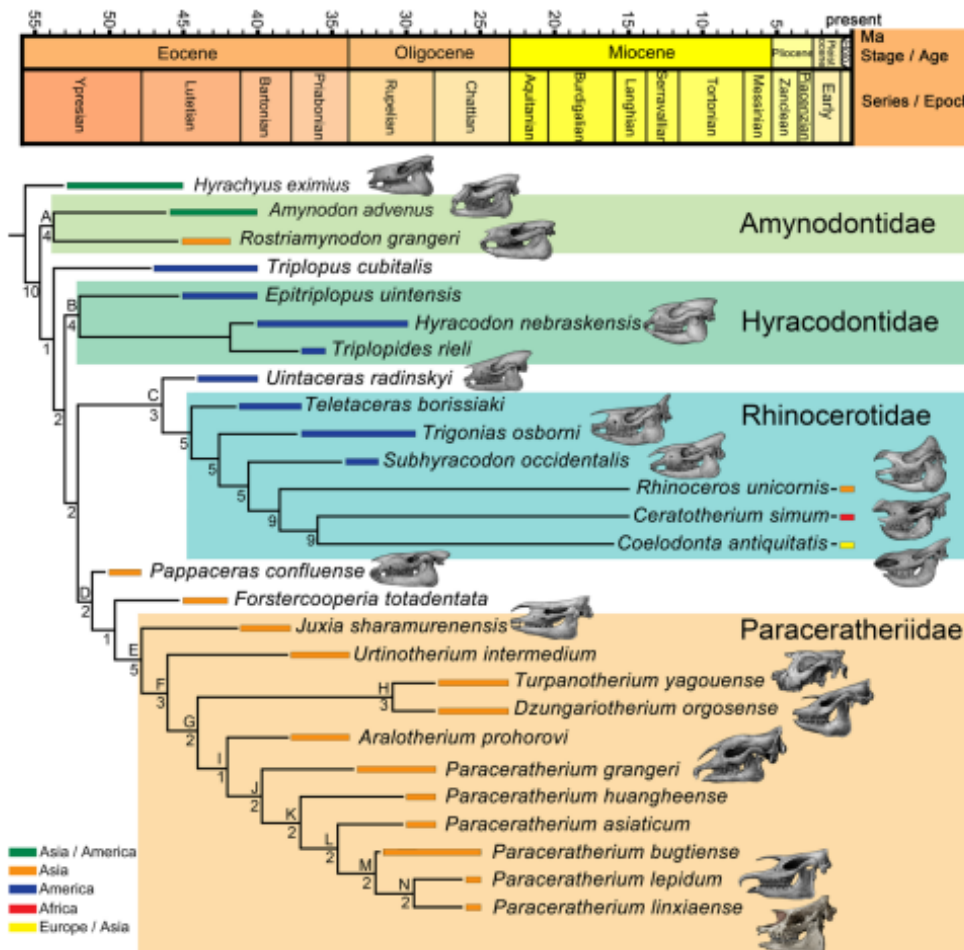
Il genere *Paraceratherium* ospita al suo interno sei specie di rinoceronti giganti:

- 1) *Paraceratherium grangeri*
- 2) *Paraceratherium huangheense*
- 3) *Paraceratherium asiaticum*
- 4) *Paraceratherium bugtiense*
- 5) *Paraceratherium lepidum*



6) *Paraceratherium lixiaense*.

*P. grangeri* è considerato il primo rinoceronte gigante del genere e quindi il più antico e meno specializzato (**figura 6, nodo J**); si è sviluppato nella regione della Mongolia. A seguire, al nodo K, si svincola *P. huangheense* la cui caratteristica principale sono i premolari e molari inferiori poco specializzati; questi esemplari erano tipici dell'Asia centrale. Le restanti 4 specie di *Paraceratherium* condividono caratteristiche morfologiche comuni: 1) P2 decisamente ridotto in relazione a P3 e P4, 2) parte posteriore dell'ectolofo diritta in M1 e M2, 3) notevole costrizione del protocono in M1 e M2. *P. asiaticum*, del Kazakistan occidentale, è più derivato rispetto a *P. grangeri* ma meno di *P. bugtiense* in quanto presenta ancora il premolare superiore P1, questo elemento è infatti assente in *P. bugtiense*, *P. lepidum* e *P. lixiaense* (**figura 6, nodo M**).



**Figura 6:** Albero filogenetico dei rinoceronti giganti, associato alla distribuzione geografica e geocronologica, basato sul criterio di massima parsimonia (Chen et al., 2021)

### 5.2.2 Migrazioni nel continente asiatico

*P. grangeri* è apparso per la prima volta in Mongolia; i suoi discendenti, *P. huangheense* e *P. asiaticum*, hanno allargato il loro areale disperdendosi in Asia. In particolare, *P. huangheense* avrebbe popolato l'Asia centrale, *P. asiaticum* ha raggiunto l'Ovest del Kazakistan, mentre il suo discendente, *P. bugtiense*, si è inoltrato nel Sud asiatico attraverso l'altopiano del Tibet. All'epoca in Asia centrale era presente un clima arido e caldo mentre il Sud sosteneva un clima umido ed era ricco di spazi aperti punteggiati da foreste sparse, un luogo ottimale per la vita dei rinoceronti giganti che quindi hanno attuato una migrazione verso quelle aree (lineage: *P. huangheense*, *P. asiaticum*, *P. bugtiense*). I ritrovamenti di *P. lepidum* in Ningxia, Xinjiang e Kazakistan (2017) ed il ritrovamento di *P. lixiaense* (2021) fanno pensare a un ritorno verso Nord nel tardo Oligocene quando il clima dell'Asia centrale era ritornato ottimale; questa migrazione è avvenuta attraverso l'altopiano del Tibet che, all'epoca, doveva presentare delle zone di passaggio ad altezze inferiori ai 2000 m, segno che questa regione geografica era ancora lontana dall'assumere le sembianze attuali (**figura 3**) (Sözeri *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2021).

## 6. MORFOLOGIA

I componenti del genere *Paraceratherium* in vita si presentavano come grossi mammiferi dall'altezza eccezionale. Al garrese un maschio adulto poteva superare i 5 metri di altezza andando quindi a superare di gran lunga l'altezza media di un elefante moderno del genere *Loxodonta* (3,2 m al garrese). Gli animali possedevano arti di tipo colonnare parasagittale, lunghi e robusti, caratteristica unica del genere che li differenzia dai rinoceronti che invece possiedono gambe tozze e corte.

Il *Paraceratherium*, dunque, data la sua massa e la sua struttura morfologica, non era adatto alla corsa. Possedeva un collo lungo che, si pensa, usasse per cibarsi delle foglie degli alberi come fanno le giraffe; estendendo il collo poteva raggiungere circa i 7,5 m di altezza (**figura 7**). Negli ultimi tempi diversi studi comparativi sono andati a valutare nello specifico il peso del *Paraceratherium*; si è arrivati alla conclusione che non fossero davvero così massivi come si pensava, arrivando a 11 tonnellate contrariamente alle 26 prima stimate. Uno studio in

particolare, pubblicato nel 1993 nel *Zoological Journal of Linnean Society*, si è occupato largamente dello studio delle effettive dimensioni degli animali del clade: Kappelman e Fortelius, gli autori di questo articolo, si focalizzarono sulla specie *Indricotherium transouralicum* (= *Paraceratherium grangeri*). Nello studio si ipotizza anche un dimorfismo sessuale che sembrerebbe essere sostenuto a livello delle ossa ma ci sono ancora troppi pochi dati per poter tirare delle conclusioni; più autori comunque sono favorevoli all'ipotesi che i maschi e le femmine di *Paraceratherium* differissero tra di loro (Fortelius e Kappelman 1992).

Caratteristiche comuni ai Paracerateri sono, secondo quanto riportato da Chen *et al.* (2021): dimensioni giganti, premascellari lunghi con l'estremità anteriore rivolta verso il basso, creste parietali divise, condili alti in relazione all'altezza della superficie nucale, bordo inferiore del post timpanico più basso del condilo, sinfisi rozzamente orizzontale e denti anteriori Il conici rivolti verso il basso.

Si pensa che possedessero una proboscide, sicuramente non possedevano corna in quanto il cranio non ospita alcuna caratteristica che faccia pensare alla presenza di tali strutture. I denti erano caratterizzati da incisivi sviluppati e molari poco specializzati; questo fa pensare ad un'alimentazione a base di foglie.



**Figura 7:**

Ricostruzione di *Paraceratherium*, elefante africano (*Loxodonta africana*) e *Hyracodon*.

(da Prothero, 2022, modificato)

## 6.1 Scheletro

### 6.1.1 Cranio

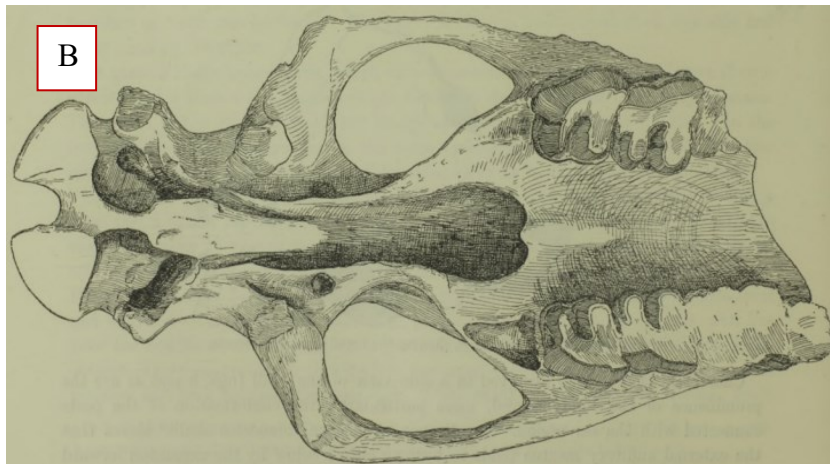
I resti di cranio più significativi appartengono a *P. bugtiense*, studiati già nei primi anni del secolo scorso da Forster-Cooper, nel 1911, e di *P. lixiaense*, ad oggi la specie di *Paraceratherium* considerata più derivata (Chen *et al.* 2021). In uno studio del 2004 del ricercatore esperto in paleontologia dei vertebrati Jean-Loup Welcomme è riportato anche un cranio di *P. bugtiense* che, tuttavia, a causa delle pessime condizioni in cui versa il reperto, non fornisce alcuna informazione utile. Nella già accennata spedizione statunitense del 1910 (v. capitolo 4), grazie alla quale venne istituito il genere *Paraceratherium* da Forster-Cooper, tra i vari resti fossili si trovarono ben 4 resti di crani di cui uno completo.

- Cranio di *P. bugtiense*:

Il cranio di *P. bugtiense*, come descritto da Forster-Cooper, presenta una larghezza dei condili occipitali di 186-188 mm (e in due dei 4 resti di 120 mm), un occipitale piuttosto basso, una volta con cresta moderata e perlopiù piatta fino alla regione posteriore dell'orbita. Quest'ultima presenta il suo bordo più anteriore all'altezza di M1, in contrasto con altri rinoceronti primitivi in cui si trova presso M2. Considerate le modeste dimensioni del cranio, i Paracerateridi sembravano possedere uno zigomo inaspettatamente fine e debole. La porzione dell'orecchio (**figura 8A**) era caratteristica e diversa da quella degli altri rinoceronti (anche quelli antichi come *Hyrachyus*): i processi post-timpanici e para-occipitali erano talmente ravvicinati da fondersi tra di loro. La regione non presenta, come in *Hyrachyus*, un'ulteriore estensione del post-timpanico che separa il forame uditivo.

Nel palato (**figura 8B**) i vomeri sono piatti e molto allungati tanto che i bordi posteriori delle coane sono in parte sovrastati dai palatini. Non vi è traccia di alcun setto che separasse le narici; questa condizione risulta essere molto diversa dai perissodattili attuali nei quali il setto è sempre presente e ben identificabile. Il basisfenoide è particolarmente allungato, più pronunciato rispetto agli attuali rinoceronti. Questo si appiattisce verso il presfenoide che presenta dei solchi molto marcati a livello del forame lacero medio in cui correvano i nervi palatini e le arterie. È presente un setto osseo che separa il condiloide, molto grande, dal forame lacero posteriore. Le sezioni giugulari e carotidea del forame lacero

anteriore sono anch'esse divise da un elemento di natura ossea. Infine, possedevano una caratteristica tipica dei tapiri moderni ossia un canale chiamato canale alisfenoide situato tra lo squamoso e l'occipitale. Non ci sono segni della presenza di un possibile corno. La lunghezza totale del cranio risulta essere maggiore o uguale a 90 cm.



**Figura 8:**

(A) Particolare della sezione uditiva di *P. bugtiense*;

(B) Palato osseo di *P. bugtiense*.

(da Cooper, 1923, modificato)

#### - Cranio di *P. lixiaense*

Rispetto al cranio appena descritto di *P. bugtiense*, questo cranio è il più derivato. Scoperto nel 2021, presenta delle caratteristiche specifiche come: un nasale più profondo indicatore della presenza di una piccola proboscide, dimensioni maggiori, un'altezza maggiore del condilo in relazione all'altezza della superficie occipitale, diastema posizionato anteriormente rispetto ai denti della guancia, un occipitale molto rialzato e un arco zigomatico molto pronunciato soprattutto nella sua parte posteriore e posizionato molto più in alto rispetto a *P. bugtiense*. La

superficie dorsale del cranio risulta lievemente depressa rispetto alle altre specie dello stesso genere (Chen *et al.*, 2021) (Figura 9).

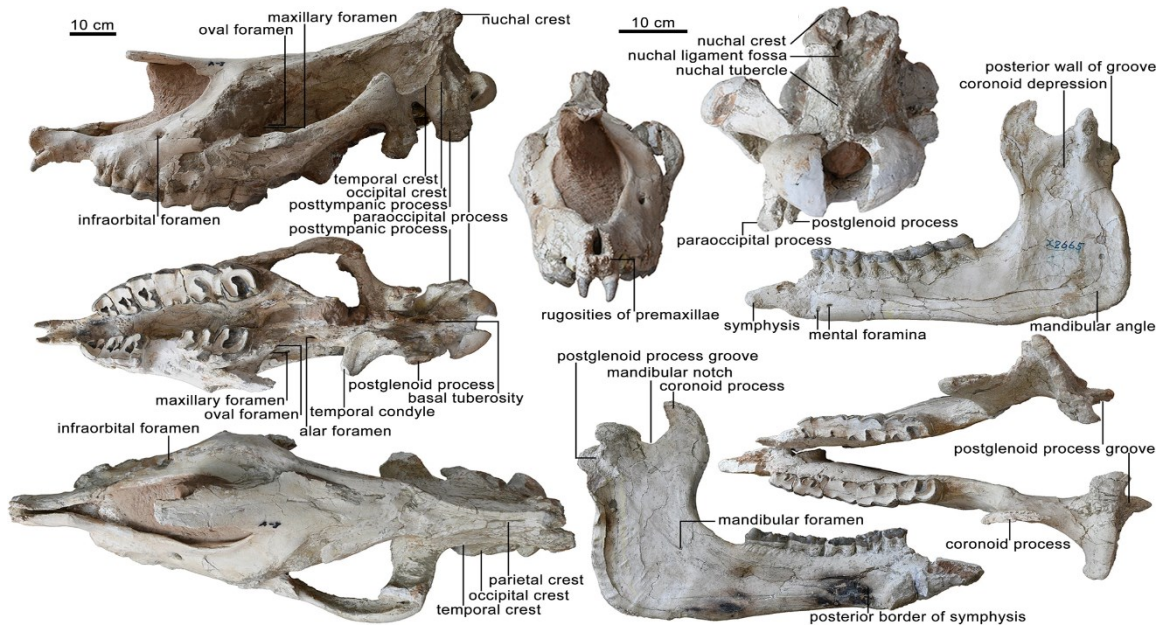


Figura 9: Reperti di cranio di *P. lixiaense* (da Chen *et al.*, 2021, modificato)

### 6.1.2 Denti

In generale i denti dei Paracerateri, a eccezione di *P. grangeri*, presentano paracono marcato in M3, poco marcato in M2 e assente in P2-M1, quest'ultima è una delle caratteristiche che li diversifica dai forster-cooperini.

- Denti di *P. bugtiense*:

Forster-Cooper ha studiato approfonditamente i denti di questi animali, tuttavia, le sue conclusioni sono abbastanza datate; pertanto, saranno riportate le informazioni riguardo alla dentatura di *P. bugtiense* fornite in Antoine e collaboratori (2004). Gli incisivi inferiori I1 di *P. bugtiense* erano conici e dalla radice dritta. Dopo un'attenta analisi gli studiosi notarono che nel "record" fossile si rinvenivano due tipologie di incisivi I1, differenti nella grandezza. Per cercare di dare una spiegazione a questo fenomeno si ipotizzò che questa particolarità fosse espressione del dimorfismo sessuale. Anche le differenti dimensioni dei vari scheletri e di porzioni come le creste dorsali sembrano avvalorare questa ipotesi; ad oggi non ci sono ancora abbastanza elementi per poter dire con certezza che i rinoceronti giganti dell'Oligocene manifestassero in qualche modo un dimorfismo sessuale. I molari avevano corone cilindriche, i resti hanno ectolofa spezzata e le

radici sono separate. Il paracono è presente in tutti i denti ed è preservato maggiormente in M3 per via della poca usura che doveva subire. Il metastilo è più corto rispetto agli altri rinocerontidi (Antoine *et al.*, 2004).

-Denti di *P. lixiaense*:

P1 è assente come in tutti i Paracerateri a eccezione di *P. grangeri*. La superficie masticatoria di P2 è di forma triangolare ed è presente una separazione tra il protocono di P3 e l'ipocono di P4. Presenta inoltre gli incisivi I1 molto ridotti, P2 piccoli e a radice singola, P3 e P4 presentano un ectolofa alquanto rudimentale al punto che in P3 è quasi trasversale (Chen *et al.*, 2021).

### 6.1.3 Vertebre

*P. lixiaense* ha un atlante allungato (**figura 10**) al fine di sostenere il collo massiccio e la grossa testa e un'asse vertebrale molto alto come adattamento alla grande massa corporea con la faccetta articolare posteriore quasi orizzontale; ciò doveva significare un collo agile e flessibile (Chen *et al.*, 2021). In Sözeri *et al.* (2011) viene descritta una vertebra chiamata *tuz-04*; nonostante nessuna delle faccette articolari sia preservata, questa vertebra viene identificata come la vertebra toracica 11,12 o 13 per via della sua forma, per l'assenza di un processo ventrale e per i processi trasversali dislocati ventralmente. Anche la regolarità di concavità e convessità suggerisce che questo reperto rappresenti una vertebra toracica di *Paraceratherium*. In particolare, la descrizione sembra coincidere con quella data molti anni prima da Forster-Cooper riguardo a *P. bugtiense* e per questo motivo Chen ritiene che il reperto sarebbe appartenuto proprio a quest'animale.

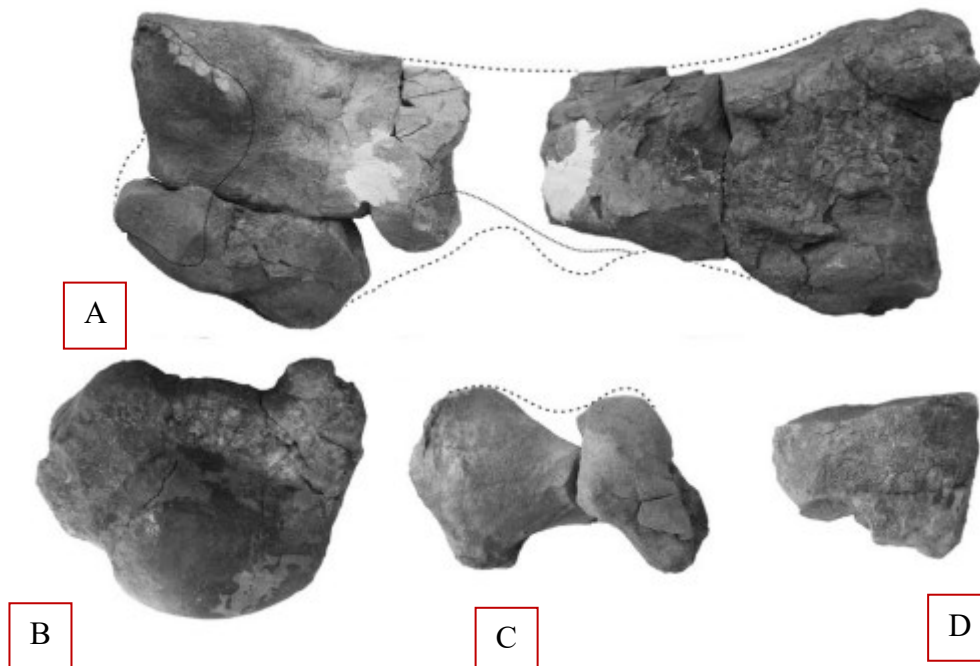


**Figura 10:** Atlante di *P. lixiaense* da vari punti di vista (da Chen *et al.*, 2021, modificato)

#### 6.1.4 Arti

Sempre Sözeri e collaboratori (2011) descrivono un omero sinistro (*tuz-01*) che, nonostante sia diviso in due parti (si hanno le due estremità), si è ritenuto appartenesse a un individuo adulto; doveva essere lungo 97 cm. La parte prossimale è ben conservata, ha una forma a “D” con una parte posteriore tondeggiante e una parte anteriore più rettilinea. La faccetta scapolare è grande, biconvessa e allungata trasversalmente ed è rivolta verso l’alto come in *P. bugtiense* e *P. transouralicum* (=grangeri). Il trocantere maggiore ha un processo anterolaterale grande che finisce sopra la testa e lo separa dal più basso processo post-laterale con un solco. La parte della testa dell’omero presenta evidenti forami adibiti alla vascolarizzazione (**figura 11A-C**).

Nella stessa spedizione è stato ritrovato anche un radio sinistro di cui è conservata solo l’estremità distale. Apparteneva a un esemplare adulto di taglia media, per questo probabilmente non deriva dallo stesso animale da cui deriva *tuz-01* (**figura 11D**). La superficie corticale si è ben conservata e le faccette articolari sono evidenti. La parte posteriore dello scafoide, dalla forma sigmoidea, è piatta (Sözeri *et al.* 2011).



**Figura 11:** Ossa di arti di *Paraceratherium*. (A) Vista anteriore di omero sinistro; (B) Vista prossimale di omero sinistro; (C) Vista distale di omero sinistro; (D) Vista posteriore dell’estremità distale del radio sinistro (da Sözeri *et al.*, 2021, modificato)

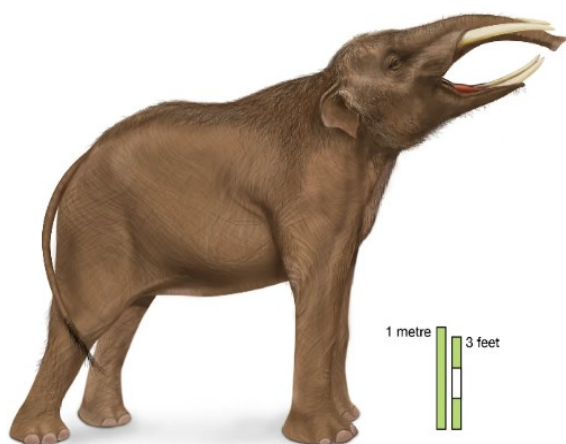


L'articolo di Antoine e collaboratori (2004) fornisce informazioni anche sulle ossa del quinto metacarpo (McV) di *P. bugtiense* in base all'orientamento della sfaccettatura sull'unciforme dei perissodattili ceratomorfi come tapiri, rinoceronti e i loro parenti estinti. Il suo sviluppo dipende dal fatto che McV sia sviluppato o meno: dato che questa sfaccettatura è verticale sull'unciforme MV46, se ne può dedurre che *P. bugtiense* aveva un McV ridotto, come *P. prohorovi* e *P. grangeri*, ma diversamente da *Juxia* del tardo Eocene, in cui queste ossa erano completamente sviluppate.

## 7. ESTINZIONE

Ancora oggi le cause dell'estinzione dei rinoceronti giganti sono ignote, tuttavia, non mancano le ipotesi a riguardo. Alcuni autori propongono una crisi di tipo climatica, altri sostengono che il genere era dato per spacciato a causa del lungo "turnover" generazionale. Un lavoro del 2001 invece propone un'ipotesi ecologica ben documentata della possibile causa principale dell'estinzione dei Paracerateri (Putshkov *et al.*, 2001). Secondo questi autori il genere *Paraceratherium* sarebbe stato soppiantato nel Miocene per via di un'interazione competitiva per le risorse avvenuta tra i rinoceronti giganti e i proboscidi gomfoteri, noti anche come "mastodonti a quattro zanne" (**figura 12**) evolutisi in Africa. Questi animali del continente nero avrebbero raggiunto l'areale dei Paracerateri tramite ponti continentali formati per via della regressione marina dell'Oligocene (v. capitolo 2). Prima dell'arrivo di questi competitori, i Paracerateri, date le loro dimensioni risultavano praticamente immuni da ogni tipologia di predazione. Detenevano il monopolio assoluto delle risorse alimentari non dovendole condividere con nessuno. Probabilmente si cibavano come le attuali giraffe brucando le foglie degli alberi senza danneggiarli in modo irreversibile. Questa metodologia permetteva di mantenere costante l'altezza degli alberi di cui erano ghiotti, non permettendo quasi mai la loro crescita eccessiva. I Paracerateri quindi, come effetto diretto del loro nutrimento, controllavano attivamente l'altezza della flora locale. L'arrivo dei proboscidi gomfoteri, tuttavia, date le loro abitudini alimentari molto più distruttive, ha cominciato a danneggiare gravemente la

copertura verde locale, entrando così in competizione per la stessa risorsa con i protagonisti di questo elaborato. Questi elefanti praticavano l'abbattimento di tronchi e rami durante i pasti. Come conseguenza a queste abitudini, la flora locale non poteva più crescere e arrivare all'altezza ottimale per i Paracerateri che quindi non ricavano più energia sufficiente: come per le giraffe odierne per loro cibarsi di fogliame a un'altezza inferiore a quella ottimale significava sprecare molta più energia di quanta non ne ricavassero. Secondo Putshkov fu proprio questo evento di competizione a soppiantare il genere *Paraceratherium* dall'Asia. Nel suo articolo si sottolinea come solamente un evento competitivo di questo genere o comunque un evento che andasse a danno della fonte di cibo dei Paracerateri ne avrebbe provocato l'estinzione: essendo animali alquanto specializzati (denti appositi, collo lungo) non avrebbero saputo riadattarsi a un nuovo tipo di alimentazione nel breve periodo. Come già ribadito più volte, questi animali non avevano predatori data la loro massa e quindi la loro estinzione non poteva essere dovuta a eventi di predazione massiva, almeno per quanto riguarda gli individui adulti. Nello stesso articolo difatti viene ipotizzato anche l'arrivo di alcuni grandi predatori come *Hyanailirus* e *Amphycion* che sarebbero stati in grado di cibarsi di cuccioli di *Paraceratherium*; tutte le ipotesi finora descritte non sono mutualmente esclusive, anzi, è molto probabile che la vera risposta a questo interrogativo ancora aperto sia proprio la somma di tutti questi fattori.



**Figura 12:** Ricostruzione del mastodonte a quattro zanne *Gomphotherium* (Enciclopedia Britannica)

## 8. CONCLUSIONI

Lo studio del *Paraceratherium* ad oggi non è un argomento centrale nonostante le forti implicazioni ecologiche che un lavoro più approfondito potrebbe rappresentare. Si parla infatti di un mammifero gigantesco, il più grande mammifero terrestre mai vissuto e la sua dimensione corporea è sicuramente un indicatore importante nel campo climatico, ambientale ed ecologico dei luoghi in cui viveva. Rappresentava un animale privo di rischi di predazione, un elemento quindi essenziale nel sistema ecologico che occupava la nicchia dei giganteschi erbivori brucatori. Il *Paraceratherium* non era l'unico animale gigantesco dell'epoca: dopo la scomparsa dei dinosauri e dei grandi uccelli predatori non volatori le nicchie ecologiche liberate sono state via via occupate da mammiferi caratterizzati da un accrescimento della massa corporea sia erbivori che carnivori, questi ultimi pur sempre rimanendo almeno di un ordine di grandezza al di sotto dei giganteschi erbivori (Legge di Cope) (Uhen *et al.*, 2010). La ricerca di ulteriori resti fossili probabilmente porterà a importanti acquisizioni di tipo stratigrafico, permettendo di finalizzare e aumentare la risoluzione della STG a livello del Cenozoico inferiore. Nuove tecniche di laboratorio potranno sicuramente fornire dati più precisi sui resti fossili e nuove specie sono ancora nel sottosuolo in attesa di essere riportate alla luce. Con più documentazione si potrà concentrare un lavoro per trovare le evidenze di un dimorfismo sessuale più volte citato in questo testo ma ancora da dimostrare. Lo studio di questi animali, dunque, non va abbandonato ma approfondito, affinché si riesca a risolvere il più possibile la filogenesi ancora oggi dibattuta. La letteratura è ricca di articoli che trattano in abbondanza il genere; tuttavia, la confusione iniziale dovuta alle indipendenti e contemporanee scoperte da parte di scienziati di diverse nazioni hanno sicuramente lasciato una cicatrice. Nei vari articoli, infatti, ci si riferisce ancora al *Paraceratherium* come *Indricotherium* oppure *Baluchitherium*; nonostante le regole di classificazione, i nomi comuni sono ancora causa di confusione. La maggior parte degli articoli a riguardo risale ai primi anni del XX secolo e quindi risulta parecchio datata. Nei primi anni del XXI secolo sembra essersi riaperto l'interesse per questi animali tanto che negli ultimi anni, con la scoperta di *P. huangheense* e *P. lixiaense*, si è potuta revisionare la storia evolutiva e, con tecniche più moderne, si è giunti ad avere informazioni più

specifiche a riguardo. Sicuramente ad oggi la letteratura andrebbe revisionata e sarebbe molto utile, per attuare lavori di ricerca bibliografica come questo, una “review” completa che possa facilitare la comprensione e finalmente riordinare le idee in modo chiaro e univoco.

## 9. BIBLIOGRAFIA

- Akhmetyev, M.A., Sychevskaya E. K., 1994. «Oligocene-Miocene boundary in Kazakhstan: Field Excursion Guidebook». Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Mosca, pp 1–80.
- Antoine, P.O., Shah, I.S.M., Cheema, I.U., Crochet, J.Y., Dario de Franceschi, D., Marivaux, L., Métais, G., Welcomme, J.L., 2004. «New remains of the baluchithere *Paraceratherium bugtiense* (Pilgrim, 1910) from the Late/latest Oligocene of the Bugti hills, Balochistan, Pakistan». *J. Asian Earth Sci.*, 24:71–77.
- Beneš, J., 1979. «Prehistoric Animals and Plants». The Hamlyn Publishing Group Limited.
- Borissiak, A.A., 1923. «On the genus *Indricotherium* n.g. (Family Rhinocerotidae)». *Zapiski Rossiskaya Akademiya Nauk*, 35:1–128.
- Chow, M.-C., Chang, Y.-P., Ting, S.-Y., 1974. «Some early tertiary perissodactyla from Lunan Basin, E. Yunnan». *Vert. Pal. Asiat.*, 12: 262–278.
- Deng, T., Lu, X., Wang, S., Flynn, L.J., Sun, D., He, W., Chen, S., 2021. «An Oligocene giant rhino provides insights into *Paraceratherium* evolution». *Commun. Biol.*, 4: 639.
- Forster-Cooper, C., 1923. «On the skull and dentition of *Paraceratherium bugtiense*: A genus of aberrant rhinoceroses from the Lower Miocene deposits of Dera Bugti». *Philosoph. Trans. Royal Soc. London Series B*, 212: 369–394.
- Fortelius, M., Kappelman, J., 1992. «The largest land mammal ever imagined». *Zool. J. Linn. Soc.*, 107: 85–101.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., Ogg, G.M., 2020. «Geologic Time Scale 2020». Elsevier.

- Granger, W., Gregory, W.K., 1935. «A revised restoration of the skeleton of *Baluchitherium*, gigantic fossil rhinoceros of central Asia». *Am. Mus. Nov.*, 787: 1–3.
- Haines, T, 1999. «Walking with Beasts: A Prehistoric Safari». Dorling Kindersley Publishing, Inc., New York.
- Lucas, S.G., Emry, R.J., 1996. «Early record of Indricothere (Mammalia: Perissodactyla: Hyracodontidae) from the Aral Sea Region of Western Kazakhstan». *Proc. Biol. Soc. Washington*, 109: 391–396.
- Manias C., 2015. «Building *Baluchitherium* and *Indricotherium*: Imperial and international networks in early-twentieth century paleontology». *J. Hist. Biol.*, 48: 237–278.
- Osborne, C.P., Beerling, D.J., 2006. «Nature's green revolution: The remarkable evolutionary rise of C<sub>4</sub> plants». *Philosoph. Transact.: Biol. Sci*, 361, 173–194.
- Pilgrim, G.E., 1908. «The Tertiary and Post Tertiary freshwater deposits of Baluchistan and Sind with notices of new vertebrates». *Geol. Surv. India Rec.*, 37: 139–166.
- Premoli Silva, I., Jenkins, D.G., 1993. «Decision on the Eocene-Oligocene boundary stratotype». *Episodes* 16: 379–382.
- Prothero, D.R., 2013. «Rhinoceros Giants: The Paleobiology of Indricotheres». Indiana University Press.
- Prothero, D.R., 2016. «The Princeton Field Guide to Prehistoric Mammals». Princeton University Press.
- Prothero, D.R., 2022. «Vertebrate Evolution: From Origins to Dinosaurs and beyond». CRC Press.
- Prothero, D.R., Schwab, F., 2013. «Sedimentary Geology: An Introduction to Sedimentary Rock and Stratigraphy». Mcmillan Learning.
- Putshkov, P.V., 2001. «“Proboscidean agent” of some Tertiary megafaunal extinctions». Proceedings of *The World of Elephants- International Congress*, Roma, pp. 133–136.
- Russel, D.E., Zhai, R., 1987. «The Paleogene of Asia: Mammals and Stratigraphy». *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Sci. Terre*, 52: 1–487.
- Sen, S., Antoine, P.O., Varol, B., Ayyildiz, T., Sözeri, K., 2011. «Giant rhinoceros *Paraceratherium* and other vertebrates from Oligocene and middle

- Miocene deposits of the Kağızman-Tuzluca Basin, Eastern Turkey». *Naturwissenschaften*, 98: 407–423.
- Smith, F.A., Boyer, A.G., Theodor, J. Uhen, M.D., *et al.*, 2010. «The evolution of maximum body size of terrestrial mammals». *Science*, 330: 1216–1219.
- Wang, H-B., Bai B., Meng, J., Wang Y-Q., 2016. «Earliest known unequivocal rhinocerotoid sheds new light on the origin of Giant Rhinos and phylogeny of early rhinocerotoids». *Sci. Rep.*, 6: 39607.