

Nouvelles données relatives à la classification des Cervidae (Artiodactyla, Mammalia)

New Data Relating to the Classification of the Cervidae (Artiodactyla, Mammalia)

Par GENEVIÈVE BOUVRAIN, DENIS GERAADS et YVES JEHENNE

Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine,
Université Paris VI, Paris (France), UA 49 du CNRS, Musée de l'Homme,
Paris (France) and Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie
Humaine, Faculté des Sciences, Université de Poitiers, Poitiers (France)

Avec 2 Figures et 1 Tableau

(Accepted: January 15, 1989)

Key words: Cervidae, Mammalia, systematics

Abstract

Systematics of antlered Cervidae is not universally agreed upon. In this paper we briefly discuss anatomical characters frequently used in the classification of the family, we provide new discriminant features, and we review the evidence available from the proteins and chromosomes. We conclude that, at least among recent antlered Cervidae, both the Cervinae and the Odocoileinae (this latter subfamily including *Rangifer*, *Capreolus* and *Alces*) are monophyletic groups. We suggest that *Hydropotes* is closely related to the Odocoileinae.

Introduction

Parmi les Ruminants actuels, les Cervidés semblent pouvoir être aisément définis par le renouvellement périodique (annuel) de la plus grande partie de leurs appendices crâniens, formés à partir d'excroissances du frontal. Ils se distinguent par là radicalement des Giraffidés et des Bovidés, à cornes permanentes formées à partir d'un os indépendant, ainsi que des Antilocapridés, chez qui seul l'étui corné est caduc.

Deux autres caractères peuvent contribuer à la définition de la famille. D'une part, comme l'avait déjà noté BROOKE (1878), l'os lacrymal est percé de deux trous lacrymaux séparés par un pont osseux, comme chez les Antilocapridés, alors que les Giraffidés et la plupart des Bovidés (à l'exception des Tragelaphini et de quelques Bovini) n'en ont pas plus d'un (LEINDERS et HEINTZ, 1980). Notons cependant qu'un Cervidé, *Alces*, ne possède souvent qu'un seul trou lacrymal. D'autre part, le sillon de la face antérieure du métatarse s'enfonce profondément en tunnel à l'extrémité distale, pour déboucher, en vue inférieure, à mi-distance des faces antérieure et plantaire (ARAMBOURG 1947, HEINTZ 1963). Un tunnel est également formé chez *Antilocapra*, mais il s'enfonce moins profondément; chez les Bovidés et Giraffidés, en revanche, le sillon reste ouvert sur toute sa longueur.

Ces deux derniers caractères se retrouvent, en dehors des Cervidés à bois, chez le cerf des marais, *Hydropotes*, dépourvu de bois mais armé de puissantes canines supérieures à croissance continue.

Hydropotes mis à part, la monophylie du groupe n'a jamais été sérieusement contestée, bien qu'il soit défini par une unique autapomorphie (la caducité des bois). Ses subdivisions sont assez fluctuantes depuis la première tentative de classification (BROOKE 1878). Le nombre de sous-familles reconnues est variable. Si la plupart des auteurs reconnaissent l'homogénéité des Cervinae de l'Ancien Monde (*Cervus* s. str., *Rucervus*, *Rusa*, *Elaphurus*, *Dama*) et des Odocoileinae américains (*Odocoileus* et les formes sud-américaines), la position de genres moins « typiques » (*Alces*, *Capreolus*, *Rangifer*, *Muntiacus*) est moins bien fixée. GROVES (1974) inclut par exemple *Muntiacus* dans les Cervinae, au voisinage de *Cervus* s. l., mais il fait également rentrer *Alces* et *Capreolus* dans cette sous-famille. On leur attribue parfois le rang de sous-famille, ce qui ne résoud pas le problème de leurs relations phylétiques.

Nous essaierons donc, en passant en revue les informations disponibles et en y ajoutant quelques observations nouvelles, de faire le point sur les grandes divisions de la famille, et sur les questions qui subsistent.

Caractères distinctifs des Cervidés actuels

La diversité des Cervidés actuels se manifeste surtout dans leurs bois, des simples pointes non ramifiées du *Pudu* aux immenses ramures de l'élan, mais si leur morphologie peut être utilisée dans la classification au niveau spécifique, ou à la rigueur générique, elle n'est d'aucun secours au-delà (les bois d'*Ozotoceros* ressemblent par exemple à ceux de *Rusa*, très différent par de nombreux autres caractères). Il en est malheureusement de même, au premier abord, du crâne et de la dentition, et ce n'est donc que sur des détails anatomiques que les auteurs ont pu se fonder, dès le XIX^{ème} siècle, pour établir une classification; plus récemment, la biochimie et la cytologie sont venues apporter des moyens d'investigation supplémentaires.

a) Métacarpiens latéraux

Dès 1878, BROOKE proposait de diviser les Cervidae en fonction de la position des vestiges de métacarpiens latéraux. Ceux-ci, assurément présents et complets dans les formes primitives de Pecora (tel *Blastomeryx*: MATTHEW 1908) ainsi que chez certains Cervidés fossiles (*Cervocerus*: ZDANSKY 1925; *Pavlodaria*: VISLOBOKOVA 1980) ont complètement disparu ainsi que les phalanges correspondantes tant chez les Bovidés que chez les Giraffidés. Ils persistent en revanche chez les Cervidés actuels soit sous forme de rudiments accolés à l'extrémité proximale de l'os canon, la première phalange des doigts II et V ne possédant alors plus d'articulation proximale (plésiométacarpaliens), soit sous forme de rudiments distaux, articulés normalement aux premières phalanges (télémétacarpaliens). Ce dernier cas se rencontre aussi, en dehors des Cervidae à bois, nord-américains, chez *Hydropotes*, le chevrotain porte-musc *Moschus*, et les Merycodontidae (FRICK 1937).

Pour accessoire qu'elle paraisse, cette différence reflète nécessairement une dichotomie entre les deux groupes, puisqu'un type ne peut pas dériver de l'autre: chaun doit provenir indépendamment d'un stade à métacarpiens latéraux complets.

b) Vomer

Chez la plupart des télémetacarpaliens, une lame descendante issue du vomer vient rejoindre le palatin et peut même s'étendre en arrière jusqu'au niveau du basisphénoïde, divisant ainsi les choanes (GARROD 1877). Cette particularité, évidemment dérivée, inconnue chez les plésiométacarpaliens, se rencontre en revanche occasionnellement chez d'autres Artiodactyles (*Anoa*, *Bubalus*, *Dicotyles*).

c) Trous palatins

Chez presque tous les plésiométacarpaliens, comme chez les Bovidés, Giraffidés, *Moschus*, *Dremotherium* et la plupart des autres Mammifères, les trous palatins postérieurs, débouchés des canaux palatins, s'ouvrent en position assez médiale et sont d'assez grandes dimensions (sauf chez *Axis* et *Elaphodus*). Il s'agit évidemment là de la condition primitive. Chez les télémetacarpaliens, en revanche (ainsi que chez *Axis* et *Elaphodus*), ils sont plus petits (et même parfois absents chez *Capreolus*) et peuvent souvent se doubler de trous accessoires situés postéro-latéralement, mais toujours sur la suture maxillo-palatine.

d) Orifice du canal temporal

Chez les Plésiométacarpaliens, comme chez tous les Pecora autres que les Cervidae, le trou post-glénoidien, par où le canal temporal débouche à l'extérieur du crâne, est entièrement percé dans le squamosal: une barre osseuse complète, formée par cet os, accolée au conduit auditif externe, le ferme médialement (Fig. 1). Chez tous les télémetacarpaliens que nous avons pu examiner, au contraire, cette barre est incomplète. Parfois, deux apophyses, antérieure et postérieure, issues du squamosal, viennent presque au contact l'une de l'autre, mais souvent elles restent largement séparées; c'est alors le rocher qui forme le bord médial du débouché du canal temporal. Chez *Rangifer* (Fig. 2) il envoie une apophyse latérale (longue si l'arrière-crâne est large) qui vient s'insérer dans l'espace laissé libre par le squamosal.

La comparaison extra-groupe suggère fortement que la condition présentée par les télémetacarpaliens est dérivée: cette barre est complète, non seulement chez les autres Pecora actuels, mais aussi chez *Dremotherium*.



Fig. 1. Vue inférieure de la région otique, après ablation de la bulle tympanique, chez *Muntiacus muntjak*

c.oc. = condyle occipital; fe.ro. = fenêtre ronde; fo.ov. = foramen ovale; fo.p.g. = foramen post-glénoidien; sq. = squamosal

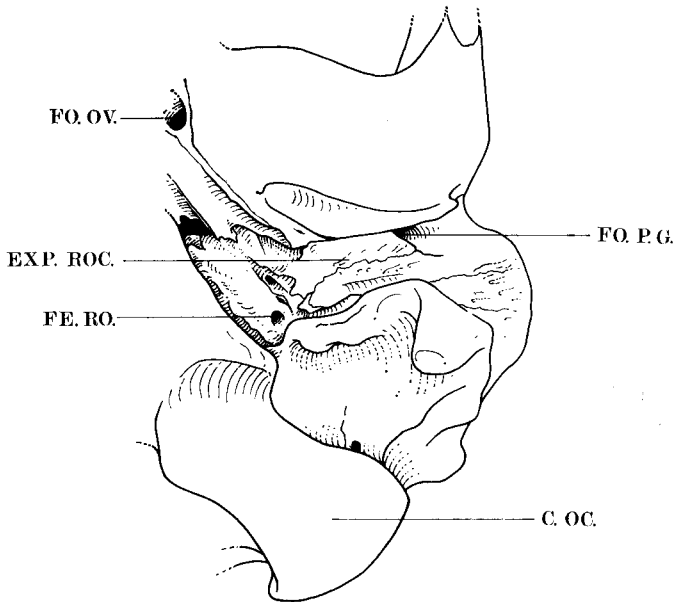


Fig. 2. Id., chez *Rangifer tarandus*. Mêmes abréviations, et exp. roc. = expansion latérale du rocher. Dessins D. Visset

e) Quatrième prémolaire inférieure

Chez les Ruminants primitifs, la P/4 est constituée d'une crête principale labiale, l'éocrête, d'où partent des crêtes transversales. L'éocrête reste continue chez presque tous les Pecora, à l'exception de la plupart des Giraffidae, et de quelques Bovidae. Cette interruption de l'éocrête, caractère dérivé, est aussi la règle chez les télémetacarpaliens. Elle est constante chez *Alces* et *Rangifer*, et nous l'avons aussi observée chez la plupart des Cervidés américains (*Blastocerus*, *Hippocamelus*, *Ozotoceros*, *Mazama*, et la majorité des *Odocoileus*). Chez *Pudu* et *Capreolus*, l'éocrête est continue, mais le sillon labial séparant «talonide» de trigonide est profondément marqué, nettement plus chez les plésiométacarpaliens: il y a donc aussi tendance à l'isolement du tubercule externe du talonide.

f) Molaires supérieures

Chez la plupart des Cervidae, comme chez les autres Pecora, la branche postérieure du protocône des molaires supérieures se recourbe vers l'extérieur, et son extrémité est donc orientée en direction labiale. Il existe de plus, chez *Alces* et la majorité des Cervidae américains (sauf *Ozotoceros* et *Hippocamelus*), une branche supplémentaire oblique, dirigée vers la branche antérieure du métaconule, et il peut apparaître avec l'usure, entre ces deux branches, un flot d'émail. Cette disposition est comparable à la "bifurcation du protocône" que HEINTZ (1970) a mise en évidence chez des Pecora primitifs (ainsi que chez certains Cervidés villafranchiens), mais il n'est pas certain qu'elle lui soit homologue. La polarité de ce caractère est donc douteuse.

g) Ribonucléase pancréatique

BEINTEMA et al. (1979) ont déterminé les séquences d'acides aminés de la ribonucléase pancréatique de 5 Cervidés: *Cervus elaphus*, *Dama*, *Rangifer*, *Alces* et *Capreolus*, ainsi que celles de nombreux autres Artiodactyles. Pour la plupart des sites les Cervidae sont homogènes, seuls les sites 34, 35 et 99 permettant de les subdiviser. En 34, l'asparagine est remplacée par la lysine chez les seuls plésiométacarpaliens étudiés (*Cervus* et *Dama*); ceux-ci sont assurément dérivés pour ce caractère car les autres Ruminants possèdent aussi l'asparagine dans cette position. En 35, en revanche, la polarité est plus difficile à déterminer; les plésiométacarpaliens possèdent la méthionine à cette position, comme la plupart des Bovinae, mais aussi comme le chameau, l'hippopotame et le porc, alors que chez les télémetacarpaliens elle est remplacée par la leucine, comme chez les Bovidae autres que les Bovinae, la girafe et *Antilocapra*. En 99, la thréonine est remplacée par l'alanine chez les seuls plésiométacarpaliens étudiés.

Ces séquences d'acides aminés semblent donc bien confirmer la division de Brooke, mais les données sont cependant encore très incomplètes (notons en particulier qu'aucun Cervidé américain n'a été étudié).

h) Chromosomes

L'étude la plus complète sur les chromosomes des Cervidés est due à WANG ZONGREN et DU RUOFU (1983). Ces auteurs ont publié les données principales concernant les caryotypes de toutes les espèces vivantes de plésiométacarpaliens et de 7 espèces de télémetacarpaliens (il manque surtout les formes sud-américaines les plus rares), de sorte que leurs résultats sont très significatifs.

À l'exception de *Muntiacus* et d'*Elaphodus*, tous les plésiométacarpaliens ont un Nombre Fondamental de chromosomes de 70 et un chromosome X acrocentrique. Les télémetacarpaliens, en revanche ont un NF de 74 (72 seulement pour *Capreolus* et une sous-espèce de *Mazama*) et un X submetacentrique. *Muntiacus* et *Elaphodus* ont des NF faibles mais très variables et sont manifestement très dérivés.

Les caryotypes confirment donc l'homogénéité des plésiométacarpaliens, et dans une moindre mesure (puisque *Capreolus* est un peu différent), ceux des télémetacarpaliens.

D'autre part, NEITZEL et al. (1986) ont proposé un schéma de l'évolution du caryotype des Cervidés, basé sur l'étude d'*Hydropotes*, *Mazama*, *Capreolus*, *Odocoileus*, *Muntiacus* et *Cervus* s.l. Leurs résultats semblent montrer la monophylie des plésiométacarpaliens (sans *Muntiacus*) d'une part, celle de l'ensemble *Capreolus* + *Odocoileus* de l'autre, mais *Mazama*, placé par ces auteurs à la base aux côtés d'*Hydropotes*, est sans doute en fait très dérivé (une sous-espèce au moins ne possède que 50 chromosomes). Par ailleurs, l'amplification des unités répétitives du DNA satellite confirme la proximité de *Odocoileus*, *Mazama* et *Capreolus* d'une part, *Cervus* et *Muntiacus* de l'autre, mais il semble bien aussi qu'*Hydropotes* soit proche des télémetacarpaliens par l'amplification des unités répétitives de 1000 et 1400 paires de bases plutôt que de celles de 807 paires de bases comme chez les plésiométacarpaliens (NEITZEL et al., 1986).

Systématique des Cervidae à bois

Le tableau 1 résume les principaux caractères dentaires et osseux, ainsi que les NF de chromosomes dans tous les genres actuels de Cervidae. Il est clair à l'examen de ce tableau que la division en plésio- et télémetacarpaliens proposée par BROOKE (1878), loin d'être «artificielle» comme l'avait, par exemple, suggéré VIRET (1961), correspond

Tableau 1. Distribution des caractères chez les Cervidae et chez *Moschus*

	Plésiométacarpalien/ Télémetacarpalien	Division des choanes	Ouverture du trou post-glénoidien	Réduction des trous palatins	Pli protoconal	Interruption de l'éocrête de P/4	N.F. de chromosomes
<i>Cervus</i>	P	0	0	0	0	0	70
<i>Rucervus</i>	P	0	0	0	0	0	70
<i>Rusa</i>	P	0	0	0	0	0	70
<i>Axis</i>	P	0	0	+	0	0	70
<i>Elaphurus</i>	P	0	0	*	0	*	70
<i>Dama</i>	P	0	0	0	0	0	70
<i>Muntiacus</i>	P	0	0	0	0	0	10 à 46
<i>Elaphodus</i>	P	0	0	+	0	*	54
<i>Capreolus</i>	T	0	+	+	0/+	0	72
<i>Alces</i>	T	0	+	+	+	+	74
<i>Rangifer</i>	T	+	+	+	0	+	74
<i>Odocoileus</i>	T	+	+	+	+	0/+	74
<i>Ozotoceros</i>	T	+	+	0/+	0	+	*
<i>Hippocamelus</i>	T	+	+	+	0/+	*	*
<i>Blastocerus</i>	T	+	+	+	+	+	*
<i>Mazama</i>	T	+	+	+	+	+	72/74
<i>Pudu</i>	T	+	+	*	+	0	74
<i>Hydropotes</i>	T	0	+	0	0	0	70
<i>Moschus</i>	T	0	0	0	0	0	*

*: caractère non observé

bien à une coupure majeure. Tous les télémetacarpaliens possèdent également une synapomorphie originale chez les Ruminants, l'ouverture de la barre osseuse fermant médialement l'orifice du canal temporal. Plusieurs autres synapomorphies caractérisent aussi cet ensemble, avec cependant quelques exceptions, et il ne fait pas de doute que ce groupe, qu'on peut, à la suite de SIMPSON (1945) appeler *Odocoileinae* Pocock, 1923 est monophylétique, même s'il est sans doute moins homogène que celui des plésiométacarpaliens. MEUNIER (1964) a, par exemple, montré que les angles crâniens (angle cranio-facial et angle de la base du crâne) étaient plus variables que chez *Cervus* s.l., mais cette variabilité, sans doute largement adaptative, ne nous semble pas incompatible avec la monophylie de la famille. Notons d'ailleurs que la distribution de l'un des principaux caractères mis en évidence par MEUNIER, la flexure de la base du crâne («Basislordose») correspond assez bien à celle de la division des choanes, ce qui tend à confirmer au moins la validité du regroupement basé sur ce caractère. Nous ne tenterons pas d'établir l'ordre des dichotomies chez les *Odocoileinae*; on peut néanmoins supposer que la première a du isoler *Capreolus*, qui se distingue des autres par quelques traits, dont deux au moins sont primitifs.

A l'exception du «pli protoconal», dont la polarité est douteuse, tous les caractères dentaires et crâniens présentés par les plésiométacarpaliens sont plésiomorphes. En revanche, la position des vestiges de métacarpiens latéraux, dérivée différemment des télémétacarpaliens, et la présence de lysine en position 34 sur la ribonucléase pancréatique semblent montrer que les plésiométacarpaliens ne sont pas paraphylétiques, ces caractères étant apomorphes. On peut donc les appeler Cervinae GRAY, 1821.

Position d'*Hydropotes*

Comme les Cervidae à bois, *Hydropotes* possède deux trous lacrymaux et un canal s'enfonçant profondément en tunnel à l'extrémité distale du métatarse. Comme eux aussi il possède une fosse lacrymale (absente chez *Moschus*) un psalterium quadrupliqué (dupliqué chez *Moschus*) mais pas de vésicule biliaire (qui existe chez *Moschus*). Ces caractères dérivés nous semblent montrer que le groupe *Hydropotes* + Cervidae à bois est monophylétique dans la nature actuelle. Nous l'appelons donc Cervidae. Si on admet que Odocoileinae et Cervinae constituent aussi deux groupes monophylétiques, *Hydropotes* peut être le groupe-frère de l'un d'eux, ou de l'ensemble des deux. Nous envisagerons successivement chacune de ces hypothèses.

a) Les Odocoileinae sont le groupe-frère de l'ensemble *Hydropotes* + Cervinae

Cette hypothèse peut probablement être rejetée, car aucun caractère assurément dérivé n'est partagé par *Hydropotes* et les Cervinae. Parmi les caractères de polarité douteuse, ils ont en commun l'absence de pli protoconal, un Nombre Fondamental de chromosomes de 70, et un chromosome X acrocentrique.

b) Les Cervinae sont le groupe-frère de l'ensemble *Hydropotes* + Odocoileinae

A l'appui de cette hypothèse viennent deux caractères importants: *Hydropotes* est un télémétacarpalien, et le débouché du canal temporal est largement ouvert médialement. Comme chez quelques Odocoileinae aussi (*Hippocamelus* et certains *Odocoileus*) le lacrymal est séparé de l'orbito-sphénoïde dans l'orbite, alors que ces os viennent toujours en contact chez les Cervinae. Cette phylogénie implique cependant:

— soit la perte des bois chez *Hydropotes*, soit leur apparition parallèle chez les Odocoileinae et les Cervinae. La perte des bois pourrait s'expliquer par une réduction de la taille chez *Hydropotes* (GOULD 1974) mais même l'apparition par deux fois de la caducité des bois n'est pas, à notre avis, invraisemblable.

— la persistance, ou l'apparition, de longues canines supérieures chez *Hydropotes*. Le premier cas confirmerait la perte en parallèle de ces défenses chez les Odocoileinae et chez la plupart des Cervinae, que la présence de ces dents chez *Muntiacus* implique, mais nous penchons plutôt pour le second, les canines supérieures d'*Hydropotes* (comme d'ailleurs celles de *Moschus*) différant de celles des Pecora anciens (*Dremotherium*, *Palaeomeryx* ...) par leur croissance continue et leur section moins triangulaire.

— qu'un Nombre Fondamental de chromosomes de 70 est, soit primitif pour les Cervidae, soit atteint parallèlement chez *Hydropotes* et les Cervinae.

c) *Hydropotes* est le groupe-frère de l'ensemble Cervinae + Odocoileinae

Cette hypothèse a l'avantage de n'impliquer aucun parallélisme dans l'apparition des bois caducs, mais elle exige deux ouvertures du trou temporal, et à deux reprises la disparition de la partie proximale des métacarpiens latéraux, puisque *Hydropotes* est un télémétacarpalien.

L'hypothèse «b» (*Hydropotes* est le groupe-frère des Odocoileinae, ou peut-être même, est un Odocoileiné) est, à notre avis, la plus vraisemblable, bien qu'elle ne soit pas vraiment satisfaisante.

Les fossiles et la paléobiogéographie

Les Cervidae sont des Ruminants principalement «laurasiatiques». Leur pénétration en Afrique est très marginale et très récente, et le franchissement de l'isthme de Panama ne remonte qu'au Pliocène supérieur, peu après l'apparition des Cervidae en Amérique du Nord. En laissant de côté *Hydropotes*, dont la position phylétique est incertaine, comment peut-on tenter de relier l'histoire biogéographique des Cervidae avec la dichotomie Cervinae/Odocoileinae? Trois scénarios sont envisageables;

a) Les Cervidae à bois sont diphylésiques, les Cervinae provenant des formes inermes de l'Ancien Monde (*Dremotherium* ou genres apparentés), les Odocoileinae de celles d'Amérique du Nord (*Blastomeryx* et formes voisines).

b) Cervinae et Odocoileinae sont deux groupes vicariants provenant, chacun dans leur continent, de Cervidae à métacarpiens latéraux complets, certains Odocoileinae retournant ensuite dans l'Ancien Monde.

c) Les deux groupes sont nés en Eurasie, et certains Odocoileinae ont ensuite migré en Amérique.

A l'hypothèse «a» s'oppose d'abord la longue lacune, en Amérique du Nord, dans la lignée qui mènerait des «Blastomérycinés» aux premiers Odocoileinae, les Cervidae étant inconnus dans ce continent pendant tout l'Hemphillian.

A l'hypothèse «b» s'oppose l'absence de toute indication sur une interruption relativement longue de la connection Amérique du Nord — Eurasie à la fin du Néogène.

En faveur de la dernière hypothèse, il faut mentionner l'existence, dans le Pliocène inférieur de Sibérie, d'un Cervidé à choanes divisées et débouché du canal temporal non limité mésialement par le squamosal, *Pavlodaria* VISLOBOKOVA (1980). Selon cet auteur, les métacarpiens latéraux de ce genre seraient encore complets. Ceci impliquerait que la réduction de la partie proximale des métacarpiens latéraux a eu lieu deux fois: chez *Alces* et *Capreolus*, dont les choanes ne sont pas divisées, d'abord, puis chez les Odocoileinae américains. Cette phylogénie a l'avantage de n'impliquer aucun parallélisme supplémentaire pour placer *Hydropotes*.

Zusammenfassung

Neue Tatsachen zur Klassifikation der Cervidae: Über die Systematik der geweihtragenden Cervidae herrscht keine Einigkeit. Daher werden anatomische Merkmale, die häufig zur Klassifikation herangezogen werden, erörtert, auf neue trennende Merkmale aufmerksam gemacht und eine Übersicht über die bislang vorliegenden Befunde über Proteine und Chromosomen gegeben. Zumindest für die rezenten geweihtragenden Cervidae wird geschlossen, daß sowohl die Cervinae als auch die Odocoileinae (in diese Unterfamilie einbezogen *Rangifer*, *Capreolus* und *Alces*) monophyletische Gruppen sind. *Hydropotes* wird als den Odocoileinae nahestehend bewertet.

Bibliographie

- ARAMBOURG, C.: Mission scientifique de l'Omo 1932—1933. T.I: Géologie-Anthropologie. Fasc. 3. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle 1947, 231—567.
- BEINTEMA, J. J., W. GAASTRA and J. MUNNIKSMA: Primary structure of pronghorn pancreatic ribonuclease: close relationship between giraffe and pronghorn. *J. Molec. Evol.* **13** (1979) 305—316.
- BROOKE, V.: On the classification of the Cervidae with a synopsis of the existing species. *Proc. Zool. Soc. London* (1878) 883—928.
- FRICK, C.: Horned Ruminants of North-America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **69** (1937) 1—669.
- GARROD, A. H.: Notes on the anatomy of the Chinese water-deer. *Proc. Zool. Soc. London* (1877) 789—792.
- GOULD, S. J.: The origin and function of "bizarre" structures: antler size and skull size in the "Irish elk", *Megaloceros giganteus*. *Evolution* **28** (1974) 191—220.
- GROVES, C. P.: A note on the systematic position of the Muntjac (*Artiodactyla*, Cervidae). *Z. Säugetierkd.* **39** (1974) 369—372.
- HEINTZ, E.: Les caractères distinctifs entre métatarses de Cervidae et Bovidae actuels et fossiles. *Mammalia* **27** (1963) 200—209.
- : Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat., sér. C* **22** (1970) 1—303.
- LEINDERS, J. J. M., and E. HEINTZ: The configuration of the lacrimal orifices in Pecorans and Tragulids (*Artiodactyla*, Mammalia) and its significance for the distinction between Bovidae and Cervidae. *Beaufortia* **30** (1980) 7, 155—162.
- MATTHEW, W. D.: Osteology of *Blastomeryx* and phylogeny of the American Cervidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **24** (1908) 535—562.
- MEUNIER, K.: Die Knickungsverhältnisse des Cervidenschädels. Mit Bemerkungen zur Systematik. *Zool. Anz.* **172** (1964) 184—216.
- NEITZEL, H., U. BENDUM, J. BOGENBERGER, F. FITTLER and K. SPERLING: Chromosomale und molekulare Evolution bei Cerviden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **79** (1986) 149—159.
- SIMPSON, G. G.: The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **85** (1945) 1—350.
- VIRET, J.: *Artiodactyla*. In: *Traité de Paléontologie*. Ed.: J. PIVETEAU, Paris: Masson 1961.
- VISLOBOKOVA, I. A.: The systematic position of a deer from Pavlodar and the origin of the Neocervinae. *Paleont. J.* (1980) 3, 97—111.
- WANG ZONGREN and DU RUOFU: Karyotypes of Cervidae and their evolution. *Acta Zool. Sin.* **29** (1983) 214—222.
- ZDANSKY, O.: Fossile Hirsche Chinas. *Paleont. Sin. C* **2** (1925) 3, 1—90.

GENEVIÈVE BOUVRAIN, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université Pierre et Marie Curie, 4, Place Jussieu, F-75252 Paris (France)