

REMARQUES SUR LA SYSTÉMATIQUE ET LA PHYLOGÉNIE DES GIRAFFIDAE
(ARTIODACTYLA, MAMMALIA)

par

DENIS GERAADS *

RÉSUMÉ

Une analyse cladistique, basée sur des caractères crâniens (spécialement la nature des « cornes »), dentaires et squelettiques, permet de définir la famille des Giraffidae, et de reconsidérer les subdivisions classiquement admises. *Canthumeryx* est le Giraffidae le plus ancien et le plus primitif. Les Sivatheriini, *Giraffokeryx* et les Giraffini constituent une trichotomie non résolue. Dans cette dernière tribu, *Okapia* est le genre-frère de *Giraffa*.

ABSTRACT

A cladistic analysis, based upon cranial (especially the nature of « horns »), dental and skeletal characters, leads to a definition of the Giraffidae and to a revision of the classical subdivisions. *Canthumeryx* is the earliest and most primitive Giraffidae. The Sivatheriini, *Giraffokeryx* and the Giraffini form an unsolved trichotomy. Within the latter tribe, *Okapia* is the sister-genus of *Giraffa*.

MOTS-CLÉS : ANALYSE CLADISTIQUE, GIRAFFIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA.

KEY-WORDS : CLADISTIC ANALYSIS, GIRAFFIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA.

* U.A. 49 du CNRS, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, Université Paris VI, 4 pl. Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.

TABLE DES MATIÈRES

I — Introduction	p. 466	C) Place de <i>Prolibytherium</i>	p. 472
II — Caractères utilisables	p. 467	D) Subdivisions des Giraffidae	p. 472
A) Appendices crâniens	p. 467	E) Monophylie des Sivatheriini	p. 472
B) Dentition	p. 468	F) Monophylie des Giraffini	p. 473
C) Membres	p. 469	G) Le problème des « Paléotraginés » ...	p. 473
D) Crâne.....	p. 469	H) Contenu du genre <i>Palaeotragus</i>	p. 473
III — Discussion de quelques groupes	p. 471	I) Place d' <i>Okapia johnstoni</i>	p. 474
A) Giraffidae	p. 471	J) Phylogénie de <i>Giraffa</i>	p. 474
B) Place de <i>Nyanzamerix</i>	p. 472	IV — Conclusions	p. 476

I — INTRODUCTION

A la suite de Linné, qui rangeait la Girafe dans son vaste genre *Cervus*, la plupart des zoologistes et paléontologues ont rapproché, pendant deux siècles, les Giraffidés des Cervidés, en se fondant exclusivement sur des caractères primitifs (forme du crâne, absence d'étui corné, dents basses). Cette position a néanmoins été contestée depuis longtemps, dès 1955 par Frechkop, puis de plus en plus fréquemment (Geraads 1974 ; Leinders & Heintz 1980 ; Leinders 1984 ; Scott & Janis, s/s pr.). L'application des principes de la systématique phylogénique a conduit à l'abandon actuel du terme de Cervoidea (Cervidae + Giraffidae).

La question de la monophylie de la famille semble en revanche résolue dans l'esprit de la plupart des auteurs : de Bohlin (1926) à Hamilton (1978) la canine inférieure bilobée constitue une synapomorphie suffisante. Les subdivisions du groupe ne varient guère non plus. Les Sivathériinés sont bien particuliers, et Murie (1871) puis Hamilton (1978) en ont même fait une famille à part. Si on n'y fait rentrer que des genres postérieurs au Miocène moyen (*Helladotherium*, *Bramatherium*, *Sivatherium*), la monophylie de cet ensemble ne fait guère de doute. Dans les Giraffinés

on regroupe les genres qu'on a cru pouvoir rapprocher de *Giraffa*. *Bohlinia* du Miocène supérieur est la forme la moins mal connue (Bohlin 1926 ; Geraads, 1979). Les Paléotraginés constituent un groupe fourre-tout, supposé primitif, dont la seule caractéristique semble être la présence d'appendices crâniens supra-orbitaires pointus. On en a souvent rapproché l'Okapi, volontiers considéré comme une forme primitive : Hamilton (1978) en fait même le taxon-frère des autres Giraffidés.

Depuis quelques années, la question s'est compliquée par la prise en considération des formes anciennes de l'Ancien Monde dépourvues de bois caducs comme d'étui corné. Groupe-dépottoir, Giraffidae ou Giraffoidea ont ainsi dû accueillir les genres miocènes *Palaeomerix* VON MEYER, *Lagomerix* ROGER, *Triceromerix* CRUSAFONT, *Prolibytherium* ARAMBOURG, *Climacoceras* MAC INNES et *Nyanzamerix* THOMAS.

Avant de discuter quelques-uns des taxons inclus dans les Giraffidae, je passerai en revue les structures essentielles dont l'analyse a servi de base aux auteurs dans l'établissement de la classification : appendices crâniens, dentition, membres, crâne.

II — CARACTÈRES UTILISABLES

A) APPENDICES CRÂNIENS

Giraffidés actuels

On désigne traditionnellement sous le nom d'ossicône les os constituant les appendices crâniens des Giraffidés, bien qu'à l'origine R. Lankester (1902) l'ait appliqué (« ossicusp ») à tous les Pecora. On sait néanmoins (voir ci-dessous) que l'ossicône des Giraffidés actuels est une structure très particulière, et il semble préférable, dans un souci de clarté, de réserver provisoirement ce terme pour les cornes de la Girafe et le l'Okapi.

L'ossicône est déjà bien développé à la naissance, mais il ne gêne en rien la parturition, sa fixation sur le crâne étant alors très lâche (Naaktgeboren 1969). Chez l'Okapi il n'existe qu'une paire d'ossicônes au-dessus des frontaux, alors que la Girafe, en plus d'une paire au-dessus de la suture coronale, peut développer un ossicône supplémentaire naso-frontal impair. L'ossicône est précédé avant la naissance par une ébauche cartilagineuse, qui forme selon Dagg & Foster (1976) l'extrémité de l'ossicône adulte. Comme une apophyse pourvue d'un point d'ossification indépendant, celui-ci est uni aux os du crâne par une « fibrocartilagineous matrix » (Murie 1872) qui finit par s'ossifier complètement.

La croissance de l'ossicône cesse alors, à l'exception d'une apposition secondaire d'os, spécialement chez le mâle, chez qui elle peut d'ailleurs s'étendre sur une grande partie du toit crânien, avec parfois développement de cornes occipitales. L'ossicône lui-même devient remarquablement dense et compact, la pneumatization demeurant limitée aux os du crâne, et ne pénétrant pas dans l'ossicône, qui ne manifeste aucun signe de résorption osseuse. Les Giraffidés actuels se distinguent par là radicalement des Cervidés dont le bois n'est qu'une apophyse du frontal, d'origine périostique, et à croissance apicale, comme de nombreuses expériences l'ont montré. Si le bois des Cervidés est recouvert d'un velours richement vascularisé, la peau couvrant les cornes de la girafe n'est au contraire, selon Spinage (1970) « no more velvet-like than that covering the rest of the animal's body ». De nombreux auteurs ont en revanche établi un parallèle entre l'ossicône et l'« os cornu » des Bovidés, comme lui à l'origine indépendant du frontal. L'os cornu se soude néanmoins beaucoup plus rapidement sans que la croissance cesse. La cheville des Bovidés (Duerst 1926) s'accroît en volume et par sa pointe tandis que la partie axiale tend à se résorber, comme le bois des

Cervidés. L'évolution inverse suivie par l'ossicône des Giraffidés actuels en fait un type d'appendice crânien tout à fait original ; sa densification doit être considérée comme une synapomorphie essentielle de la Girafe et de l'Okapi.

Il est donc clair qu'il ne s'agit pas d'une structure primitive, et que baptiser ossicône tout appendice crânien de Ruminant non recouvert d'étui corné et non caduc ne fait qu'entretenir une confusion. Ne peuvent être appelés ainsi que ceux dont on sait qu'ils ont même origine et même évolution ontogéniques que ceux de la Girafe. L'emploi de ce terme ne devrait pas être systématiquement étendu à toutes les formes supposées proches des Giraffidés, et encore moins tenir lieu de démonstration de cette proximité.

Comparaison avec les formes fossiles

Si des ossicônes de *Giraffa*, non soudés au crâne, ne sont pas rares dans le Plio-Pléistocène est-africain, il est remarquable de constater qu'on n'en a jamais signalé chez aucun autre Giraffidé fossile. Si les cornes de ces derniers étaient à l'origine indépendantes du crâne, leur soudure était certainement très précoce. Il est clair, d'autre part, que les ramifications des appendices crâniens de *Climacoceras* (MacInnes 1936 ; Hamilton 1978), *Bramatherium* (Lewis 1939) ou *Sivatherium* (Singer & Boné 1960) ne peuvent apparaître que par croissance apicale, comme le suggèrent aussi les traces de vaisseaux visibles sur ces appendices. Même si ceux-ci étaient précédés d'une ébauche indépendante (ce qui n'est pas démontré), leur mode de croissance les apparente plus à ceux des Bovidés ou des Cervidés qu'à ceux des Giraffidés actuels.

La structure interne présente aussi des différences. Chez la Girafe et l'Okapi, on n'observe pas de différenciation entre zones externe et interne (Rothschild & Neuville 1910, 1911). D'abord spongieux, l'ossicône devient plus dense avec l'âge, et remarquablement compact chez les vieux mâles. Sur un *Sivatherium* de Djibouti (Geraads 1985) on note une différenciation très nette entre une zone externe dense et une zone principalement interne plus lacunaire ; sur un autre spécimen la zone interne spongieuse est beaucoup plus réduite. Rothschild & Neuville (1910) ont montré que la différenciation existait aussi sur le type *Palaeotragus rouenii* de Pikermi ; sur un autre crâne, de Macédoine, à cornes plus petites (Geraads 1978, pl. I,

fig. 2) cette distinction est également nette, au moins à la base. Chez aucun Giraffidé fossile on n'observe la structure extrêmement dense et compacte des ossicônes des formes actuelles.

Même si tout ceci ne démontre pas que les modalités précises de la formation et de la croissance des appendices crâniens de *Palaeotragus* et des Sivathériinés étaient identiques à celles des Cervidés (à l'exclusion évidemment de la caducité, qui n'est qu'une autapomorphie de cette famille), rien en revanche n'indique une quelconque homologie avec ceux des Giraffidés actuels. Chez la Girafe au moins, les ossicônes et le développement de l'ossification (exostoses) du crâne sont en relation avec un mode bien particulier de combat intraspécifique (la tête étant utilisée comme une massue) que ne pouvaient évidemment pas pratiquer les Sivathériinés. On ne peut même pas exclure que les appendices crâniens de certains Giraffidés fossiles aient été recouverts d'un étui corné.

Le chevauchement par la corne, comme chez *Giraffa*, de deux os de la voûte crânienne (frontal et pariétal) a parfois été utilisé comme argument pour assimiler les cornes de certains Giraffidés fossiles (*Giraffokeryx* : Colbert, 1933) à des ossicônes (c'est-à-dire à des os indépendants à l'origine), mais ce chevauchement n'a en fait jamais été réellement observé. La position de la suture coronale peut varier d'un genre à l'autre, et il est fort possible, sinon très probable, que le frontal accompagne la corne si celle-ci migre vers l'arrière, comme chez les Bovini.

Les problèmes relatifs à l'homologie des appendices crâniens se posent aussi dans les formes actuelles. L'homologie des ossicônes de l'Okapi et de la Girafe prête à discussion : ceux de cette dernière sont, au moins à l'origine, supra-pariétaux, et le fait qu'un ossicône indépendant impair puisse aussi se former montre qu'il s'agit de structures qui peuvent apparaître aisément. Notons que chez les Bovidés, l'os cornu ne se développe jamais au-dessus des pariétaux. Selon l'hypothèse la plus économique, une dichotomie majeure sépare néanmoins les Giraffidés actuels des formes à cornes plus ou moins ramifiées (*Climacoceras*, *Bramatherium*, *Sivatherium*, etc) et tout cladogramme doit faire intervenir ce caractère essentiel. Les appendices de type *Palaeotragus* (pointes supra-orbitaires simples) n'évoquent guère plus les ossicônes des Giraffidés actuels que d'autres types de cornes. Ils peuvent même n'être homologues d'aucun d'eux et représenter un type particulier, les appendices crâniens ayant pu apparaître à plusieurs reprises au cours de l'évolution des Giraffidés.

A un niveau taxonomique moins élevé, le nombre et l'orientation des appendices crâniens ont souvent été utilisés dans la systématique. Il est, hélas, bien souvent difficile de démêler ce qui relève de la variation inter-spécifique, individuelle, du dimorphisme sexuel ou du stade ontogénique. *Sivatherium maurusium* du Plio-Pléistocène africain illustre le mieux ce problème (Harris 1974 ; Geraads 1985) qu'on retrouve chez *Giraffa*, *Samotherium* (ce genre est discuté p. 473), etc.

B) DENTITION

Les dents les plus fréquemment étudiées sont les prémolaires supérieures de lait, et surtout les prémolaires inférieures définitives. Depuis Bohlin (1926) la présence d'un vestige de cingulum sur DP2 a souvent servi à distinguer Sivathériinés et *Okapia* d'une part, chez qui ce cingulum a disparu, des « Paléotraginés » et « Giraffinés », chez qui il est encore présent. En réalité ce cingulum est fréquent chez *Okapia*, et le nombre de DP2 de Sivathériinés où cette absence a pu être démontrée est extrêmement réduit. Ce caractère me semble donc peu probant.

Dès le Miocène supérieur les « Paléotraginés » acquièrent des DP3 molarisées à lobe antérieur court. Il est remarquable que cet ensemble, où les apomorphies crâniennes semblent si rares, soit le plus évolué dans sa dentition : il en est en effet de même des prémolaires inférieures, dents qui ont le plus souvent retenu l'attention des auteurs. Un facteur fondamental, la taille de l'animal, a cependant été négligé dans l'étude de ces dents. Les Giraffidés sont les plus grands Ruminants, ce sont aussi les seuls chez qui la P4 soit aussi constamment molarisée. Dans une espèce de taille assez variable, comme « *Samotherium* » *boissieri*, il semble que les plus grands individus soient aussi ceux dont la P3 est en moyenne la plus molarisée. La corrélation éventuelle probable, qui s'explique peut-être simplement par la nécessité de compenser l'accroissement du rapport poids du corps/surface masticatrice avec la taille, mériterait d'être statistiquement étudiée sur une série importante. Elle ne semble d'ailleurs pas limitée aux Giraffidés parmi les Ruminants. Ginsburg & Heintz (1966) observent que les plus grands *Palaeomeryx* de Sansan sont aussi les plus évolués. Cette corrélation se retrouve, semble-t-il, chez le Bovidé *Tragoportax* (G. Bouvrain, comm. pers.). Les plus grands des Dromomérycidés nord-américains et des Cervidés (respectivement *Yumaceras* : Frick 1937, fig. 9 et *Alces*) sont

aussi ceux dont les prémolaires rappellent le plus celles des Giraffidés : molarisation, hypoconide isolé.

Il est à noter que ce dernier caractère, considéré par Hamilton (1978) comme une synapomorphie des Giraffidés vrais, ne se distingue pas de manière aussi rigoureuse qu'on aurait pu le souhaiter de l'état plésiomorphe (éocrête continue). La liaison entre le talonide et le trigonide s'atténue progressivement dans la série morphologique menant de *Climacoceras* et *Canthumeryx* du Miocène inférieur et moyen africain (Hamilton 1978, fig. 31-32) et *Giraffokeryx* du Miocène moyen et supérieur de Siwalik (Pilgrim 1911, pl. II, fig. 1). Cette liaison persiste fréquemment au Miocène moyen, plus rarement au Miocène supérieur (Bohlin 1926, pl. III, fig. 3-4). L'isolement d'un hypoconide n'est qu'une composante du processus de molarisation des prémolaires. *Decennatherium* du Vallésien d'Espagne (Morales & Soria 1981), qu'il semble difficile d'exclure des Giraffidés, possède encore une éocrête continue, que j'ai aussi notée sur une P4 de « *Samotherium* » *neumayri* de Maragha (MNHNP).

Enfin, l'importance de la variabilité individuelle est évidente à l'examen de la moindre série, même limitée. On peut aisément observer, dans diverses espèces de « Paléotraginés » du Miocène supérieur (*Palaeotragus rouenii* de Pikermi, *P. microdon* de Chine, *P. coelophrys* et « *Samotherium* » *neumayri* de Maragha) de fortes variations de la molarisation de P3 et de la taille du talonide de P4, qui ne constituent pas des anomalies. Ceci n'implique évidemment pas que les caractères des prémolaires inférieures n'ont aucune signification, mais qu'ils ne peuvent être rigoureusement triés dans un schéma dichotomique, à moins de dissimuler une grande partie de l'information disponible.

C) MEMBRES

Bien que tous les auteurs aient noté que les membres de *Giraffa* sont particulièrement longs, cette tendance à l'allongement est souvent considérée comme générale dans la famille. La figure 1 illustre les relations entre la longueur du métatarse et sa dimension transversale distale chez la plupart des Giraffidés ainsi que chez quelques autres Ruminants (je pense que la DAP au milieu, utilisée par Mac Mahon 1975, est peu significative car trop variable avec le développement des crêtes plantaires). On constate immédiatement la grande dispersion des points correspondant aux

Giraffidés. Globalement, il existe une faible allométrie positive de la DT distale par rapport à la longueur ($a = 1,309$), mais la corrélation entre ces deux mesures est médiocre (intervalle de confiance de r au seuil de 95 % : $0,31 < r < 0,835$) et tient pour une large part aux deux spécimens incertains de *Canthumeryx* (sans ceux-ci : $0,105 < r < 0,752$). Beaucoup de taxons (*Sivatheriini*, « *Samotherium* », *Palaeotragus coelophrys*, *P. expectans*, *Okapia*) ne diffèrent pas, ou très peu, des Cervidés sous ces rapports, compte tenu de leur taille supérieure. Quelques taxons seulement présentent un allongement modéré (*Canthumeryx*, « *P. germaini* ») ou fort (*P. rouenii*, *P. primaevus*, *Giraffa* et *Bohlinia*). Les Giraffidés ne peuvent donc pas être globalement considérés comme des Ruminants « dolichopodes » puisque la majorité des espèces se conforme au schéma général des Cervidés. A un niveau taxonomique inférieur, on peut noter l'isolement de l'ensemble *Giraffa-Bohlinia*, celui de *Sivatherium*, ceux de *P. rouenii* et surtout de *P. primaevus* par rapport aux autres *Palaeotragus* ; celui d'*Okapia* n'est dû qu'à sa petite taille. Le degré d'allongement du métatarse, bon indicateur de celui des membres, ne confirme donc aucune des subdivisions classiques des Giraffidés.

Les autres caractéristiques du squelette sont d'utilisation difficile. S'il est souvent possible de distinguer deux espèces, congénériques ou non, à partir d'os isolés, c'est en général grâce à des particularités de portée limitée : un os peut être nettement différent dans deux formes voisines. La région du tarse a le plus souvent retenu l'attention : l'astragale fournit parfois d'excellents critères distinctifs (*Giraffa/Bohlinia* : Geraads 1979). L'articulation métatarsienne postérieure sur le cubo-naviculaire semble apparaître indépendamment dans de nombreuses espèces, sans que la taille semble intervenir (ce parallélisme n'est pas limité aux Giraffidés chez les Ruminants).

D) CRÂNE

En dehors de celui des Sivathériinés, qui comporte de nombreux traits propres, il est difficile de mettre en évidence des synapomorphies autres que celles communes à toute la famille. Parmi ces dernières on peut citer : la saillie vers l'arrière de la partie supérieure de la crête et des condyles occipitaux ; la présence sur l'occipital de profondes dépressions pour le ligament nuchal ; l'allongement du museau, donc du diastème (parfois secondairement réduit). On peut tenter de

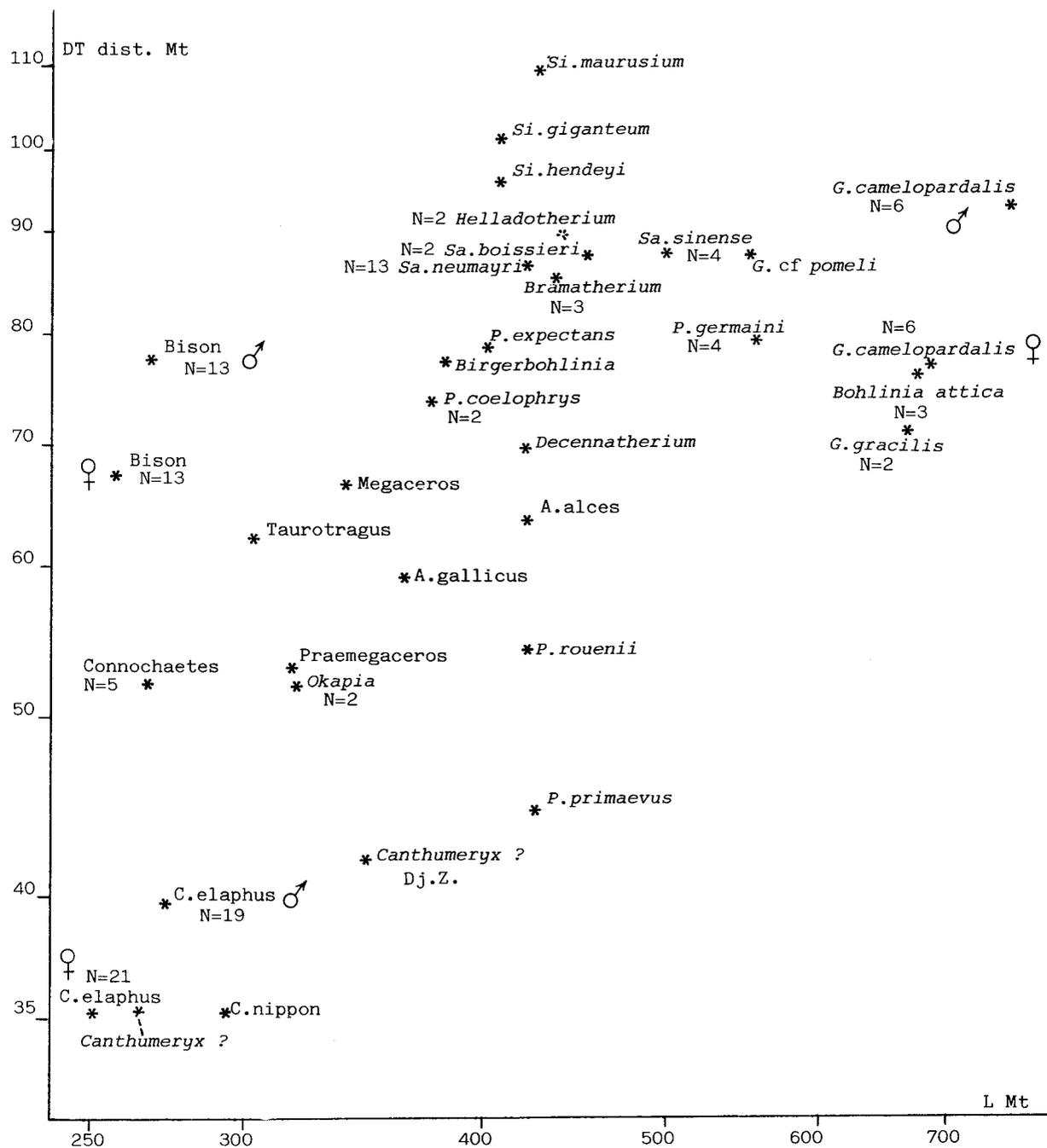


Fig. 1 — Rapports entre la longueur du métatarse et sa dimension transversale distale chez la plupart des Giraffidés, ainsi que chez quelques autres grands Ruminants.

A = *Alces* ; C = *Cervus* ; G = *Giraffa* ; P = *Palaeotragus* ; Sa = « *Samotherium* » ; Si = *Sivatherium* ; Dj. Z. = Djebel Zelten. Les Giraffidés sont en italiques. Coordonnées logarithmiques.

Metatarsal distal width plotted against its length in most of the Giraffidae and some other large Ruminants.

Dj. Z. = Gebel Zelten. Giraffids are italicized. Logarithmic coordinates.

relier ces caractères à deux des principaux traits des Giraffidés, la canine bilobée et la grande taille (et accessoirement l'allongement du cou et des membres), et en prenant comme modèle (peut-être extrême) la girafe, suggérer une interprétation fonctionnelle simple. La girafe (Lydekker 1903) se sert de ses dents frontales comme d'un peigne lui permettant de séparer des rameaux les minuscules feuilles d'acacias dont elle se nourrit. Contrairement à beaucoup d'autres Ruminants, et grâce à la disposition des condyles, elle est capable d'étendre sa tête dans le prolongement du cou, l'action des muscles extenseurs étant facilitée par la saillie de la crête occipitale. Enfin, sa grande taille et l'allongement des extrémités lui permettent d'atteindre les branches les plus élevées. On peut dès lors se demander si une telle spécialisation alimentaire n'a pas présidé à l'évolution de l'ensemble du groupe dès son origine, impliquant d'autres caractéristiques (développement du ligament nuchal, molarisation des prémolaires), s'opposant au contraire à d'autres modifications habituelles chez les Ruminants : les dents restent basses, la base du crâne n'est jamais que très peu fléchie (les axes basicrânien et basifacial convergent même vers l'avant chez les Sivathériinés). Seuls ces derniers s'écarteront par la suite franchement, tant dans leur anatomie que dans leur mode de vie de ce schéma de base.

Deux points importants restent à examiner, les trous lacrymaux et la mastoïde. Selon Leinders & Heintz (1980), il n'existait à l'origine qu'un seul trou lacrymal chez les Ruminants, situé dans la cavité orbitaire.

Les Cervidés, les Hoplitomerycidés (Leinders 1984) et les Antilocapridés en ont acquis un deuxième, les Bovidés sont généralement restés primitifs, les Giraffidés actuels n'en ont souvent plus du tout. A l'exception de *Canthumeryx* qui en est encore pourvu (BM.M. 26 670, type de « *Zarafa zelteni* ») il semble que cette disparition soit habituelle chez les fossiles ; trop peu de crânes bien conservés sont cependant connus pour qu'on puisse voir là une synapomorphie des Giraffidés post-burdigaliens.

Le même problème de matériel se pose pour la région mastoïdienne. *Prolibytherium* du Miocène inférieur représente clairement l'état primitif, alors que chez les Giraffidés actuels l'apophyse post-tympanique vient au contact de l'apophyse jugulaire, la *pars mastoïdea* étant repoussée vers le haut. Il semble qu'il en soit de même chez « *Samotherium* » (MNHNP, n° MAR 651), *P. microdon* (Bohlin 1926, pl. I, fig. 1) et *Sivatherium* (Geraads 1985). Cette disposition, inconnue chez tous les autres Ruminants est donc manifestement dérivée. Chez *Canthumeryx* (BM.M. 670), la mastoïde, bien qu'un peu réduite, sépare encore l'apophyse jugulaire du processus post-tympanique du squamosal.

La position de la gaine du tympano-hyal varie peu par rapport à la bulle. Primitivement postéro-latérale, elle peut se déplacer un peu vers l'avant si le conduit auditif devient plus transversal (« *Samotherium* », *Sivatherium*) mais elle ne devient jamais aussi antéro-latérale que chez certains Bovidés.

III. DISCUSSION DE QUELQUES GROUPES

A) GIRAFFIDAE

Ce groupe peut être défini par la possession d'une canine inférieure bilobée, synapomorphie la mieux établie. J'en exclus donc toutes les formes chez qui elle est simple (Dromomerycidés) et provisoirement, les formes douteuses chez qui elle est inconnue : *Triceromeryx*, « Palaeomerycidae » et « Lagomerycidae », etc., ainsi que *Nyanzameryx* et *Prolibytherium* qui sont cependant rediscutés ci-après.

La taille, la pneumatisation du crâne, le deuxième lobe de la canine, la molarisation de P4, se développent au cours du Miocène. Quelques caractères squelettiques : coulisse bicipitale de l'humérus large et

dédoublée, ulna très réduit, trochlée distale du fémur très dissymétrique (peut-être liée à un mécanisme de blocage de la rotule comme chez les Equidés), résultent probablement surtout de la grande taille.

Les Giraffidés ne partagent aucune synapomorphie avec les Cervidés exclusivement. On retrouve en revanche chez les Bovidés : la disparition des dents frontales supérieures, la forte réduction des métapodes latéraux, et la présence d'une gouttière tout le long de la face antérieure du métatarse. Je considère ce dernier caractère comme dérivé car inconnu avant le Miocène ; il doit être distingué du caractère « absence de tunnel » qui, lui, est primitif et simplement dû à la fusion incomplète des métatarsiens

(Ruminants primitifs). Il est douteux que ces trois synapomorphies suffisent à définir un groupe monophylétique. Il est clair en tout cas que les « Cervoidea » (Cervidae + Giraffidae) n'en constituent pas un.

B) PLACE DE *NYANZAMERYX*

Ce genre a été décrit récemment par Thomas (1984) du Miocène du Kenya. Bien que la canine soit inconnue, cet auteur le rattache aux Giraffoidea, sur la base de deux structures de type primitif : les appendices crâniens (qu'on ne peut assimiler ni à des bois caducs, ni à des chevilles) et le basioccipital (dépourvu de tubérosités antérieures). Le profil crânien (Thomas 1984, fig. 5) est régulièrement convexe, la crête occipitale n'est pas saillante. Thomas a rattaché à *Nyanzamerix* une série dentaire inférieure très semblable à celle de *Climacoceras*, mais il ne me semble pas démontré qu'elle n'appartienne pas en réalité à ce dernier genre ; quoi qu'il en soit, l'auteur reconnaît que tous les caractères de la dentition inférieure sont primitifs. Aucun caractère dérivé ne permet donc d'inclure *Nyanzamerix* parmi les Giraffidae.

C) PLACE DE *PROLIBYTERIUM*

La canine inférieure est inconnue. Ce genre du Miocène inférieur de Lybie (Hamilton 1973) possède de nombreux traits primitifs par rapport aux Giraffidés (présence d'une fosse pré-orbitaire ; au moins un trou lacrymal ; condyles occipitaux et crête occipitale peu saillants ; apophyse mastoïde bien développée ; absence de pneumatisation du crâne ; diastème court) ainsi que quelques caractères évolués : appendices crâniens très étendus, axe basi-crânien redressé (*contra* Arambourg 1961, et Hamilton 1973 ; ce caractère est pourtant très net sur le crâne « syntype » figuré par Arambourg 1961), et un trait surprenant sur un spécimen de cet âge (Miocène inférieur) et de cette taille (faible), l'isolement « girafien » presque complet du talonide de P4. Cet unique caractère me semble néanmoins insuffisant pour inclure *Prolibytherium* parmi les Giraffidae. Si la canine est bilobée, ce genre pourrait néanmoins constituer le groupe-frère de la famille telle qu'elle est délimitée ici.

D) SUBDIVISION DES GIRAFFIDAE

La nature et l'homologie des appendices crâniens constitueraient sans nul doute la meilleure base à

l'établissement de coupures à l'intérieur des Giraffidae. Les incertitudes qui règnent à ce sujet interdisent malheureusement de préciser le rang de nombreux taxons. Les appendices crâniens de *Climacoceras* et des Sivathériinés ne sont certainement pas homologues de ceux des Giraffidés actuels. *Climacoceras*, dont le crâne est inconnu, doit être laissé parmi les incertae sedis. Je considère, avec Hamilton (1978, fig. 9), que *Canthumerix* est le taxon-frère d'un groupe possédant, outre les synapomorphies signalées par cet auteur (à mon avis peu significatives) les caractères suivants, qui le distinguent de tous les autres Ruminants, y compris *Canthumerix* : contact entre l'apophyse post-tympanique du squamosal et l'apophyse jugulaire, perte probable du trou lacrymal, allongement du radius qui devient (à l'exception de quelques spécimens d'*Okapia*) l'os le plus long du squelette (alors que le tibia est plus long chez *Canthumerix* : Hamilton 1978, tabl. 19 et 23). Ce groupe doit logiquement être appelé Giraffinae ; le contenu de cette sous-famille est ici beaucoup plus vaste que dans son acception habituelle. Les ensembles qui la composent sont discutés ci-après.

E) MONOPHYLIE DES SIVATHERIINI

Il s'agit là d'un groupe bien défini par les caractères apomorphes suivants : grande taille, donc membres massifs (il n'y a guère que chez *Sivatherium* que les métapodes soient plus robustes que ne le veut l'allométrie) ; prémolaires grosses (la série des prémolaires supérieures peut être aussi longue que celle des molaires) ; appendices crâniens situés en arrière de l'orbite (mais peut-être toujours sur le frontal) tendant à se ramifier, à croissance apicale ; crâne (spécialement sa partie postérieure) court et large ; axes basi-crânien et basi-facial parallèles ou convergents vers l'avant ; j'ajouterais volontiers : P3 non molarisée ; il se peut en effet que l'obstination que manifeste ce groupe à ne pas molariser cette dent malgré sa très grande taille, soit un caractère dérivé. J'inclus dans ce groupe *Sivatherium*, *Helladotherium* (bien que l'unique crâne complet connu soit celui d'une femelle) et *Bramatherium* (= *Vishnutherium*, = *Hydaspaththerium* : LEWIS 1939). *Birgerbohlinia* et *Decennatherium* sont beaucoup trop mal connus pour être utilement discutés. *Giraffokeryx*, inclus dans les Sivathériinés par Hamilton (1978), ne possède aucune des synapomorphies qui définissent ce groupe ; les cornes sont morphologiquement bien différentes de celles de *Sivatherium*, et leur nombre à lui seul (deux paires) ne me semble pas significatif.

F) MONOPHYLIE DES GIRAFFINI

La meilleure synapomorphie permettant de caractériser ce groupe serait la présence d'ossicônes vrais, mais celle-ci est douteuse chez *Palaeotragus*. La tendance à la molarisation de P3 se rencontre en revanche chez tous les représentants de la tribu, et ceci dès la fin du Miocène moyen (*Palaeotragus primaevus* de Fort Ternan, KNM FT 3065). Je pense que les Giraffini tels que délimités sur le cladogramme (fig. 2) constituent un groupe monophylétique, mais la reconnaissance d'autres synapomorphies serait bienvenue.

G) LE PROBLÈME DES « PALÉOTRAGINÉS »

Il s'agit là d'une question cruciale. Cette sous-famille a toujours été considérée comme un groupe fourre-tout, l'inclusion d'un taxon étant fondée sur des caractères primitifs de la dentition (tous les Giraffidés anté-vallésiens sauf *Climacoceras* ont donc été inclus dans les Paléotraginés) ou sur la présence d'au moins une paire d'appendices crâniens supra-orbitaires, simples, coniques, droits ou faiblement courbés vers l'arrière. Un tel type de corne, qui existe déjà chez *P. primaevus* (Hamilton 1978, fig. 38-40) du Miocène moyen, est le plus souvent considéré comme primitif pour les Giraffidés, et on imagine volontiers que les appendices crâniens des autres sous-familles classiques (« Giraffinae », « Okapiinae », Sivatheriinae) en dérivent, par déplacement vers l'arrière, rapprochement ou éloignement du plan sagittal, et changement de forme. Hamilton (1978) en conclut donc fort logiquement que les Paléotraginés sont paraphylétiques.

Les cornes sont extrêmement latérales chez les Palaeotraginés comme chez *Canthumeryx*. Si on n'accepte pas le parallélisme dans le processus d'exclusion de la mastoïde de la face inférieure du crâne, il faut admettre que cette position des cornes a été acquise par parallélisme, ou, plus probablement, qu'elle est primitive pour tous les Giraffidés. Il n'en est peut-être pas de même de la morphologie. Les cornes de *Giraffokeryx* du Miocène moyen et supérieur de Siwalik (les pièces de Yougoslavie : Ciric & Theinius 1959 et du Kenya : Aguirre & Leakey 1974, rapportées à ce genre ne peuvent guère être déterminées au-delà du niveau familial) constituent un bon intermédiaire morphologique entre les appendices supra-orbitaires simples et les cornes postérieures complexes des Sivathériinés. *Giraffokeryx* peut cependant fort bien dériver directement d'une forme voisine de

Canthumeryx sans être passé par un stade *Palaeotragus* à cornes supra-orbitaires longues et pointues, hypothèse que ne contredit pas son âge ancien.

Les cornes simples, pointues et redressées sont toujours situées au-dessus de l'orbite ou de la barre post-orbitaire et tendent même, dans les formes terminales « *Macedonitherium* » SICKENBERG, 1967, et surtout « *Sogdianotherium* » SHARAPOV, 1974, à se déplacer et à s'incliner vers l'avant. Rien ne prouve donc que cette morphologie soit primitive. Dans l'état actuel de nos connaissances, les « Paléotraginés » peuvent être considérés comme monophylétiques, mais on peut tous les inclure dans le genre *Palaeotragus*.

H) CONTENU DU GENRE PALAEOTRAGUS

L'espèce-type est *P. rouenii* GAUDRY, connue du Vallésien supérieur (Tchobroutschi : Pavlov 1913) au Turolien supérieur (Ditiko 2 : Geraads 1978). La taille est faible ; les appendices crâniens sont peu divergents ; la DP3 est courte, la P3 tend à se molariser ; les membres, et spécialement les métapodes, sont très allongés. Ces caractères se retrouvent dans la forme chinoise *P. microdon*, et, pour l'essentiel, chez *P. primaevus*, mais les espèces du Miocène supérieur *Alcicephalus coelophrys* RODLER & WEITHOFER, *Achtiaria expectans* BORISSIAK, *Palaeotragus quadricornis* BOHLIN, *Achtiaria borissiakii* ALEXEIEV, *P. hoffstetteri* OZANSOY sont plus grandes et ont des métapodes nettement plus massifs (la fig. 1 montre clairement que l'allométrie ne suffit pas à expliquer cette différence). Aucun trait significatif constant ne permet en revanche de séparer ces espèces les unes des autres, et tous ces taxons peuvent être regroupés sous le nom de *P. coelophrys*. Cette espèce n'est peut-être pas très éloignée du morphotype ancestral de *Palaeotragus*.

Samotherium se distingue de *Palaeotragus* par les caractères suivants :

- taille supérieure ;
- dents plus hautes ;
- prémolaires plus courtes relativement aux molaires (Geraads 1978) ;
- talonide des prémolaires réduit (Hamilton 1978) ;
- crâne cérébral réduit par rapport au crâne facial.

Il se peut que la première différence soit dans une large mesure responsable des suivantes, dont certaines ont sans doute été acquises par parallélisme ; *Samotherium* n'est à mon avis qu'un genre polyphylétique

regroupant les grands *Palaeotragus*, genre auquel il faut alors le réunir.

Il serait hasardeux de tenter d'établir le cladogramme de toutes ces espèces, auxquelles il faut adjoindre « *Sogdianotherium* », « *Macedonitherium* » et quelques autres formes incomplètement connues.

P. germaini ARAMBOURG, 1959, du Vallésien inférieur d'Algérie (je pense que la dent décrite sous ce nom par Churcher 1979, de Lothagam, appartient en réalité à une forme proche de *Giraffa*) présente des caractères très primitifs dans la dentition, mais atteint une taille et un degré d'allongement des métapodes inattendus pour cet âge. Aucun reste crânien de cette intéressante espèce n'est malheureusement connu, à l'exception d'un appendice crânien relativement très petit, qui devait appartenir à un jeune (le fait que la face inférieure soit lisse montre qu'il ne peut s'agir d'un ossicône isolé). Certains détails du squelette et de la dentition évoquent *Giraffa*, mais *P. germaini* ne peut certainement pas se rattacher à un genre connu.

D) PLACE D'OKAPIA JOHNSTONI

Cette espèce (rappelons que *O. stillei* DIETRICH a été rattaché au genre *Giraffa* par Harris en 1976) possède de nombreux caractères dérivés, qui montrent que sa séparation d'avec son plus proche parent connu doit être ancienne. Citons parmi ceux dont la polarité ne fait pas de doute : la forte pneumatisation du crâne (frontal, région orbitaire, palais) ; le fort développement des tubérosités antérieures du basioccipital ; la réduction des dents frontales ; le fort développement du trochin sur l'humérus ; la fusion des os de la deuxième rangée du tarse.

Hamilton (1978) voyait en *Okapia* le groupe-frère d'un ensemble (renfermant tous les autres Giraffidae), défini par les synapomorphies suivantes, dont l'okapi est dépourvu : 1) ossicônes grands ; 2) arrière crâne raccourci ; 3) orbites situées postérieurement ; 4) flexion du crâne ; 5) un certain allongement des métapodes. Examinons ces 5 points :

1) les ossicônes de l'Okapi sont effectivement petits, mais la taille des cornes ne peut être utilisée pour définir un taxon de rang élevé. Nul n'aurait idée de l'employer chez les Bovidés, par exemple.

2) et 3) sont évidemment le même caractère, mais sa polarité est incertaine. Même si l'Okapi représente la condition primitive, la girafe en est demeurée très

proche ; seuls les grands « *Samotherium* » sont vraiment dérivés (quoique l'allométrie intervienne certainement).

4) il n'est pas certain que le quasi-parallélisme des axes basicrânien et basifacial de l'Okapi soit primitif : une légère divergence se manifeste chez les Tragulidés, « *Dremotherium* » (Sigogneau 1968), *Moschus*, etc., et cette divergence tend peut-être secondairement à se réduire (les Sivatheriini démontrent que ce phénomène est réalisable).

5) les métapodes d'*Okapia* sont effectivement moins allongés que ceux de *Palaeotragus rouenii*, *P. microdon* ou *P. primaevus*, seuls Giraffidés de taille comparable. Ils le sont en revanche plus que ceux des Bovidés (*Connochaetes* et *Taurotragus*), un peu plus que ceux de *Praemegaceros* et *Megaceros*, presque autant que ceux d'*Alces*, et autant (même en tenant compte de l'allométrie) que ceux de nombreux Giraffidés tels que *P. expectans*, *P. coelophrys*, « *Samotherium* », *Birgerbohlinia*.

Il semble cependant bien que *Okapia* ne partage avec les « Paléotraginés », dont on l'a souvent rapproché, aucune synapomorphie propre à ces deux taxons. On retrouve en revanche chez les Sivatheriini la pneumatisation de la région orbitaire et du palais, et peut-être la tendance à la convergence des axes de la base du crâne. Avec *Giraffa* il a en commun la forte pneumatisation du frontal, la proximité des appendices crâniens, et surtout l'homologie vraisemblable de ceux-ci dans les deux genres, même si leur situation relativement aux os du crâne est différente. Il faut ajouter tous les caractères des parties molles (absence de rhinarium, de vésicule biliaire, etc.) qui ne sont évidemment d'aucun secours dans l'établissement d'un cladogramme, puisque observables sur les deux formes actuelles seulement.

J) PHYLOGÉNIE DE GIRAFFA

Giraffa (y compris les espèces fossiles) et *Bohlinia attica* possèdent quelques caractères crâniens communs (Bohlin 1926) ; l'allongement et les proportions des membres sont très semblables (Geraads 1979). Les deux genres sont manifestement très voisins et leurs appendices crâniens selon toute vraisemblance homologues (ossicônes). Des ossicônes isolés et au moins un crâne sur lequel ceux-ci n'étaient pas encore soudés (Omo 78.70.1232) sont connus dans les formes fossiles est-africaines.

G. camelopardalis possède, par rapport à *B. attica*, de nombreux traits dérivés (Bohlin 1926 ; Geraads 1979) qui semblent apparaître « en mosaïque » dans les diverses espèces du Pliocène et du Pléistocène africains. Chez *G. stillei* les ossicônes demeurent dépourvus du renflement terminal qu'on trouve dans les autres espèces ; en revanche les exostoses occipitales sont bien développées (Harris 1976, pl. 4-5) et le premier lobe de DP3 est court (Singer & Boné 1960, pl. XXXIV d et p. 486). Au contraire, l'espèce de Langebaanweg est plus proche de *G. camelopardalis* par ses ossicônes (Harris 1976 b, fig. 8) mais plus voisine de

Bohlinia par sa DP3 primitive, sa P3 à angle antéro-lingual complexe, son cubo-naviculaire à sillon du tendon du muscle long péronier bien marqué (ibid., resp. fig. 4 a, 9 b et 6 b). Ces espèces sont encore trop incomplètement connues pour qu'on puisse en dresser le cladogramme. *B. attica* ne semble en tout cas posséder aucun caractère apomorphe dans cet ensemble et en constitue donc un ancêtre acceptable.

Honanotherium et *Decennatherium* sont trop incomplètement connus pour être placés dans un cladogramme. Ce dernier genre est en cours de révision par Morales et Soria.

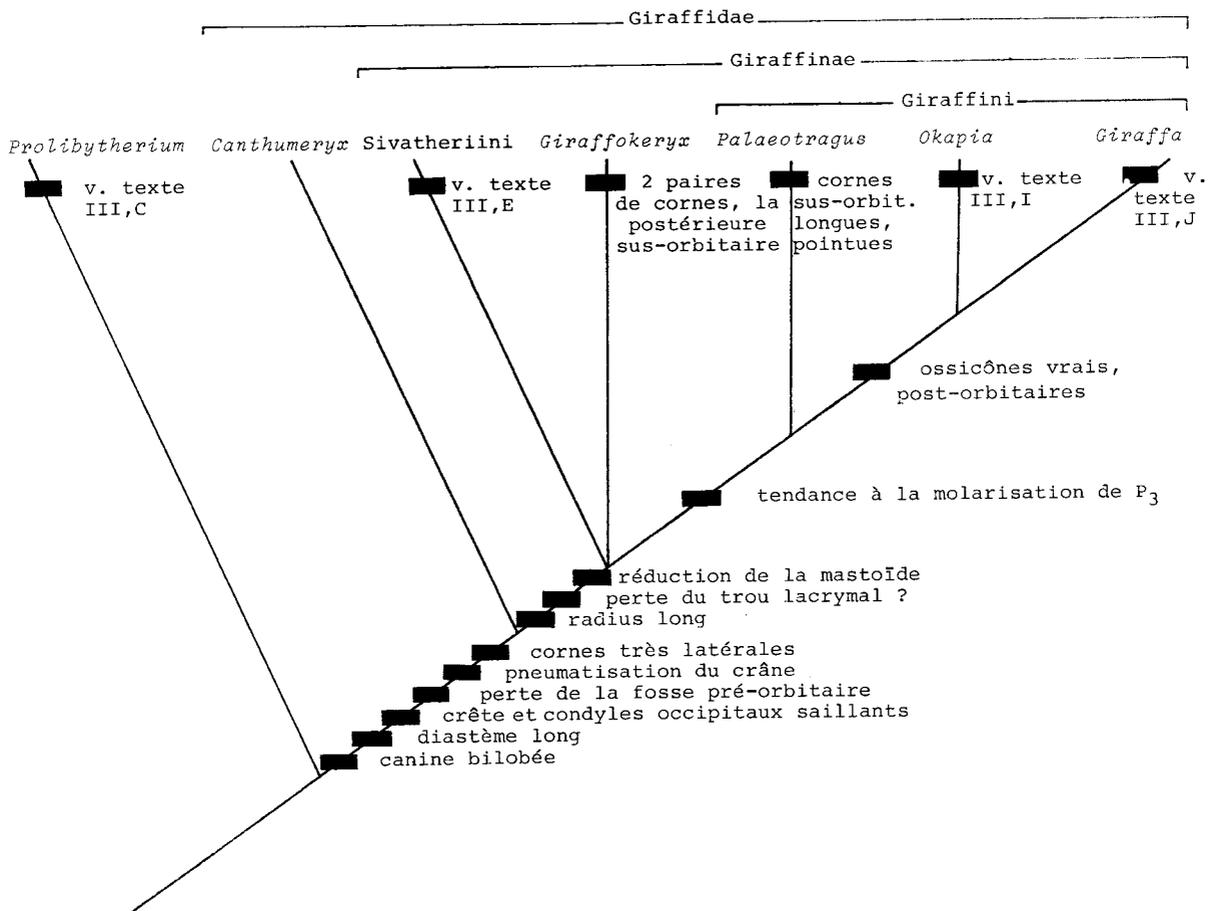


Fig. 2 — Cladogramme des Giraffidae. Les caractères apomorphes (rectangles noirs) qui définissent *Prolibytherium*, les Sivatheriini, *Okapia* et *Giraffa* sont décrits dans le texte. *Canthumeryx* semble dépourvu d'autapomorphie.

Cladogram of the Giraffidae. The apomorphic characters (black rectangles) which define *Prolibytherium*, the Sivatheriini, *Okapia* and *Giraffa* are described in the text. *Canthumeryx* appears to be devoid of autapomorphy.

IV. CONCLUSIONS

Le cladogramme de la fig. 2 ne doit être considéré que comme une ébauche de description des relations de parenté chez les Giraffidae. La trichotomie Sivatheriini/*Giraffokeryx*/Giraffini, la position de *Palaeotragus*, la définition précise des Giraffini, sont quelques-uns des problèmes non résolus.

Les conventions de Wiley (1979) permettent de transcrire ce cladogramme en une classification linéenne, qui fait clairement apparaître le grand nombre d'incertitudes.

Famille Giraffidae GRAY

† Incertae sedis P. *Climacoceras* MACINNES

† Plésion *Canthumeryx* HAMILTON

Sous-famille Giraffinae GRAY

† Incertae sedis P. *Honanotherium* BOHLIN

† Incertae sedis P. *Decennatherium* CRUSAFONT

† Incertae sedis P. *Birgerbohlinia* CRUSAFONT

† Plésion Sivatheriini MURIE sedis mutabilis

P. *Helladotherium* GAUDRY

P. *Sivatherium* FALCONER & CAUTLEY

P. *Bramatherium* FALCONER

† Plésion *Giraffokeryx* PILGRIM sedis mutabilis

Tribu Giraffini GRAY sedis mutabilis

† Plésion *Palaeotragus* GAUDRY

G. *Okapia* LANKESTER

G. *Giraffa* BRISSON (*Bohlinia attica* ?)

† = forme fossile.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGUIRRE E. & LEAKEY R. (1974) - Nakali : nueva fauna de *Hipparion* del Rift Valley de Kenya. *Estud. Geol.*, Madrid, **30**, 219-227.
- ARAMBOURG C. (1959) - Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Publ. Serv. Carte géol. Algérie, Paléont.*, Alger, NS, **4**, 1-161.
- ARAMBOURG C. (1961) - *Prolibytherium magnieri*, un Velléricorne nouveau du Burdigalien de Libye. *C.R. somm. Soc. Géol. Fr.*, Paris, **3**, 61-63.
- BOHLIN B. (1926) - Die Familie Giraffidae. *Pal. sin.*, Pékin, (C), **4**, 1, 1-178.
- CHURCHER C.S. (1979) - The large Palaeotragine Giraffid *Palaeotragus germaini*, from late Miocene deposits of Lothagam Hill, Kenya. *Breviora*, Cambridge (Mass.), **453**, 1-8.
- CIRIC A. & THENIUS E. (1959) - Uber das Vorkommen von *Giraffokeryx* (Giraffidae) im europäischen Miozän. *Sitz. Math. Naturv. Kl. Ost. Akad. Wiss.*, Wien, **9**, 153-162.
- COLBERT E.H. (1933) - A skull and mandible of *Giraffokeryx punjabiensis* PILGRIM. *Amer. Mus. Novit.*, New York, **632**, 1-14.
- CRUSAFONT-PAIRO M. (1952) - Los Jiráfidos fósiles de España. *Mem. Com. Instit. Geol.*, Barcelona, **8**, 1-239.
- DAGG A.I. & FOSTER J.B. (1976) - The Giraffe, its anatomy, behavior and ecology. *Van Nostrand Reinhold Cy*, New York, 1-210.
- DUERST J.U. (1926) - Das Horn der Cavicornia. *Mem. Soc. Helv. Sc. Nat.*, Zürich, **63**, 1-180.
- FALCONER H. & CAUTLEY P.T. (1836) - *Sivatherium giganteum*. A new fossil ruminant genus. In : MURCHISON (Ed.) *Palaeontological Memoirs and Notes of the late High Falconer*, 590 p., London, Hardwicke (1868).
- FRECHKOP S. (1955) - Sous-ordre des Ruminants ou Sélénodontes. in : *Traité de Zoologie*, ed. P.P. GRASSÉ, Paris, *Masson*, **17**, 1, 568-667.
- FRICK C. (1937) - Horned Ruminants of North America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, **69**, 1-669.
- GERAADS D. (1974) - Les Giraffidés du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). *Thèse 3ème cycle*, Univ. Paris VI, 87 p. (inédit).
- GERAADS D. (1978) - Les Palaeotraginae (Giraffidae, Mammalia) du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). *Géol. Médit.*, Marseille, **5**, 269-276.
- GERAADS D. (1979) - Les Giraffinae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). *Bull. mus. natn. Hist. nat.*, Paris, C, **1**, 4, 377-389.

- GERAADS D. (1985) - *Sivatherium maurusium* (POMEL) (Giraffidae, Mammalia) du Pléistocène de la République de Djibouti. *Paläont. Z.*, Stuttgart, **59**, 3-4, 311-321.
- GINSBURG L. & HEINTZ E. (1966) - Sur les affinités du genre *Palaeomeryx* (Ruminant du Miocène européen). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, D, **262**, 979-982.
- HAMILTON W.R. (1973) - The lower Miocene Ruminants of Gebel Zelten Libya. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (Geol.), London, **21**, 3, 75-150.
- HAMILTON W.R. (1978) - Fossil giraffes from the Miocene of Africa and a revision of the phylogeny of the Giraffoidea. *Philos. Trans. R. Soc. London*, B, **283**, 996, 165-229.
- HARRIS J.M. (1974) - Orientation and variability in the ossicones of African Sivatheriinae (Mammalia : Giraffidae). *Ann. S. Afr. Mus.*, Cape Town, **65**, 6, 189-198.
- HARRIS J.M. (1976a) - Pleistocene Giraffidae (Mammalia Artiodactyla) from East Rudolf, Kenya. In : SAVAGE R.J.G. & CORYNDON S.C. (Eds) : Fossil Vertebrates of Africa, *Acad. Press*, London, **4**, 283-332.
- HARRIS J.M. (1976b) - Pliocene Giraffoidea (Mammalia, Artiodactyla) from the Cape Province. *Ann. S. Afr. Mus.*, Cape Town, **69**, 12, 325-353.
- LANKESTER E.R. (1902) - On *Okapia*, a new genus of Giraffidae from Central Africa. *Trans. Zool. Soc. London*, **16**, 6, 279-314.
- LEINDERS J. (1984) - Hoplitomerycidae fam. nov. (Ruminantia, Mammalia) from Neogene fissure fillings in Gargano (Italy), pt. 1. *Scripta Geol.*, Leiden, **70**, 1-51.
- LEINDERS J. & HEINTZ E. (1980) - The configuration of the lacrymal orifices in pecorans and tragulids (Artiodactyla, Mammalia) and its significance for the distinction between Bovidae and Cervidae. *Beaufortia*, Amsterdam, **30**, 7, 155-162.
- LEWIS G.E. (1939) - A new *Bramatherium* skull. *Am. J. Sci.*, New Haven, **237**, 275-280.
- LYDEKKER R. (1903) - The use of the Giraffe's bilobed canine. *Zoologist*, London, (4), **7**, 225.
- MACINNES D. (1936) - A new genus of fossil deer from the Miocene of Africa. *J. Linn. Soc.*, London, **39**, 521-530.
- MACMAHON T.A. (1975) - Allometry and biomechanics : limb bones in adult ungulates. *Am. Nat.*, Philadelphia, **109**, 547-563.
- MORALES J. & SORIA D. (1981) - Los Artiodactilos de los Valles de Fuentidueña. *Estudios geol.*, Madrid, **37**, 477-501.
- MURIE J. (1871) - On the systematic position of *Sivatherium giganteum* of Falconer and Cautley. *Geol. Mag.*, London, **8**, 438-448.
- MURIE J. (1872) - On the horns, viscera and muscles of the Giraffe. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, London, (4), **9**, 177-194.
- NAAKTGEBOREN C. (1969) - Geburtskundliche Bemerkungen über die Hörner des neugeborenen Giraffe. *Z. Säugetierk.*, Berlin, **34**, 375-379.
- PAVLOV M. (1913) - Mammifères tertiaires de la nouvelle Russie. *Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou*, **17**, 3, 1-67.
- PILGRIM G.E. (1911) - The fossil Giraffidae of India. *Pal. Indica*, Calcutta, **4**, 1, 1-29.
- ROTSCHILD M. & NEUVILLE H. (1909-11) - Recherches sur l'Okapi et les Girafes de l'Est africain. *Ann. Sc. nat., Zool.*, Paris, (9), **10** (1909), 1-93 ; **13** (1911), 1-185.
- SCOTT K.M. & JANIS C.M. (s/s pr.) - Phylogenetic relationships of the Cervidae. In : Biology and Management of the Cervidae (C. WEMMER, ed.), *Smithsonian Inst. Press.*, Washington.
- SHARAPOV S.S. (1974) - *Sogdianotherium*, a new genus of the family Giraffidae, from the upper Pliocene of Tadzhikistan. *Paleont. Jour.*, Moscou, **4**, 86-91.
- SICKENBERG O. (1967) - Die unterpleistozäne fauna von Wolaks (Griechenland, Mazedonien). I : eine neue Giraffe (*Macedonitherium martinii* nov. gen. nov. sp.) aus dem unteren Pleistozän von Griechenland. *Ann. Geol. Pays. Hellen.*, Athènes, **18**, 314-330.
- SINGER R. & BONE E.L. (1960) - Modern Giraffes and the fossil Giraffids of Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, Cape Town, **45**, 4, 375-548.
- SPINAGE C.A. (1968) - Horns and other bony structures of the skull of the Giraffe, and their functional significance. *East Afr. Wildlife J.*, Nairobi, **6**, 53-61.
- SPINAGE C.A. (1970) - Giraffid horns. *Nature*, London, **227**, 735-736.
- THOMAS H. (1984) - Les Giraffoidea et les Bovidae fossiles miocènes de la formation Nyakach (Rift Nyanza, Kenya). *Palaeontographica*, Stuttgart, Abt. A, **183**, 64-89.
- WILEY E.O. (1979) - An annotated linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Syst. Zool.*, Washington, **28**, 3, 308-337.