Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B Nr. 58 27 S. Stuttgart, 1. 12. 1980

Prosansanosmilus peregrinus, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs

Prosansanosmilus peregrinus, a new machairodontid felid of the Miocene of Germany and France

Von E. P. J. Heizmann, Ludwigsburg, L. Ginsburg, Paris und Ch. Bulot, Saintes

Mit 2 Tafeln und 7 Abbildungen

Zusammenfassung

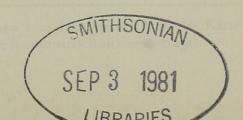
Aus dem Orleanium Süddeutschlands und Frankreichs werden Funde eines neuen machairodontiden Feliden, *Prosansanosmilus peregrinus*, beschrieben. Es wird aufgezeigt, daß die bisher aus Europa bekannt gewordenen Reste miocäner machairodontider Feliden sich alle in einer Entwicklungslinie anordnen lassen. Die morphologischen Veränderungen innerhalb dieser Entwicklungslinie *Prosansanosmilus—Sansanosmilus* werden dargelegt und Überlegungen über die Ursachen dieser Veränderungen angeschlossen.

Résumé

Les restes d'un nouveau félidé machairodontide, *Prosansanosmilus peregrinus*, de l'Orléanien de l'Allemagne de Sud et de la France sont décrits. On démontre, que tous les restes de félidés machairodontides européens du miocène connus jusqu'à ce jour peuvent être arrangés dans une lignée évolutive. Les changements morphologiques dans cette lignée *Prosansanosmilus—Sansanosmilus* sont exposés, et on donne les raisons de ces changements.

Summary

A new machairodontid felid, *Prosansanosmilus peregrinus*, is described from the Orleanian of Southern Germany and France. It can be shown that all rests of European machairodontid felids from the miocene known up to now can be arranged in one evolutionary line. The morphological changes of the line *Prosansanosmilus—Sansanosmilus* are explained, and reasons are given for these changes.



Inhalt

1.	Einleitung	2							
2.	Die Fundstellen								
	2.1. Langenau 1	3							
	2.2. Bézian	5							
	2.3. Baigneaux-en-Beauce	6							
	2.4. Artenay								
	Zum Alter der Fundstellen								
4.	4. Beschreibung und systematische Einordnung der Funde								
5.	5. Zur Evolution der machairodontiden Feliden im Miocän								
6.	Literatur	22							

1. Einleitung

Zur Entwicklung einer machairodontiden Gebißstruktur, d. h. Verlängerung der oberen Caninen und Ausbildung eines besonders schneidenden Gebisses, ist es innerhalb der Feliden mehrfach gekommen (vgl. DE BEAUMONT 1964 usw.); weitgehend entsprechende Bezahnungen finden sich aber auch etwa bei Marsupialiern (Thylacosmilus). Daraus geht hervor, daß Machairodontie nicht als bezeichnendes Merkmal einer bestimmten systematischen Einheit verwendet werden kann, sondern ein charakteristisches Beispiel konvergenter Merkmalsausbildung auf Grund gleichartiger Ernährungsweise ist.

Innerhalb miocäner europäischer Carnivorenfaunen nehmen Reste machairodontider Feliden zahlenmäßig einen sehr bescheidenen Platz ein. Gleichwohl lassen die wenigen bisher bekannt gewordenen Funde eine deutliche Entwicklung dieser Tiere im Verlauf des Miocäns erkennen, so daß sie für eine exakte stratigraphische

Einordnung einer Säugerfauna mit herangezogen werden können.

Dank

Herrn Dr. B. ENGESSER, Basel, danken wir für Hilfe bei der Bestimmung der Kleinsäugerfauna von Langenau, Herrn Dr. P. MEIN, Lyon, für die Überlassung von Abgüssen einer neugefundenen *Pseudaelurus*-Mandibel aus La Grive und für die Erlaubnis dieses bisher unpublizierte Stück im Rahmen unserer Vergleiche zu berücksichtigen.

Herr P. RIEDERLE, Ludwigsburg, präparierte in gewohnt sorgfältiger Weise die Typus-

mandibel von Prosansanosmilus peregrinus.

Für die Herstellung der Photographien sind wir den Herren H. Lumpe, Ludwigsburg, und D. Serret, Paris, zu Dank verpflichtet. Die Zeichnungen fertigten dankenswerter Weise G. Crapart, Paris (Abb. 4), O. Garraux, Basel (Abb. 5, 6), und Th. Osterwald, Stuttgart (Abb. 1—3), an.

Herrn Dr. G. Bloos, Ludwigsburg verdanken wir eine sorgfältige und kritische Durch-

sicht des Manuskripts.

Hinweise und Abkürzungen

Alle Maße sind in mm angegeben. Bei den Zahnmaßen gibt das erste Maß die Länge, das zweite Maß die Breite, das dritte die Zahnhöhe an.

Mt = Metatarsale, B = Breite, L = Länge, T = Tiefe

MHNP = Muséum national d'Histoire naturelle à Paris

SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart

2. Die Fundstellen

Da die weiter unten beschriebenen Feliden-Funde zum Teil von Lokalitäten stammen, die bisher noch nicht publiziert wurden, sollen hier einige Angaben zu den Fundstellen und ihrem Säugerinhalt gemacht werden.

2.1. Langenau 1 (Baden-Württemberg)

In den Jahren 1976 und 1977 wurden beim Bau der Autobahn Ulm-Würzburg in der Nähe von Ulm (etwa 1 km SW Langenau) bei der Anlage zweier Geländeeinschnitte Funde von Wirbeltierresten gemacht (Langenau 1 und Langenau 2; Abb. 1). Dabei erwies sich besonders die im Sommer 1976 in einer dreimonatigen Notgrabung vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart ausgebeutete Fundstelle Langenau 1, von der auch die nachstehend beschriebene Machairodontiden-Mandibel stammt, als äußerst fossilreich. Aus blaugrauen Tonen bzw. gelblichen, sandigen bis kiesigen Mergeln konnten mehrere tausend Wirbeltierreste geborgen

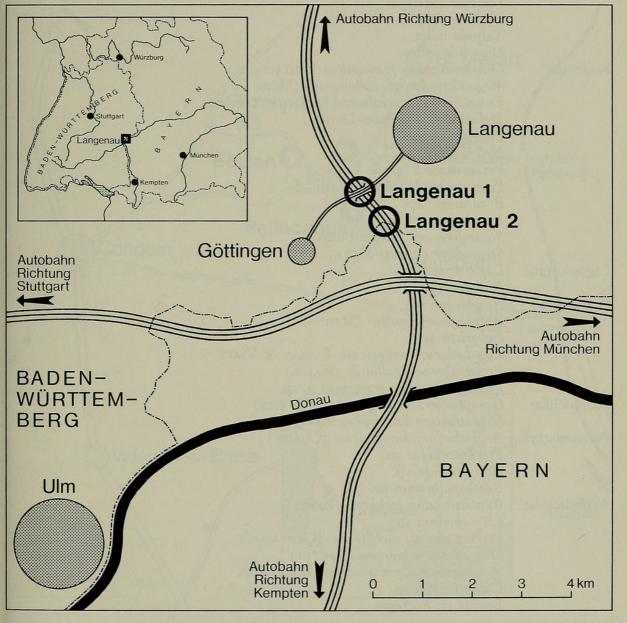


Abb. 1. Geographische Lage der Fundstellen Langenau 1 und Langenau 2. In der Karte Süddeutschlands (links oben) ist der gezeigte Kartenausschnitt eingetragen.

werden. Neben Säugern sind Fische durch ganze Abdrücke, Amphibien (Anuren), Reptilien (Krokodile, Schildkröten, Lacertilier) und Vögel, letztere in geringer Zahl, belegt. Reste von Pflanzen (Hölzer, Samen, Chara-Gyrogonite) und Wirbellosen (Ostracoden, Gastropoden, Bivalven) waren zahlreich. Ein brackischer Einfluß innerhalb der fluviatilen Sedimente konnte durch das Vorkommen von Dreissenen und Clupeiden nachgewiesen werden. Da die Funde durch Auswaschen des Sediments noch um zahlreiche Kleinsäugerreste vermehrt werden konnten, darf die dort geborgene Wirbeltierfauna als einer der reichhaltigsten miocänen Fundkomplexe in Süddeutschland bezeichnet werden. Dagegen erbrachte die im darauffolgenden Jahr (1977) gemeinsam mit dem Paläontologischen Institut der Universität München ausgebeutete Fundstelle Langenau 2 nur sporadische Einzelfunde.

Eine detaillierte Beschreibung der Fundstellen und der Grabung soll an anderer Stelle gesondert erfolgen. Zum besseren Verständnis soll hier aber bereits eine

provisorische Liste der Säugerfauna gegeben werden:

Insectivora: Galerix sp.

Soricide indet. *Plesiosorex* sp. Talpide indet. Dimylide indet.

Rodentia: Democricetodon franconicus FAHLBUSCH Megacricetodon cf. collongensis (MEIN)

Eumyarion cf. weinfurteri (SCHAUB & ZAPFE)

Melissiodon dominans DEHM

Ligerimys sp. Heteroxerus sp.

Petauristine I (große Form) Petauristine II (kleine Form)

Bransatoglis sp. Pseudodryomys sp.

Steneofiber sp. (kleine Form) Steneofiber depereti MAYET

Lagomorpha: Lagopsis sp.

Carnivora:

Prolagus sp.
Amphicyon sp.

Amphicyon giganteus (SCHINZ)

Ischyrictis sp.

Pseudaelurus romieviensis ROMAN & VIRET

Protictitherium gaillardi (MAJOR) Prosansanosmilus peregrinus n. sp.

Proboscidia: Gomphotherium angustidens (CUVIER)

Deinotherium bavaricum Meyer Perissodactyla: Anchitherium aurelianense (Cuvier)

> Prosantorhinus sp. Aceratherium sp. Brachypotherium sp.

Artiodactyla: Bunolistriodon lockharti (POMEL)

? Hyotherium sp.

Procervulus cf. dichotomus (GERVAIS) Dorcatherium crassum (LARTET) Amphimoschus pontileviensis BOURGEOIS

Cainotherium sp. Bovide cf. Eotragus

2.2. Bézian (Gers)

Die Lokalität Bézian, Gemeinde La Romieu (Gers, Frankreich), liegt etwa 2 km westlich der klassischen, von Deperet, Roman und Viret zwischen 1928 und 1931 ergrabenen Fundstelle La Romieu (Roman & Viret 1934) (Abb. 2) und etwa 10 m tiefer als jene Stelle. In Bézian stehen fluviatile Sande von etwa 4 m Mächtigkeit an, die einen unter der Bezeichnung "calcaire de Pellecahus" bekannten, weißlichen, mergeligen Kalk überlagern. Die Sande sind in ihrem untersten, etwa 50 cm mächtigen Abschnitt ausgesprochen fossilreich. Es finden sich zahlreiche Reste von Säugern, Vogelknochen in geringer Anzahl und relativ häufig Reptilreste (besonders von Krokodilen und Schildkröten). Wenige Fischreste und Gyrogonite von Charophyten wurden ebenfalls gefunden.

Eine provisorische und daher unvollständige Liste des Säugerinhalts konnte

erstellt werden (siehe auch Nachtrag S. 23):

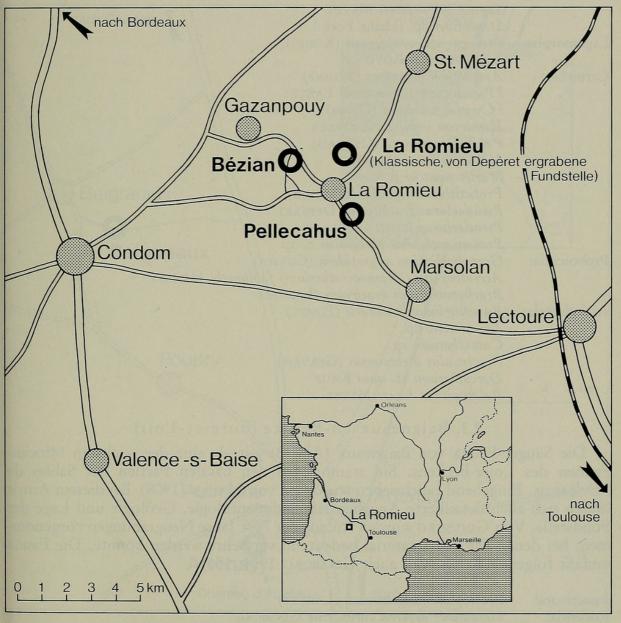


Abb. 2. Geographische Lage der Fundstellen La Romieu und Bézian. In der Karte rechts unten ist der gezeigte Kartenausschnitt eingetragen.

Insectivora: Pseudogalerix sp.

Galerix sp.
Soricide indet.
Talpide indet.

Rodentia: Megacricetodon bavaricus bezianensis Bulot

Megacricetodon primitivus (FREUDENTHAL)

Democricetodon sp.

Melissiodon dominans DEHM

Neocometes sp.

Eumyarion candeloni BULOT

Ligerimys florancei STEHLIN & SCHAUB

Bransatoglis cadeoti BULOT

Microdyromys koenigswaldi DE BRUIJN

Glirudinus gracilis (DEHM)

Pseudodryomys sp. Palaeosciurus sp.

Spermophilinus bredai (MEYER)

Miopetaurista sp.

Steneofiber depereti MAYET Steneofiber sp. (kleine Form) Prolagus aff. oeningensis (KÖNIG)

Lagomorpha: Prolagus aff. oeningen Lagopsis penai Royo

Carnivora: Amphicyon giganteus (SCHINZ)

? Pseudocyon sansaniensis LARTET ? Cynelos schlosseri (DEHM) Hemicyon stehlini Hürzeler Palaeogale minuta (GERVAIS) Martes sainjoni (MAYET) Martes muncki ROGER

Protictitherium gaillardi (MAJOR)
Pseudaelurus transitorius DEPERET
Pseudaelurus lorteti GAILLARD
Prosansanosmilus peregrinus n. sp.

Proboscidia: Gomphotherium angustidens (CUVIER)

Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi HEISSIG

Brachypotherium brachypus (LARTET) Bunolistriodon lockharti (POMEL)

Taucanamo sp. Cainotherium sp.

Artiodactyla:

Procervulus dichotomus (GERVAIS) Dorcatherium cf. naui KAUP Palaeomeryx kaupi MEYER

2.3. Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loir)

Die Säuger-Fauna von Baigneaux (Abb. 3) gilt als eine der reichsten Miocän-Faunen des Loire-Beckens. Sie stammt aus den basalen Partien der Sables de l'Orléanais. Eingehend beschrieben wurde sie von Mayet (1908). Bei diesem Autor finden sich auch detaillierte Angaben zur Sedimentologie, Geologie und Lage der Fundstelle. Von GINSBURG wurden Anfang der 70er Jahre Neugrabungen vorgenommen, bei denen das Fundmaterial bedeutend vermehrt werden konnte. Die Fauna umfaßt folgende Arten (vgl. auch GINSBURG 1974: 156):

Insectivora: Proscapanus sansaniensis (LARTET)

Rodentia: Steneofiber depereti carnutense GINSBURG Carnivora: Pseudarctos sp.

Amphicyon giganteus (SCHINZ)

Pseudocyon sansaniensis Lartet
Agnotherium cf. grivense (Viret)
Hemicyon stehlini Hürzeler
Ursavus brevirhinus (Hofmann)
Ischyrictis (Hoplictis) noueli Mayet
Mionictis artenensis Ginsburg
Trocharion cf. albanense Major
Potamotherium miocenicum (Peters)
Pseudaelurus romieviensis Roman & Viret
Prosansanosmilus peregrinus n. sp.

Gomphotherium angustidens (CUVIER)

Deinotherium sp.

Proboscidia:

Perissodactyla: Anchitherium aurelianense (CUVIER)

Brachypotherium brachypus stehlini VIRET

Prosantorhinus germanicus (WANG)

Dicerorhinus (Lartetotherium) cf. sansaniensis (LARTET)

Aceratherium platyodon MERMIER

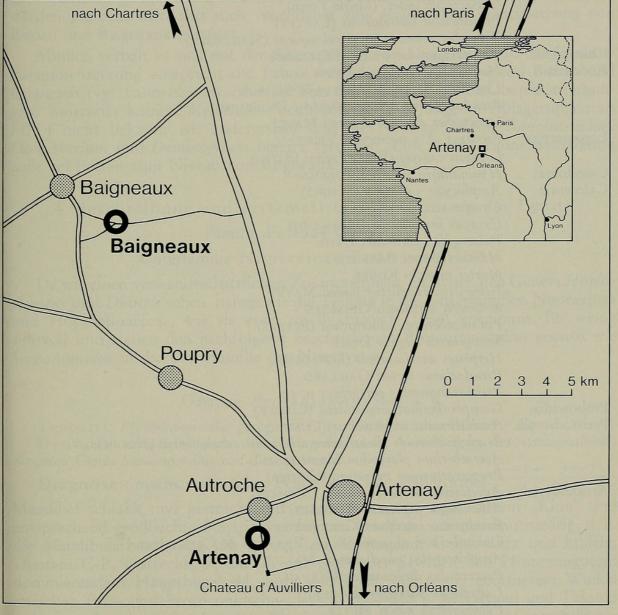


Abb. 3. Geographische Lage der Fundstellen Baigneaux-en-Beauce und Artenay. In der Karte rechts oben ist der gezeigte Kartenausschnitt eingetragen.

Artiodactyla: Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin)

Hyotherium soemmeringi Meyer
Bunolistriodon lockharti (Pomel)
Dorcatherium cf. naui Kaup
Procervulus dichotomus (Gervais)
Lagomeryx cf. rütimeyeri Thenius
Lagomeryx parvulus (Roger)
Palaeomeryx kaupi Meyer
Amphimoschus artenensis Mayet

2.4. Artenay (Loiret)

Bezüglich der Beschreibung der wie Baigneaux im Loire-Becken gelegenen Fundstelle Artenay (Abb. 3) und ihrer Fauna kann ebenfalls auf MAYET (1908) und GINSBURG (1974) verwiesen werden. Die Säugerfauna setzt sich aus folgenden Arten zusammen:

Insectivora: Lanthanotherium sp.

Erinaceidae indet. (kleine Form) Proscapanus sansaniensis (LARTET)

Trimylus neumayrianus subsequens (Schlosser)

Chiroptera: Vespertilionidae indet. (? Eptesicus)
Rodentia: Melissiodon dominans Dehm

Ligerimys florancei Stehlin & Schaub Pseudodryomys aff. simplicidens De Bruijn

Steneofiber depereti depereti MAYET

Lagomorpha: Prolagus cf. vasconiensis VIRET

Lagopsis cadeoti (VIRET)/penai (ROYO)

Creodonta: Hyainailuros sulzeri BIEDERMANN
Carnivora: Amphicyon giganteus (SCHINZ)
Cynelos schlosseri (DEHM)

Ursavus brevirhinus (HOFMANN) Palaeogale hyaenoides DEHM Martes sainjoni (MAYET) Martes muncki ROGER

Ischyrictis (Hoplictis) noueli MAYET Mionictis artenensis GINSBURG Potamotherium miocenicum (PETERS)

Semigenetta elegans DEHM

Herpestes aurelianensis (SCHLOSSER) Pseudaelurus lorteti GAILLARD Prosansanosmilus peregrinus n. sp.

Proboscidia: Gomphotherium angustidens (Cuvier) Perissodactyla: Anchitherium aurelianense (Cuvier)

Brachypotherium (Brachydiceratherium) aurelianensis (NOUEL)

Aceratherium platyodon MERMIER Proaceratherium minutum (CUVIER)

Artiodactyla: Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin)

Albanohyus pigmeum (DEPERET) Brachyodus onoideus (GERVAIS)

Cainotherium cf. miocenicum VILLALTA & CRUSAFONT

Amphitragulus aurelianensis Mayet Procervulus dichotomus (Gervais) Lagomeryx parvulus (Roger) Palaeomeryx kaupi Meyer Amphimoschus artenensis Mayet

Eotragus artenensis GINSBURG & HEINTZ

3. Zum Alter der Fundstellen

In der Abfolge miocäner Säugerfaunen sind die Fundstellen Baigneaux und Artenay bereits exakt eingeordnet (GINSBURG 1974): Artenay ist die älteste europäische Fundstelle, von der man einen Proboscidier (Gomphotherium angustidens) kennt und die jüngste, in der Brachyodus onoideus noch vorkommt. Sie entspricht in der Zonierung MEIN's MN 4a. Unmittelbar darüber folgt Baigneaux (MN 4b): Brachyodus onoideus kommt nicht mehr vor, dagegen tauchen die eingewanderten Genera Bunolistriodon (B. lockharti), Dorcatherium (D. cf. naui) und Deinotherium (D. cf. bavaricum) neu auf. Brachypotherium aurelianensis ist durch Brachypotherium cf. brachypus ersetzt, Steneofiber depereti depereti durch den größeren St. depereti carnutense.

Auch in der Aquitaine kann das gemeinsame Auftauchen von Bunolistriodon, Dorcatherium und Deinotherium beobachtet werden und zwar an der Fundstelle Bézian. Eine Parallelisierung dieser Fundstelle mit Baigneaux-en-Beauce ist daher naheliegend. Die klassische Fundstelle La Romieu wurde bereits von ROMAN & VIRET (1934) mit Baigneaux als gleichaltrig betrachtet. Da La Romieu und Bézian auf Grund der geologischen Situation als mehr oder weniger gleichzeitig betrachtet werden können, wird also auch von daher eine altersmäßige Gleichsetzung von Bézian und Baigneaux gestützt.

Ähnlich verhält es sich mit der Alterstellung von Langenau 1. In der Gesamtzusammensetzung entspricht die Fauna weitgehend den Faunen von Bézian und Baigneaux (vgl. Faunenlisten). Aber auch im einzelnen finden sich Übereinstimmungen: Einerseits kommt *Melissiodon* noch vor, der aus jüngeren Ablagerungen als MN 4 nicht bekannt ist, andererseits sind die Neueinwanderer *Bunolistriodon*, *Dorcatherium* und *Deinotherium* bereits vertreten. Eine solche Faunenassoziation paßt am besten zum Niveau von Baigneaux, also MN 4b.

4. Beschreibung und systematische Einordnung der Funde Familie Felidae GRAY, 1821

Unterfamilie Nimravinae Trouessart, 1885

Da wir einen verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen den Genera Hoplophoneus und Dinictis sehen, halten wir die Teilung in die Unterfamilien Nimravinae und Hoplophoneinae, wie sie etwa DE BEAUMONT (1964) vornimmt, für wenig sinnvoll und stellen den nachfolgend beschriebenen Prosansanosmilus ebenso wie Sansanosmilus in die Unterfamilie der Nimravinae.

Gattung Prosansanosmilus n. g.

Typusart: Prosansanosmilus peregrinus n. sp. Einzige bisher bekannte Art. Derivatio nominis: nach der phylogenetischen Ableitbarkeit des stratigraphisch jüngeren Genus Sansanosmilus von diesem Genus.

Diagnose: machairodontider Felide mit der Zahnformel $\frac{3-1-3-1}{3-1-2?/3-1}$. Mandibel schlank und gestreckt mit machairodontid ausgebildetem "Kinn" und entsprechend großflächiger Symphysenregion; Processus coronoideus niedrig, d. h. die Mandibularbezahnung nur geringfügig überragend; C inf. kurz und kräftig; Diastem C-P₃ gestreckt; P₃ und P₄ mit gegenüber Styliden und Hintercingulum dominierendem Haupthügel; M₁ kurz und hoch, mit wenig geöffnetem Winkel zwischen Para- und Protoconidschneide (ca. 100—105°), Metaconid und Talonid reduziert, aber deutlich erkennbar; P⁴ mit niedriger, wenig schneidend ausgebildeter Krone und mit wohlentwickeltem Innenhügel.

Prosansanosmilus peregrinus n. sp.

1965 Sansanosmilus sp. — DE BEAUMONT S. 144—146, Abb. 1.

Holotypus: Mandibula sin. mit C, P₂(?), P₃-M₁ und den Alveolen von I₁-I₃ (SMNS Nr. 41482); Taf. 1, Fig. 1.

Maße: Gesamtlänge der Mandibel
Höhe des Kinnfortsatzes
53
Höhe der Mandibel im Bereich des Proc. coronoideus
Länge des Diastems C-P₃
Zahnmaße: C: 8,4 x 6,2 x 2,3. — P₂(?): 1,2 x 1,2. — P₃: 9,5 x 4,4. —
P₄: 15,6 x 6,3. — M₁: 17,0 x 7,6

Locus typicus: Langenau 1; Geländeeinschnitt der Autobahn Ulm-Würzburg etwa 1 km SW Langenau (dort, wo die Straße Langenau-Göttingen die Autobahn überquert).

Stratum typicum: gelbliche, sandige bis kiesige Mergel im Grenzbereich Brackwassermolasse/Obere Süßwassermolasse (vermutlich Äquivalent der Kirchberger Schichten; Orleanium, MN 4b).

Derivatio nominis: nach lat. peregrinus, fremd, da mit dieser Art die frühesten machairodontiden Feliden in europäischen Miocänfaunen auftreten.

Diagnose: entspricht derjenigen des Genus.

Beschreibung des Typus

Die bis auf wenige kleine Beschädigungen vollständig erhaltene Mandibel besitzt die komplette Bezahnung mit Ausnahme der drei Incisiven, die ausgefallen sind. Die erhaltenen Alveolen dieser Zähne sind ähnlich wie bei *Sansanosmilus* seitlich komprimiert und versetzt angeordnet, so daß die von I₂ hinter diejenige von I₁ zu liegen kommt und dadurch median bis an den Symphysenrand reicht. Aus den Dimensionen der Alveolen geht hervor, daß I₃ deutlich größer gewesen sein muß als die beiden anderen Incisiven; I₁ wiederum muß etwas kleiner als I₂ gewesen sein.

Der lateral unmittelbar an die Incisiven anschließende Canin, dessen Spitze leicht abgenutzt ist, entspricht in Gestalt und Größe fast vollständig demjenigen von S. palmidens aus Sansan: die Proportionen von Wurzel und Krone sind in beiden Fällen gleich, bei beiden ist die Zahnspitze nur wenig zurückgebogen, die Lage der feingezähnelten posterioren und medianen Längskanten stimmt überein, ebenso die seitliche Komprimierung des Zahns.

Zwischen Canin und P₃ liegt ein gegenüber *S. palmidens* deutlich längeres Diastem. Der Oberrand des Corpus mandibulae bildet in diesem Bereich eine scharfe, gegen lingual konvexe Knochenkante, wobei die Krümmung merklich schwächer ist als bei *S. palmidens*. Etwa in der Mitte dieses Diastems, 14 mm vor P₃, liegt im Knochenrand — diesen kaum überragend — ein winziger, knopfförmiger, mit einer feinen Längskante versehener, einwurzeliger Prämolar, von dem auf Grund seiner Position nicht eindeutig gesagt werden kann, ob es sich um einen P₁ oder P₂ handelt. Bei *Sansanosmilus* ist dieser Zahn völlig verloren gegangen.

P₃ ist wie P₄ in Aufsicht bohnenförmig mit konkaver Lingualseite. In beiden Fällen ist der Haupthügel leicht nach hinten geneigt. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Sansanosmilus* ist am P₃ ein vorderes Stylid lediglich durch eine Verdickung des Vorderendes der über den ganzen Zahn ziehenden, fein gezähnelten Längskante angedeutet. Ein deutliches Hinterstylid ist dagegen vorhanden, ebenso ein durch scharfe labiale und linguale Kanten nach hinten begrenztes Cingulum mit einem angedeuteten medialen Hügel.

P₄ wiederholt im Prinzip den Bau von P₃, besitzt aber ein gegenüber dem Hinterstylid in der Größe nur wenig zurückstehendes Vorderstylid. Wie am P₃ die

Längskante gegen das Zahnvorderende nach lingual abbiegt, so ist auch das Vorderstylid von P₄ gegen lingual gedreht. Begrenzungskanten und Medialhügel des Hintercingulums sind noch ausgeprägter als an P₃. Die Längskante des Zahns ist im Gegensatz zu P₃ nicht krenuliert. Labiale Usuren tragen die Hinterkante des Haupthügels, der Cingulumhügel und das Hinterstylid. Letzteres besitzt zusätzlich eine linguale Usur, die beweist, daß P⁴ einen wohlentwickelten Innenhügel besessen haben muß, wie dies ja auch tatsächlich bei dem weiter unten beschriebenen P⁴ von Bézian der Fall ist. Auch beim P₄ ist die Übereinstimmung mit dem P₄ von S. palmidens aus Sansan nicht zu übersehen. Allerdings sind bei letzterem die Stylide viel kräftiger entwickelt, und der Talonidabschnitt ist verkürzt.

Der Reißzahn ist im Vergleich zu demjenigen von Sansanosmilus ausgesprochen kurz und hoch. In Aufsicht ist sein Lingualrand fast gerade, der Labialrand dagegen stark konvex, da die Paraconidschneide gegenüber der Metaconidschneide lingualwärts gedreht ist. Am Vorderrand des Paraconids deutet eine leichte Verdickung ein Stylid an. Die Paraconidschneide und das Protoconid sind kürzer als bei Sansanosmilus. Da das Protoconid auch höher ist, ist der Winkel zwischen Proto- und Paraconidschneide nicht so weit geöffnet wie bei jener Gattung (103° gegenüber 112—118°), d. h. die durch diese Schneiden gebildete Brechschere ist bei Sansanosmilus funktionell vervollkommnet. Das Metaconid ist — anders als beim M1 von Sansanosmilus — wohlausgebildet, ebenso ist ein kleines Talonid gut zu erkennen. Die von der Protoconidspitze über Metaconid und Talonidspitze verlaufende Längskante ist leicht gezähnelt. Wahrscheinlich besaßen auch Para- und Protoconidschneide in frischem Zustand eine Zähnelung, jedenfalls ist eine solche an dem von der Usur noch nicht erfaßten obersten Teil der Protoconidschneide zu erkennen. Eine weitere feingezähnelte Kante läuft lingual von der Metaconidspitze schräg nach vorn gegen die Zahnbasis, erreicht diese aber nicht.

Das Corpus mandibulae ist niedrig und schlank wie auch der ganze hintere Mandibularabschnitt. Das vordere Mandibelende ist dagegen zu dem charakteristischen machairodontiden Kinn ausgezogen, welches als Schutz und Führung für den oberen Canin dient. Die vordere Mandibelbegrenzung vor Canin und Incisiven bildet eine schmale, plane bis leicht konkave Fläche; bei S. palmidens aus Sansan ist diese Fläche deutlich breiter. Abgegrenzt ist diese Fläche zur labialen Mandibularfläche durch eine scharf ausgezogene Kante, die von Canin aus gegen ventral verläuft. Das Ventralende des Kinnfortsatzes besitzt mehrere Tuberositäten. Entsprechend der Ausziehung des Kinnfortsatzes ist auch die Symphyse dorsoventral verlängert, sie ist allerdings in antero-posteriorer Richtung wesentlich ausgedehnter als bei S. palmidens aus Sansan, wie überhaupt bei letzterem die vordere Mandibularpartie gegenüber derjenigen von Prosansanosmilus gestaucht wirkt und somit eine Verkürzung der gesamten Schnauze andeutet. Der Processus angularis der Mandibel ist weit nach labial ausgezogen und endet in einer kräftigen Tuberositas. Durch diese Ausziehung entsteht auf der Labialseite der Mandibel unter dem Processus coronoideus eine tiefe Aushöhlung für den Ansatz des Musculus masseter und möglicherweise eines Teils des M. temporalis, die zeigt, daß die Kaumuskulatur bei Prosansanosmilus besonders kräftig entwickelt gewesen sein muß. Der Processus coronoideus ist — wie stets bei Machairodontiden — ausgesprochen niedrig, um bei den langen oberen Caninen ein entsprechend weites Öffnen des Maules zu ermöglichen. Der Caudalrand des Processus ist zu einer Tuberositas verdickt. Der Gelenkscondylus ist konisch mit spitzem Labial- und walzenförmigem Lingualende und bildete mit der entsprechenden Gelenkfacette des Oberkiefers sicher ein ausgesprochenes Scharniergelenk, welches nur dorsoventrale Klappbewegungen des Kiefers ermöglichte. An Kieferöffnungen sind erkennbar: Auf der Labialseite ein Foramen mentale unter dem Vorderrand von P3; ob weitere, kleine Foramina mentalia vorhanden waren, ist wegen des etwas verdrückten Zustands der vorderen Kieferpartie nicht eindeutig festzustellen. Auf der Lingualseite liegt das Foramen dentale etwa 18 mm hinter dem Ende der Zahnreihe und damit etwas weiter rostral als bei einer Mandibel von *Pseudaelurus quadridentatus* aus Sansan (Sa 604), dagegen gegenüber einer Mandibel der gleichen Art aus Steinheim (Nr. 9760, Heizmann 1973: Taf. 4, Fig. 1a) merklich zurückversetzt. Die caudal anschließende Rinne für den Nervus mandibularis läuft — bedingt durch den niedrigen Kiefer — flacher als bei jenen Mandibeln.

Beschreibung des zugeordneten Materials aus Bézian

— P⁴ sin. (MHNP Nr. Be 7212); Taf. 1, Fig. 2.

Maße: 23,8 x 11,2.

Der vollständige und außerordentlich gut erhaltene obere Reißzahn ist in transversaler Richtung ausgesprochen schlank. Der Paraconus ist hoch und spitz, dabei leicht nach hinten geneigt. Der Metaconus ist schmal und lang und zeigt wie bei *Pseudaelurus* eine schwache Tendenz zur Verdoppelung. Am Zahnvorderende ist ein kräftiges Parastyle vorhanden und vor diesem ein kleines, aber deutliches Proparastyle. Dort besteht auch labial unmittelbar unter der Kronenbasis ein winziges, etwa 4 mm langes Cingulum. Auf der Lingualseite existiert ein niedriger, spitzer und kegelförmiger Protoconus, der gegenüber *Pseudaelurus* niedriger, kleiner und weiter zurückversetzt ist. Alle diese Merkmale rücken den Zahn in die Nähe von *Sansanosmilus palmidens* und unterscheiden ihn deutlich von den Felinae. Hervorzuheben sind besonders folgende Unterscheidungsmerkmale: Die vier in Labialansicht erkennbaren Zahnspitzen, die geringe Querdehnung des Paraconus und Metaconus sowie die geringe Größe und die scheinbar zurückversetzte Lage des Protoconus, die durch das Vorhandensein eines Proparastyles bei *Prosansanosmilus* bedingt ist.

Auf der anderen Seite unterscheidet sich der Zahn in wesentlichen Merkmalen vom P⁴ von Sansanosmilus palmidens: Die Krone ist niedriger, breiter und kürzer, der Protoconus viel ausgeprägter. Auf der Labialseite ist die Furche, welche Metaconus und Paraconus trennt, weniger tief und erinnert mehr an die Felinae und an Hoplophoneus. Parastyle und Proparastyle sind niedriger als an dem von GINS-BURG (1961: Taf. 12, Fig. 10) abgebildeten P⁴ von Sansanosmilus palmidens aus Sansan des Muséum de Toulouse. Die Größe unseres P⁴ ist ebenfalls etwas geringer.

Länge des P4:	Bézian			23,8
	Sansan	(Muséum de Toulouse)		28,1
		(isolierter P ⁴ Sa 468)		28,7
		(Schädel Sa 451)	ca.	26,0

DE BEAUMONT (1965) wies an Hand eines unvollständigen P⁴ aus dem Naturhistorischen Museum Basel (S.O. 3340) auf das Vorkommen von Sansanosmilus in Baigneaux-en-Beauce hin. In der Tat ist jener Zahn demjenigen von Bézian sehr ähnlich. Insbesondere ist der Zahn in gleicher Weise in Querrichtung verschmälert, Paraconus und Metaconus haben die gleichen Größenverhältnisse mit der gleichen Einziehung zwischen diesen beiden Hügeln auf der Labialseite. Das Parastyle ist in beiden Fällen ähnlich entwickelt, bei dem P⁴ aus Baigneaux ist es allerdings etwas stärker gerundet. Desgleichen ist das Proparastyle bei jenem Zahn etwas länger und weniger hoch als bei dem Zahn aus Bézian. Der Protoconus ist am P⁴ von Baigneaux abgebrochen, aber die Kante, die vom Paraconus gegen diesen Hügel hinaufzieht, ist gut erkennbar und deutet auf einen Hügel von gleicher Größe und Lage wie bei dem Zahn aus Bézian hin. Aus all den genannten Gründen sind wir der Ansicht, daß die

beiden Reißzähne trotz der vorhandenen geringfügigen Unterschiede zur gleichen

Art gehören.

Das wichtigste Argument für die Zuordnung dieser oberen Reißzähne zur Mandibularbezahnung von Langenau ist neben der gleichen stratigraphischen Stellung der Fundstellen, der Übereinstimmung in der Größe der Zähne und den in beiden Fällen vorhandenen Primitivmerkmalen das Vorhandensein einer lingualen Usur am Hinterstylid des P₄ der Langenauer Mandibel, die nur von einem wohlentwickelten Protoconus des P⁴ stammen kann, wie ihn die P⁴ aus Bézian und Baigneaux besitzen bzw. besessen haben müssen.

— Mandibularfragment sin. (MHNP Nr. Be 7160); Abb. 4; Taf. 2, Fig. 1—3. Von einem juvenilen Tier stammend; mit Alveolen für I, C, D₂ (?)—D₄; Keim des C, D₄ und M₁-Fragment; Fragment des Ramus alveolaris mit hinterem Teil der Alveole des M₁-Keims und mit Foramen dentale.

Maße: Höhe der Mandibel im Bereich D_2/D_3 18 D_4 14,0 x 5,1 M \sim x 6,7

Das vordere der beiden individuell zusammengehörenden Mandibularfragmente ist hinter der Vorderalveole des D4 abgebrochen. Der Knochen ist schlank, porös und zerbrechlich, wie das bei einem sehr jungen Individuum nicht anders zu erwarten ist. Der Ramus mandibularis ist niedrig. Auf der Labialseite liegen die Foramina mentalia sehr tief, das größte unter der Hinterwurzel von D3, drei weitere, kleinere unter bzw. etwas vor D2. Das Vorderende der Mandibel ist verdickt, der Vorderrand in Seitenansicht gegen ventral zurückgeneigt, so daß er unter einem Winkel von etwa 110—120° in den Unterrand des Kiefers übergeht. Bei den Felinae ist dieser Winkel sehr viel stumpfer, bei Pseudaelurus etwa erreicht er 150°. Dieses bei den Felinae unbekannte Kinn ist charakteristisch für machairodontide Formen. Beim Adulttier entsteht ein echter Kinnfortsatz, hier beim Jungtier hat sich dieser Fortsatz noch nicht gebildet. Dementsprechend ist auch zu erwarten, daß der DC sup. in seinem Bau mehr dem der Felinae angenähert ist als etwa dem definitiven C sup. von Sansanosmilus. Die Aufblähung und das Profil der Kinnregion erinnern übrigens merklich an die von MERRIAM & STOCK (1932: Taf. 4, Fig. 1) abgebildete juvenile Mandibel von Smilodon californicus. Auf der Lingualseite liegt die Symphysenregion bei dem Stück aus Bézian ziemlich hoch, sodaß ventral von ihr eine aufgerauhte Fläche verbleibt, die nicht mit der anderen Kieferhälfte in direkten Knochenkontakt

Der vordere Alveolarkomplex enthält vier Vertiefungen: Eine vordere für ein oder zwei Incisiven; unmittelbar dahinter eine weitere, wesentlich tiefere, in der der Keim des Canins lag; eine dritte antero-labial für den I₃ und dahinter eine vierte, in der vielleicht der Milch-Canin inserierte. Hinter diesen Alveolen folgt auf ein Diastem von 5 mm eine weitere Alveole für D₁ oder D₂. Nach einem weiteren, 2,8 mm langem Diastem folgen die beiden Alveolen für D₃ und die Vorderalveole des D₄. Unter der letzteren ist die Höhlung für den Vorderhügel des P₄ gut zu erkennen. Diese Vertiefung ist hoch und kurz und läßt ein Vorderstylid des P₄ erwarten, das in der Höhe demjenigen des P₄ der Mandibel aus Langenau entspricht und nicht etwa demjenigen des P₄ von *Pseudaelurus*, welches viel niedriger und schwächer ist.

Die Spitze des Canins ist ein Keim, an dem man eine antero-linguale und eine hintere Längskante ausmachen kann. Die Lingualseite ist flach, die Labialseite gewölbt und gleichmäßig ohne Knick in die Vorderseite übergehend. Die beiden Längskanten, besonders die hintere, sind deutlich fein gezähnelt.

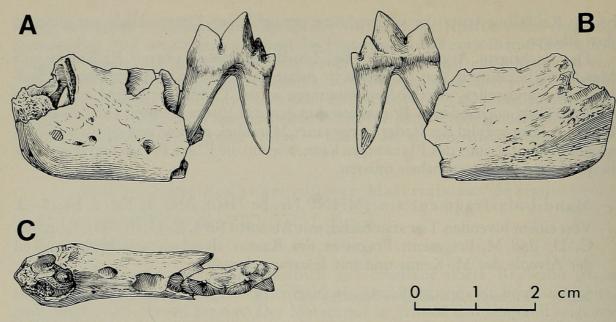


Abb. 4. Juveniles Mandibularfragment sin. mit D₄ von *Prosansanosmilus peregrinus* n. g., n. sp. aus Bézian: MHNP Nr. Be 7160. — x1. A: von labial, B: von lingual, C: von buccal.

Der M₁ von Bézian ist ein Zahnkeim, an dem der hintere Zahnabschnitt mit Metaconid und Talonid abgebrochen ist. Paraconid und Protoconid sind sehr schmal. Paraconidhinterkante und Protoconidvorderkante bilden gemeinsam eine scharfe Schneide und stehen im gleichen Winkel zueinander wie beim M₁ des Typus von *Pr. peregrinus* (Bézian: 104°; Langenau: 103°). Der Vorderrand des Paraconids ist leicht verdickt und deutet dadurch ein Stylid an, genau wie beim M₁ von Langenau; dagegen fehlt an den M₁ von *Pseudaelurus* jegliche Spur eines Stylids. Der Hinterrand des Protoconids bildet eine fast senkrecht stehende, fein gezähnelte Kante. Wie man an der leichten Verdickung des Bruchrandes auf der Lingualseite erkennen kann, saß das Metaconid relativ hoch am Protoconidhinterhang. Durch die Stylidandeutung, die große Höhe von Protoconid und Paraconid, die Steilheit der Vorderkante des Protoconids, die Schlankheit der Kronenbasis und durch die hohe Position des Metaconids paßt dieser Zahn sehr gut zum M₁ von *Prosansanosmilus peregrinus* aus Langenau und weicht von dem M₁ von *Pseudaelurus* deutlich ab.

Der D₄ ist ein schmaler Zahn mit vier hintereinander fast in einer Linie angeordneten Hügeln. Die drei vorderen, die das Trigonid bilden, sind hoch und sehr spitz. Der Vorderrand des Paraconids ist ziemlich nach hinten geneigt. Die Labialseite des Protoconids besitzt eine externe und eine postero-externe Fläche, die in einem deutlichen, von der Protoconidspitze zur Kronenbasis sich abschwächenden Längsknick aneinandergrenzen. Das weit zurückverlagerte Metaconid ist nach lingual geneigt. Das Talonid ist auf einen kleinen Hügel reduziert, der gegenüber dem Metaconid etwas nach labial versetzt ist.

Gegenüber dem D_4 von *Proailurus* (DE BEAUMONT 1961: Taf. 1, Fig. 4—7; Helbing 1928: Abb. 50) ist das Metaconid des D_4 von Bézian weiter gegen das Talonid zurückversetzt.

Dagegen ist unser D₄ völlig verschieden von demjenigen von Sansanosmilus jourdani aus Hostalets de Pierola. Leider lag uns die von VILLALTA & CRUSAFONT (1943: 124—15; Abb. 29 u. 30; Taf. 13, Fig. 5) von dort beschriebene juvenile Mandibel nicht im Original vor, so daß wir uns bei unseren Vergleichen lediglich auf die recht undeutlichen Abbildungen bei VILLALTA & CRUSAFONT stützen konnten.

Jedenfalls ähnelt der fragliche Zahn nach diesen Abbildungen viel mehr einem M₁ von Sansanosmilus oder Prosansanosmilus als einem D₄. Das Stück von Hostalets besitzt ein Paraconid und ein Protoconid von gleicher Höhe und Längsausdehnung wie der M₁ von S. palmidens und ein Metaconid von geringer Größe, allerdings stärker entwickelt als an den M₁ von Langenau und Sansan. Sollte sich die von VILLALTA & CRUSAFONT gegebene Interpretation des Zahns als D₄ tatsächlich bestätigen, ließen sich diese Unterschiede in einer etwas provozierenden Formel zusammenfassen: Es wäre dann so, daß der D₄ des orleanischen Prosansanosmilus dem der nächstverwandten Felinae ähnelt, während der D₄ des astaracischen Sansanosmilus dem M₁ unserer orleanischen Form ähnelt. Es ist schon oft hervorgehoben worden, daß Milchzähne sich in ihrem Bau im allgemeinen konservativ verhalten, also viele Merkmale definitiver Zähne von Vorfahren beibehalten. Der Fall von Sansanosmilus könnte diese Theorie untermauern. Es soll aber nochmals betont werden, daß eine endgültige Aussage hierzu erst nach Studium des Originals möglich ist.

Zusammenfassend lassen sich für die Zuordnung der juvenilen Mandibularfragmente aus Bézian zu *Prosansanosmilus peregrinus* folgende Argumente anführen:

- 1. Eckiges Profil des Kinns der Mandibel.
- 2. Caninspitze mit gezähnelten Längskanten.

3. Höhe von Protoconid und Paraconid an M₁.

4. Labialseite des Protoconids nicht gleichmäßig gekrümmt, sondern sich aus einer externen und einer postero-externen Fläche zusammensetzend.

5. Hinterkante des Protoconids von M₁ gezähnelt.

6. Metaconid sehr hoch am Hinterhang des Protoconids von M₁ ansetzend.

Vergleich der D4 von Prosansanosmilus und Pseudaelurus

Auffällig ist, wie sehr der oben beschriebene D₄ von Prosansanosmilus demjenigen der Felinae ähnelt: Ein isoliert gefundener D4 dext. (MHNP Nr. Sa 3581; Taf. 2, Fig. 4) aus Sansan ist nur geringfügig kleiner (13,1 x 4,8) als der D₄ aus Bézian (14,0 x 5,1) und entspricht in seinem Bau auch sonst weitgehend diesem Zahn. Bei genauerem Hinsehen fallen allerdings einige Unterschiede auf: Zunächst einmal ist bei dem D4 aus Sansan der ganze Zahn im Verhältnis zur Länge niedriger. Ferner ist seine Talonidspitze merklich kräftiger, aber auch seine Kronenbasis ist unter dem Metaconid weiter nach lingual ausgezogen, sodaß die Zahnkontur in diesem Bereich einen charakteristischen Knick aufweist. Des weiteren ist auf der Labialseite unter der Paraconidschneide die Kronenbasis an dem Zahn aus Sansan stärker verdickt. Daß dieser Zahn nicht von Sansanosmilus stammt — der ja ebenfalls in Sansan vorkommt —, sondern von Pseudaelurus quadridentatus, kann mit Hilfe eines jüngst in La Grive (L7) gefundenen und dankenswerterweise von P. MEIN für unsere Untersuchungen zur Verfügung gestellten Mandibularfragments bewiesen werden, welches seinerseits einem kleinen Pseudaelurus zuzuordnen ist. Da bei diesem Stück D4 und M1 vorhanden sind, ist die Zuordnung zu Pseudaelurus gesichert. Der D4 weist nun genau jene Merkmale auf, die auch den D4 aus Sansan auszeichnen. Da sich andererseits der D4 des Mandibularfragmentes von Bézian auf Grund des Baus von Mandibel und M₁ sicher als zu Prosansanosmilus gehörig bestimmen läßt, können also für die D4 dieser beiden Genera folgende Unterscheidungskriterien aufgezeigt werden (dabei reflektiert die geringere Kronenhöhe des D4 von Pseudaelurus die Verhältnisse am M₁, welcher ebenfalls bei Pseudaelurus niedriger ist als bei Prosansanosmilus):

Prosansanosmilus Pseudaelurus

Zahnhöhe im Verhältnis zur Länge: höher niedriger
Talonidspitze: schwach kräftig

Kronenbasis lingual unter dem Metaconid: wenig ausgezogen
Kronenbasis labial unter dem Paraconid: kaum aufgebläht aufgebläht

Besonders auf Grund der geringen Kronenhöhe und der kräftigen Talonidspitze erweist sich der D₄ von *Pseudaelurus* als merklich primitiver als derjenige von *Prosansanosmilus*, welcher in diesen Merkmalen viel stärker an rezente Feliden wie *Felis* oder *Panthera* erinnert.

Zugeordnetes Skelettmaterial aus Langenau 1

Die gleichen gelblichen, sandig-mergeligen Schichten, aus denen die Typusmandibel von *Pr. peregrinus* stammt, haben auch zwei Feliden-Metapodien geliefert, die sich ebenfalls dieser Art zuordnen lassen. Nach den Fundumständen ist eine individuelle Zusammengehörigkeit der beiden Metapodien möglich, aber nicht beweisbar.

- Metatarsale III sin. (SMNS Nr. 41221); Abb. 5; Taf. 2, Fig. 6.

Maße: in Klammern die Vergleichsmaße eines Mt. III von Sansanosmilus palmidens aus Sansan (Muséum de Toulouse; GINSBURG 1961: Abb. 72, 6)

L 67 (60,5)
BxT des Proximalgelenkkopfes 14,4 x 19,0 (14,0 x 16,4)
BxT des Distalgelenkkopfes 13,3 x 11,1 (13,0 x 11,2)

Das Metapodium ist für einen Feliden kurz und massig, allerdings etwas schlanker als das entsprechende Mt III von *S. palmidens*, dagegen wesentlich plumper als dasjenige von *Pseudaelurus quadridentatus* (vgl. GINSBURG 1961: Abb. 61, 7). Mit dem von GINSBURG (1961: Abb. 72, 6) abgebildeten Mt III von *S.*

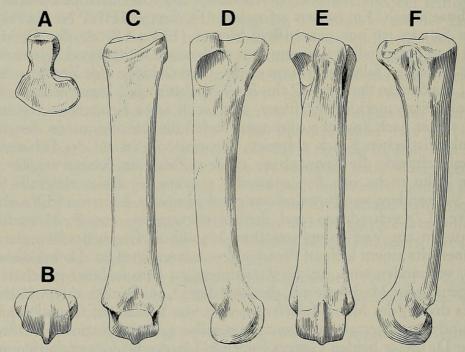


Abb. 5. Metatarsale III sin. von *Prosansanosmilus peregrinus* n. g., n. sp. aus Langenau 1; SMNS Nr. 41221. — x1.

A: von proximal, B: von distal, C: von dorsal, D: von lateral, E: von plantar, F: von medial.

palmidens aus Sansan besteht im übrigen im Bau ausgezeichnete Übereinstimmung. Kleinere Unterschiede betreffen die proximale Gelenkfläche für das Ectocuneiforme, die bei dem Mt III aus Langenau im Verhältnis zur Tiefe etwas breiter ist als bei jenem von Sansan, und den Sockel über der dorsalen der beiden Gelenkflächen für das Mt IV, welcher bei dem Fund von Langenau höher ist als bei dem von Sansan. Am distalen Gelenkende ist die relative Querdehnung am Metapodium von Langenau geringfügig größer, der mediale Gelenkkiel ist schärfer und die dorsale Grube proximal vom distalen Gelenkkopf ist seichter.

- Metatarsale V sin. (SMNS Nr. 41222); Abb. 6; Taf. 2, Fig. 7.

Maße: in Klammern die Vergleichsmaße zweier Mt V von S. palmidens aus Sansan (MHNP Nr. Sa 571 bzw. Muséum de Toulouse, ohne Nr.).

L 61 (51,4) (48,0)
B des Proximalgelenkkopfes 13,8
B x T des Distalgelenkkopfes 10,4 x 10,1 (9,7 x —) (8,6 x —)

Wie das Mt III stimmt auch das Mt V mit einem Vergleichsstück von S. palmidens aus Sansan (Ginsburg 1961: Abb. 72, 7), abgesehen von der etwas geringeren Größe und der geringfügig stärkeren Krümmung des letzteren, sehr gut überein. Auch bei diesem Metapodium ist die für einen Feliden geringe Streckung bemerkenswert. So käme von der Größe her durchaus eine Zuordnung zu Pseudaelurus lorteti in Frage. Ein bisher unpubliziertes Mt V jener Art aus Artenay (MHNP) zeigt aber deutlich, daß die Metapodien von Ps. lorteti lediglich — wie zu erwarten — die verkleinerte Ausgabe der Metapodien von Ps. quadridentatus darstellen und wie jene viel schlanker und gestreckter sind als diejenigen von Sansanosmilus.

Die gegenüber den entsprechenden Metapodien von S. palmidens vorhandene geringfügige Streckung der Metapodien von Pr. peregrinus paßt gut zu den an der Bezahnung gemachten Beobachtungen: Wie an der Bezahnung von Prosansanosmilus die Entwicklung zum schneidenden Gebißtyp der machairodontiden Feliden noch nicht abgeschlossen ist, so vermitteln auch die Metapodien von Prosansanosmilus

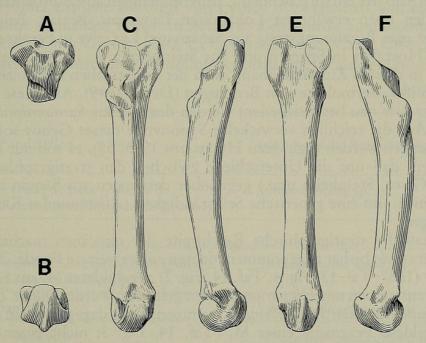


Abb. 6. Metatarsale V sin. von *Prosansanosmilus peregrinus* n. g., n. sp. aus Langenau 1; SMNS Nr. 41222. — x1.

A: von proximal, B: von distal, C: von dorsal, D: von lateral, E: von plantar, F: von medial.

zwischen den Felinae (lange, gestreckte Metapodien) und Sansanosmilus (kurze, massige Metapodien). Man kann also davon ausgehen, daß Prosansanosmilus noch nicht ganz so plumpe, kräftige Extremitäten besaß wie Sansanosmilus, sondern darin einem feliden Grundtyp näher stand.

Prosansanosmilus cf. peregrinus aus Artenay

1974 Sansanosmilus cf. palmidens — GINSBURG S. 155

- Fragment eines C sup. sin. (MHNP Nr. Ar 2427)

Das Stück ist ein etwa 3 cm oberhalb der Spitze abgebrochener oberer Canin. Der Zahn ist sehr flach und langgestreckt und kann nur von einem machairodontiden Feliden stammen. Der Querschnitt ist fast symmetrisch: Vordere und hintere Längskante liegen genau in der Mittelachse des Zahns. Sie sind fein sägeförmig gezähnelt. Die Lateralfläche des Zahns ist geringfügig stärker gewölbt als die mediale. Der Winkel, unter dem die beiden Flächen zusammentreffen, ist am Zahnhinterrand spitzer als am Zahnvorderrand. Größe und Querschnitt entsprechen genau den oberen Caninen von S. palmidens aus Sansan, denen allerdings leider die Spitze fehlt. Gute Übereinstimmung besteht in diesen Merkmalen auch mit einem von DEHM (1949: Taf. 2, Abb. 3) als Machairodus n. sp. ? abgebildeten C sup. aus Benningen bei Memmingen.

Da die Fundstelle Artenay älter ist als diejenigen von Baigneaux, Bézian und Langenau (vgl. S. 9), und da von den genannten Lokalitäten kein C sup. vorliegt, fehlt für eine exakte spezifische Zuordnung die letzte Sicherheit, und wir führen daher dieses Canin-Fragment als *Pr.* cf. peregrinus an. Auf jeden Fall handelt es sich um den bisher ältesten Beleg der Linie *Prosansanosmilus*.— Sansanosmilus.

5. Zur Evolution der machairodontiden Feliden im Miocan

Aus einer Bestandsaufnahme der bisherigen Funde machairodontider Feliden im Miocän Europas geht hervor, daß diese Tiere nur von wenigen Fundstellen bekannt sind und innerhalb der entsprechenden Carnivorenfaunen ausgesprochen selten sind. Außer von den oben erwähnten Lokalitäten Langenau, Bézian, Baigneaux und Artenay kennt man Bezahnungsreste aus Sansan und La Grive in Frankreich, aus San Quirico und Hostalets in Spanien und aus Steinheim a. A. in Süddeutschland. Zu erwähnen ist in diesem Zusammenhang auch der bereits oben erwähnte C sup. aus der Oberen Süßwassermolasse von Benningen (Dehm 1949). Alle diese Funde (mit Ausnahme der hier neu beschriebenen) werden dem Genus Sansanosmilus Kretzoi zugeordnet. Auf die reichlich verwickelte Synonymie dieses Genus soll hier nicht weiter eingegangen werden (vgl. dazu Heizmann 1973: 58), es soll nur noch einmal betont werden, daß uns die Unterschiede zwischen den stratigraphisch jüngeren Formen (La Grive, Steinheim usw.) gegenüber derjenigen aus Sansan nicht ausreichend erscheinen, um eine generische Selbständigkeit (Albanosmilus Kretzoi 1929) zu rechtfertigen.

Darauf, daß die stratigraphische Reichweite der miocänen machairodontiden Feliden größer ist als bisher angenommen, deuten einige weitere Funde: Zunächst ein von Deperet (1887: Taf. 13, Fig. 4; Taf. 14, Fig. 2) abgebildeter M₁ aus Saint-Jean de Bournay, der zusammen mit *Hipparion*-Resten gefunden wurde. Dieser Zahn könnte sehr gut von einem großen *Sansanosmilus* stammen, nicht dagegen das in der gleichen Arbeit abgebildete Fragment eines M₁ (Taf. 14, Fig. 3; nicht eines P₄, wie die Abbildungslegende angibt), welches viel eher zu einem echten Machairodontinen paßt. Ebenfalls zusammen mit *Hipparion*-Resten gefunden wurde ein von ROMAN (1907: 61; Taf. 3, Fig. 9) als *Machairodus jourdani* beschriebenes und abgebildetes Fragment eines oberen Canins aus Aveiras de Baixo (Portugal). Bestätigt wurde diese

Zuordnung durch VIRET (1951: 97), und tatsächlich paßt dieses Zahnfragment auf Grund seiner Größe, seines im Vergleich zu echten Machairodontinen geringen Querdurchmessers, seines fast symmetrischen Querschnitts, des Verlaufs und der Stärke der Längsrinnen, sowie wegen der vorhandenen Krenulierung der Zahnkanten sehr gut zu Sansanosmilus. Die von Antunes (in Antunes & Zbyszewski 1973) für Aveiras de Baixo gegebene Faunenliste mit Sansanosmilus jourdani, Hyotherium palaeochoerus, Palaeotragus sp., Lagomeryx sp., cf. Protragocerus chantrei, Hipparion primigenius, Gomphotheriide indet. und Sciuride indet. bestätigt das vallesische Alter.

Zu erwähnen sind schließlich noch einige mit machairodontiden Feliden in Zusammenhang gebrachte Skelettreste: Eine Phalanx und ein Schwanzwirbel aus Stätzling in Bayern wurden von ROGER (1896; 1898) Machairodus jourdani zugeordnet. Die Richtigkeit dieser Bestimmung ist nicht nachprüfbar, da die ehemals im Naturwissenschaftlichen Museum der Stadt Augsburg aufbewahrten Stücke heute nicht mehr auffindbar sind. Ähnlich verhält es sich mit zwei von Stehlin & HELBING (1925) aus Pontlevoy als Felidé (Machaerodus spec.?) beschriebenen Metapodien. Auch in diesem Fall sind die Belege durch die Zerstörung der Collection Bourgeois im zweiten Weltkrieg verloren gegangen, allerdings deutet die von HELBING, einem der besten damaligen Kenner tertiärer Carnivoren, gegebene Beschreibung (d'un animal plus fort que le Lynx et à extrémités plus trapues, rappellant la Panthère) darauf hin, daß es sich hier tatsächlich um einen Vertreter des Prosansanosmilus — Sansanosmilus-Formenkreises gehandelt haben könnte. Wohlbegründet ist dagegen die durch CRUSAFONT & GINSBURG (1973) erfolgte Zuordnung einiger Knochen (Femur, Radius, Astragalus) aus Valles de Fuentiduena zu "Albanosmilus" jourdani.

Außereuropäische Funde, die Sansanosmilus zugeordnet wurden, erwiesen sich bisher bei genauerem Zusehen stets als nicht zu diesem Genus gehörig, so die von PILGRIM (1932) aus den Siwaliks beschriebenen Funde (vgl. Heizmann 1973: 60) oder die von Mawby (1965) aus Texas erwähnten Reste (vgl. Schultz et al. 1970). Hingegen stammt die von GINSBURG (1978) als Syrtosmilus syrtensis beschriebene zahnlose Mandibel aus dem Burdigal von Lybien unzweifelhaft von einer Sansanosmilus sehr nahe stehenden Form. In neuester Zeit wurde Sansanosmilus auch aus China gemeldet (Chiu Chan-Siang, Li Chuan-Kuei & Chiu Chu-Ting 1979).

Bei einer stratigraphischen Anordnung der bisherigen Funde ergibt sich folgendes Bild:

The state of the s		
Neogene Mammal Units	Fundstellen	systematische Bezeichnung
9	Aveiras de Baixo, Valles de Fuentiduena,?St. Jean de Bournay	Sansanosmilus sp.
8	_	
7	Steinheim, La Grive, San Quirico, Hostalets de Pierola	Sansanosmilus jourdani
6	Sansan	Sansanosmilus palmidens
5	?Pontlevoy	? Prosansanosmilus/?Sansanosmilus
4b	Baigneaux, Bézian, Langenau	Prosansanosmilus peregrinus
<u>4a</u>	Artenay	Prosansanosmilus cf. peregrinus

Das Fehlen Sansanosmilus-ähnlicher Formen in Zone 8 ist hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß diese Zone überhaupt sehr schlecht dokumentiert ist.

Nachfolgend sind die wesentlichen Merkmalsänderungen innerhalb der Linie *Prosansanosmilus*— Sansanosmilus tabellarisch zusammengefaßt (Striche geben an, daß das jeweilige Merkmal nicht überliefert oder wegen starker Abkauung nicht feststellbar ist):

	Prosansanosmilus peregrinus	Sansanosmilus palmidens	Sansanosmilus jourdani
Diastem C-P ₃	lang	verkürzt	-
P_2	vorhanden	fehlt	
P ₃ : Vorderstylid	angedeutet	deutlich	angedeutet
übrige Stylide der P inf	mäßig entwickelt und niedrig	stark entwickelt und hoch	stark entwickelt und hoch; vordere Stylide niedriger als hintere
P ₃ : Hintercingulum	deutlich	fehlt	angedeutet
M ₁ : Winkel zwischen Proto- und Para- conidschneide (gemessene Variationsbreite)	103—104°	112—118°	106—108°
Metaconid	deutlich	fast völlig reduziert	fehlt
Talonid	klein, aber deutlich	fehlt	fehlt
P ⁴ : Krone	niedrig	hoch	hoch
linguale Hügelreihe	Hügel gut individu- alisiert	intermediär	Hügel bilden einheitliche Sägekante
Proparastyle	angedeutet	intermediär	deutlich
Protoconus	deutlich	fehlt völlig	fehlt völlig
zusätzlicher Hügel an der Vorderschneid des Paraconus	fehlt e	angedeutet	vorhanden
M^1 :	<u> </u>	zweiwurzelig	einwurzelig

Von den in der Tabelle angeführten Merkmalen ist besonders die Tendenz zur Verkürzung der Schnauze hervorzuheben, die sich aus der Verkürzung des Diastems C-P₃ und aus der zunehmenden Reduzierung der vorderen Prämolaren ergibt. So geht P₂ beim Übergang von *Prosansanosmilus* zu *Sansanosmilus* völlig verloren, und im weiteren Verlauf der Entwicklung wird auch P₃ reduziert, sodaß dieser Zahn bei dem insgesamt doch erheblich größeren *Sansanosmilus* aus San Quirico sogar noch

etwas kleiner ist als der P₃ der Typusmandibel von *Prosansanosmilus peregrinus*. Ferner ist die Entwicklung einer zunehmend schneidenden Bezahnung bemerkenswert: Sie findet ihren Ausdruck in der Verstärkung der Stylide der unteren Prämolaren, in der Verlängerung der Proto- und Paraconidschneiden des unteren Reißzahns und der Öffnung des Winkels zwischen beiden Schneiden, ferner in der Reduktion des Talonids dieses Zahns. Bei der Oberkieferbezahnung tragen vor allem der Verlust des Protoconus und die Anordnung der lingualen Hügel in einer Reihe mit hohem Paraconus und gegen vorn hin abnehmender Höhe der übrigen Hügel zur Ausbildung einer sägeförmigen Schneide bei.

Betrachten wir das Ausmaß der morphologischen Veränderungen innerhalb der stratigraphischen Abfolge, so ergibt sich ein besonders auffälliger Entwicklungsschritt zwischen *Prosansanosmilus* und *Sansanosmilus palmidens*, dem durch die generische Trennung Rechnung getragen wird, während die weitere Entwicklung des Genus *Sansanosmilus* dann in ruhigeren Bahnen verläuft und sich in der Hauptsache in einer Größenzunahme ausdrückt (siehe Abb. 7). Bei dieser Abfolge handelt es sich allem Anschein nach um eine einheitliche Entwicklungslinie. Die Unterschiede zwischen *Prosansanosmilus* und *Sansanosmilus* betreffen lediglich Merkmale, in denen die erstere Gattung sich primitiver, d. h. einem generalisierten feliden Bauplan angenähert, verhält.

Das plötzliche und unvermittelte Auftreten machairodontider Feliden im Niveau von Artenay, von Feliden, die sich nicht von im Oligocän in Europa vorkommenden Formen ableiten lassen, spricht dafür, daß es sich hierbei um Einwanderer handelt, zumal gerade in diesem Zeitabschnitt ein tiefgreifender Wechsel innerhalb der europäischen Säugerfaunen stattfindet, von dem man allgemein annimmt, daß er

durch aus Asien eindringende Einwanderungswellen verursacht wurde.

Offenbar erreichten diese nach Europa einwandernden machairodontiden Feliden etwa gleichzeitig oder gar früher auch den afrikanischen Kontinent. Die aus dem Burdigal von Lybien bekanntgewordene Mandibel von Syrtosmilus läßt zwar wegen des Fehlens der Zähne nur beschränkt Vergleiche zu. Sie erweist sich aber einerseits durch ihre geringe Größe und den wenig entwickelten Kinnfortsatz im Vergleich mit Prosansanosmilus als primitiver, andererseits durch das Vorhandensein von nur zwei Prämolaren als fortschrittlich, sodaß sie — abgesehen von der etwa gleichen zeitlichen Stellung — als Vorfahre von Prosansanosmilus nicht in Frage kommt.

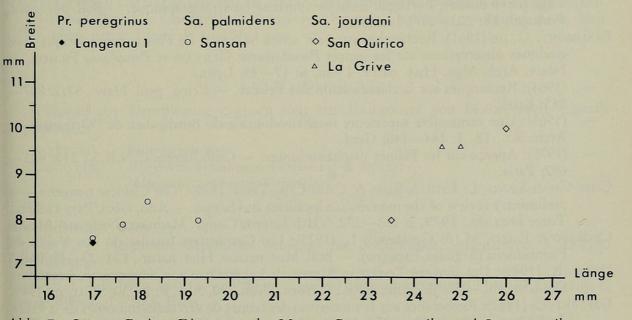


Abb. 7. Längen-Breiten-Diagramm der M₁ von Prosansanosmilus und Sansanosmilus.

Damit wird auch ein afrikanischer Ursprung der Gattungsgruppe Prosansanosmilus/Sansanosmilus unwahrscheinlich. Vielmehr kann mit GINSBURG (1978) davon ausgegangen werden, daß sich die größere Primitivität der afrikanischen Gattung möglicherweise durch ein etwas früheres Einwandern in diesen Kontinent erklären läßt.

Suchen wir nach einer Erklärung für die Tatsache der anfänglich schnellen, dann sich verlangsamenden Entwicklung innerhalb der Linie Prosansanosmilus-Sansanosmilus, so liegt sie vermutlich im Zwang zur Anpassung eines Einwanderers an seine neue Umgebung begründet: Dieser Einwanderer findet ein ihm zusagendes Milieu, paßt sich durch rasche morphologische Entwicklung an dieses an und entwickelt sich nach dieser Anpassungsphase nur noch langsam weiter, sozusagen zur Vervollkommnung der bereits erreichten Adaptation oder als Reaktion auf geringfügige Veränderungen seiner Umgebung. Dabei kann es unter Umständen sogar zu einer Überanpassung und Phänomenen der Übersteigerung von Merkmalen kommen wie etwa im Falle der echten Machairodontiden bei dem nordamerikanischen Genus Barbourofelis. Die Entwicklung Prosansanosmilus—Sansanosmilus entspricht genau diesem Ablauf, abgesehen davon, daß die letzte Entwicklungsphase entfällt, da durch die Einwanderung der großwüchsigen, voll digitigraden und mit höherentwickeltem Gehirn ausgestatteten echten Feliden sowie der größeren, kräftigeren, mit stärkeren Brechscheren versehenen Machairodontiden im Obermiocän die Sansanosmilus-Formen verdrängt werden und aussterben.

Der verschiedentlich (z. B. DE BONIS 1975) vermutete phylogenetische Zusammenhang der oberpliocänen nordamerikanischen Gattung Barbourofelis mit Sansanosmilus, und damit ein Fortbestehen der Gattungsgruppe über das Ober-Miocän hinaus, erscheint uns auf Grund des großen geographischen und stratigraphischen Abstandes und der fehlenden Zwischenglieder äußerst unwahrscheinlich. Die Ähnlichkeiten im C sup. und in der Symphysenregion der Mandibel, auf die sich solche Vermutungen stützen, lassen sich viel einfacher als bloße Konvergenzen erklären.

6. Literatur

Antunes, M. Telles & Zbyszewski, G. (1973): Le Méotien-Pontien de la basse vallée du Tage (Rive droite), Portugal. Essai de synthèse biostratigraphique. — Boll. Soc. geol. Portugal, 18: 203—217; Lissabon.

BEAUMONT, G. DE (1961): Recherches sur *Felis attica* WAGNER du Pontien eurasiatique avec quelques observations sur les genres *Pseudaelurus* GERVAIS et *Proailurus* FILHOL. — Nouv. Arch. Mus. Hist. natur. Lyon, 6: 17—45; Lyon.

— (1964): Remarques sur la classification des Felidae. — Eclog. geol. Helv., 57/2: 837—

845; Basel.

(1965): Une carnassière supérieure machairodontide du Burdigalien de l'Orléanais.
 Arch. Sci., 18, 1: 144—146; Genf.

(1975): Aperçu sur les Félinés machairodontes. — Coll. intern. C.N.R.S., 218: 683—692; Paris.

CHIU CHAN-SIANG, LI CHUAN-KUEI & CHIU CHU-TING (1979): The Chinese neogene — a preliminary review of the mammalian localities and faunas. — Ann. Géol. Pays Hellén., Tome hors sér., 1979, I: 263—272, VIIth Intern. Congr. Mediterr. Neogene; Athen.

CRUSAFONT-PAIRO, M. & GINSBURG, L. (1973): Les Carnassiers fossiles de Los Vallès de Fuentiduena (Ségovie, Espagne). — Bull. Mus. nation. Hist. natur., 131: 29—45; Paris.

DEHM, R. (1949): Das jüngere Tertiär in Bayern als Lagerstätte von Säugetieren, besonders Dinotherien. — N. Jb. Min., Geol., Paläont., Abh., 90, Abt. B: 1—30; Stuttgart 1949. DEPERET, C. (1887): Recherches sur la succession des faunes de vertébrés miocènes de la vallée

du Rhône. — Arch. Mus. Hist. natur. Lyon, 3: 45—313; Lyon.

GINSBURG, L. (1961): La faune des carnivores miocènes de Sansan (Gers). — Mém. Mus. nation. Hist. natur. Paris, N.S., C, 9: 1—190; Paris.

 (1974): Les faunes des Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne.
 C.R. du Ve Congrès du Néogène méditerranéen, Mém. B.R.G.M., 78/1: 153—167; Orléans.

— (1978): Syrtosmilus syrtensis, n. gen., n. sp., Félidé machairodontiforme du Burdigalien

de Lybie. — C.R. somm. Soc. géol. Fr., 1978: 273—74; Paris. Heizmann, E. P. J. (1973): Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. — B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie Ergänzungen und Nachträge zu den Mustelidae. — Palaeontographica Suppl., 8, Teil 5, B: 1—95; Stuttgart.

HELBING, H. (1928): Carnivoren des oberen Stampien. — Abh. Schweiz. Paläont. Ges., 47:

1-83; Basel.

Kretzoi, M. (1929): Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen. — Xe Congr. intern. Zool. 1927: 1293—1355; Budapest.

MAWBY, J. E. (1965): Machairodonts from the late cenozoic of the Panhandle of Texas. — J. Mammal., 46/4: 573—587; Baltimore.

MAYET, L. (1908): Etudes des mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des Faluns de la Tourraine. — Ann. Univ. Lyon, N.S. I, 24: 1—336; Lyon & Paris.

PILGRIM, G. E. (1932): The fossil Carnivora of India. — Pal. Indica, N.S. 18: 1—232; Calcutta. Roger, O. (1896): Vorläufige Mitteilungen über Säugethierreste aus dem Dinotheriensand von Stätzling bei Augsburg. — 32. Ber. naturwiss. Ver. Schwaben und Neuburg in Augsburg: 1—45; Augsburg.

(1898): Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande der bayerisch-schwäbischen Hochebene. — 33. Ber. naturwiss. Ver. Schwaben und Neuburg in Augsburg: 1—45;

Augsburg.

ROMAN, F. (1907): Le néogène continental dans la basse vallée du Tage (Rive droite). — Mém. Com. Serv. geol. Portugal: 1—88; Lissabon.

ROMAN, F. & VIRET, J. (1934): Le miocène continental de l'Armagnac et le gisement burdigalien de La Romieu. — Mém. S.G.F., N.S. 9, 21, 2/3: 1—67; Paris.

SCHULTZ, C. B., SCHULTZ, M. R. & MARTIN, L. D. (1970): A new tribe of sabre-toothed cats (Barbourofelini) from the pliocene of North America. — Bull. Univ. Nebraska State Mus., 9/1: 1—31; Lincoln.

VILLALTA, J. F. & CRUSAFONT, M. (1943): Contibucion al conocimiento del *Albanosmilus jourdani* Filhol. — Consejo sup. de investig. cientif.: 1—44; Madrid. — [1943a]

 (1943): Los vertebrados del Mioceno continental de la cuenca Vallés-Penedes (Prov. de Barcelona). I. Insectivoros. II. Carnivoros. — Bol. Inst. Geol. y Min. España, 56, 3º ser., 16: 1—192; Madrid. — [1943b]

VIRET, J. (1951): Catalogue raisonné de la faune des mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) I: Chiroptères, Carnivores, Edentés pholidotes. — Nouv. Arch. Mus. Hist. natur. Lyon, 3: 1—104; Lyon.

Nachtrag

Während der Drucklegung ergaben sich zur Faunenliste von Bézian noch folgende Ergänzungen:

Rodentia:

Eumyarion sp.

Carnivora:

Ischyrictis bezianensis GINSBURG & BULOT

?Mionictis artenensis GINSBURG

Anschriften der Verfasser:

Dr. E. P. J. Heizmann, Staatliches Museum für Naturkunde, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Prof. Dr. L. Ginsburg, Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, F-75005 Paris.

C. Bulot, La Guilbarderie, Nieul-les-Saintes, F-17100 Saintes.

Tafel 1

- Fig. 1. Prosansanosmilus peregrinus n. g., n. sp.

 Mandibula sin. mit C, P₂(?), P₃-M₁ und Alveolen von I₁-I₃ (Holotypus); SMNS Nr.

 41482.

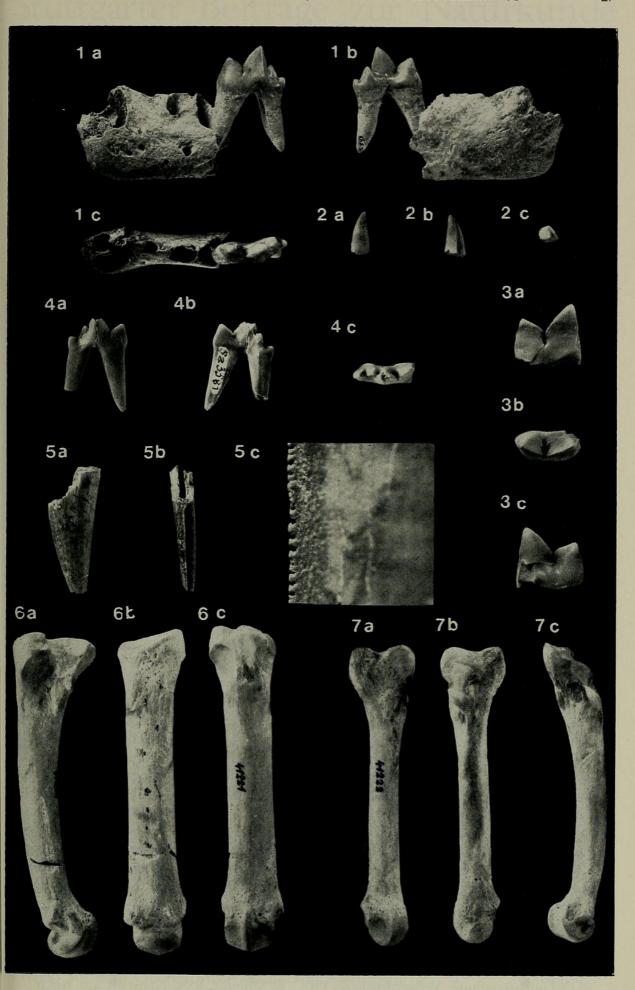
 a: von labial, b: von buccal, c: von lingual.

 Langenau 1. x1.
- Fig. 2. Prosansanosmilus peregrinus n. g., n. sp. P⁴ sin.; MHNP Nr. Be 7212.
 a: von labial, b: von buccal, c: von lingual.
 Bézian. x1.



Tafel 2

- Fig. 1. Prosansanosmilus peregrinus n. g., n. sp.
 Juveniles Mandibularfragment sin. mit D₄; MHNP Nr. Be 7160.
 a: von labial, b: von lingual, c: von buccal.
 Bézian. x1.
- Fig. 2. Prosansanosmilus peregrinus n. g., n. sp.
 Keim eines C inf. sin.; vom gleichen Individuum wie das Mandibularfragment Fig. 1;
 MHNP Nr. Be 7160.
 a: von labial, b: von buccal, c: von lingual.
 Bézian. x1.
- Fig. 3. Prosansanosmilus peregrinus n. g., n. sp.
 Fragmentärer Keim eines M₁ sin.; vom gleichen Individuum wie das Mandibularfragment Fig. 1; MHNP Nr. Be 7160.
 a: von labial, b: von buccal, c: von lingual.
 Bézian. x1.
- Fig. 4. Pseudaelurus quadridentatus (BLAINVILLE). Leicht beschädigter D₄ dext.; MHNP Nr. Sa 3581. a: von labial, b: von lingual, c: von buccal. Sansan. —x1.
- Fig. 5. Prosansanosmilus cf. peregrinus n. g., n. sp.
 Fragment eines C sup. sin.; MHNP Nr. Ar 2427.
 a: von labial, b: von rostral, c: Ausschnitt der hinteren Zahnkante mit deutlich erkennbarer Schmelzzähnelung.
 Artenay. a, b: x1, c: x10.
- Fig. 6. *Prosansanosmilus peregrinus* n. g., n. sp. Metatarsale III sin.; SMNS Nr. 41221. a: von lateral, b: von dorsal, c: von plantar. Langenau 1. x1.
- Fig. 7. Prosansanosmilus peregrinus n. g., n. sp. Metatarsale V sin.; SMNS Nr. 41222. a: von plantar, b: von dorsal, c: von medial.





Heizmann, E P J, Ginsburg, Léonard, and Bulot, Christian. 1980. "Prosansanosmilus peregrinus ein neuer machairodontider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs." *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 58, 1–27.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/95540

Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/125062

Holding Institution

Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by

Smithsonian

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

License: http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/

Rights: https://biodiversitylibrary.org/permissions

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.