

Revisione sistematica e distribuzione stratigrafica e geografica del genere *Cynodictis* Bravard & Pomel (Carnivora, Mammalia)

TASSOS KOTSAKIS

Centro di Studio per la Geologia dell'Italia Centrale, C.N.R., Roma

(manoscritto ricevuto il 26 maggio 1980,
accettato il 14 novembre 1980)

KEY WORDS — *Carnivora, Eocene-Oligocene, Europe-Asia, Systematic, Stratigraphic distribution, Paleobiogeography.*

RIASSUNTO — In questo lavoro viene intrapresa una revisione sistematica delle forme europee del genere *Cynodictis* Bravard & Pomel, 1850 (Carnivora, Mammalia). Vengono riconosciute valide sei specie, delle quali la prima con quattro sottospecie: 1) *Cynodictis lacustris lacustris* (Gervais, 1848); *Cynodictis lacustris nebulensis* Bonis, 1978; *Cynodictis lacustris intermedius* Filhol, 1876; *Cynodictis lacustris viverroides* Filhol, 1876; 2) *Cynodictis exilis* Teilhard de Chardin, 1915; 3) *Cynodictis longirostris* Filhol, 1876; 4) *Cynodictis crassus* Teilhard de Chardin, 1915; 5) *Cynodictis cayluxensis* Filhol, 1876; 6) *Cynodictis ferox* Filhol, 1876.

Vengono escluse dal genere, pur essendo riconosciute specie valide: 1) «*Cynodictis*» *palmidens* Teilhard de Chardin, 1915; 2) «*Cynodictis*» *major* Teilhard de Chardin, 1915.

La posizione filogenetica del genere rimane dubbia. Si avanza l'ipotesi che *Cynodictis* discenda dai miacidi dell'Eocene medio dell'America settentrionale, che sia vicino allo stock ancestrale degli *Amphicyonidae* e che si sia estinto senza una diretta discendenza. La posizione stratigrafica del genere si estende dall'Eocene superiore fino all'Oligocene inferiore.

Viene infine considerata la posizione sistematica delle specie asiatiche di questo genere. Non sembra che le quattro specie fino adesso descritte dall'Oligocene inferiore e medio dell'Asia orientale e centrale possano essere incluse nel genere *Cynodictis*. Si pensa piuttosto ad una invasione dell'Estremo Oriente da parte di carnivori primitivi provenienti dall'America settentrionale e ad una evoluzione locale parallela a quella delle forme europee.

SUMMARY — [Systematic, stratigraphy and geographic distribution of the genus *Cynodictis* Bravard & Pomel (Carnivora Mammalia)] — In this work a systematic revision of the European forms of the genus *Cynodictis* Bravard & Pomel, 1850 (Carnivora, Mammalia) has been recognized, the first of which having four subspecies: 1) *Cynodictis lacustris lacustris* (Gervais, 1848); *Cynodictis lacustris nebulensis* Bonis, 1978; *Cynodictis lacustris intermedius* Filhol, 1876; *Cynodictis lacustris viverroides* Filhol, 1876; 2) *Cynodictis exilis* Teilhard de Chardin, 1915; 3) *Cynodictis longirostris* Filhol, 1876; 4) *Cynodictis crassus* Teilhard de Chardin, 1915; 5) *Cynodictis cayluxensis* Filhol, 1876; 6) *Cynodictis ferox* Filhol, 1876.

Though recognized as valid species, the following are, on the contrary, excluded from the genus *Cynodictis*: 1) «*Cynodictis*» *palmidens* Teilhard de Chardin, 1915; 2) «*Cynodictis*» *major* Teilhard de Chardin, 1915.

The phylogenetic position of the genus remains in doubt. An hypothesis has been made that *Cynodictis* would descend from Middle Eocene miacids of North America, that it would be near at the ancestral stock of *Amphicyonidae* and would have become extinct without a direct descent. The stratigraphic position of the genus goes from Upper Eocene to Lower Oligocene. Finally, the systematic position of the Asian species of this genus has been considered. It does not seem that the four species so far described from Lower and Middle Oligocene of East and Central Asia may be included in the genus *Cynodictis*. It has been rather considered the possibility of invasion of the Far East by a group of primitive carnivora coming from North America and of a local evolution parallel to that of the European forms.

Il genere *Cynodictis* Bravard & Pomel, 1850, è uno dei rari generi dell'Ordine Carnivora presente, secondo vari Autori, sia in Europa che in Asia durante l'Eocene superiore e l'Oligocene inferiore e medio. Sembra dunque interessante esaminare l'esattezza delle attribuzioni a questo genere e la posizione stratigrafica dei singoli ritrovamenti.

I *CYNODICTIS* DELL'EUROPA

Il genere *Cynodictis* è stato istituito da Bravard & Pomel (1850) per i resti di *Cynodictis lacustris* (Gervais, 1848) provenienti da La Débruge (Vaucluse, Francia meridionale), precedentemente attribuiti da Gervais al genere *Cynodon* Aymard. In seguito Filhol

(1877, 1882) ha descritto numerose specie di *Cynodictis* su resti di Carnivori provenienti dalle fosforiti di Quercy (Francia meridionale). Nel 1888 Schlosser ha tentato una prima revisione del genere ed ha ritenute valide dieci specie, due delle quali presentavano una varietà: *Cynodictis lacustris* (Gervais) da La Débruge (Vaucluse) e da Quercy (in questa occasione si ricorda che certi fossili figurati nella tavola IX di Schlosser (1887) sono classificati come *C. lacustris* nelle didascalie delle figure mentre vengono considerati come rappresentanti di *C. intermedius* nel testo (Schlosser, 1888 p. 46), *Cynodictis intermedius* Filhol (e *C.i. viverroides* Filhol), *C. rossignoli* Filhol, *C. compressidens* Filhol (e *C.c. viverroides* Filhol), *C. ferox* Filhol, *C. cayluxensis* Filhol, *C. quercyi* Filhol, *C. longirostris* Filhol, *C. brachyrostris* Filhol dalle fosforiti di Quercy,

C. parisiensis (Laurillard) da Montmartre (Paris) ed infine *Cynodictis* sp. da Frohnstetten (Germania meridionale). *C. parisiensis* era considerato membro del genere *Cyotherium* da Gervais (1859). Pochi anni dopo Schlosser (1902) istituiva una nuova specie, *C. pygmaeus* per i resti provenienti da Frohnstetten, precedentemente attribuiti a *Cynodictis* sp. e segnalava inoltre la presenza di *C. cf. longirostris* nello stesso giacimento.

Una ulteriore revisione intrapresa da Teilhard de Chardin (1914-15) ha ridotto a quattro le specie presenti nelle fosforiti, ognuna delle quali era rappresentata secondo il paleontologo francese da più di una sottospecie: *C. intermedius* Filhol (e *C.i. viverroides* Filhol), *C. longirostris* Filhol (e *C.l. crassa* Teilhard de Chardin), *C. compressidens* Filhol (e *C.c. viverroides*

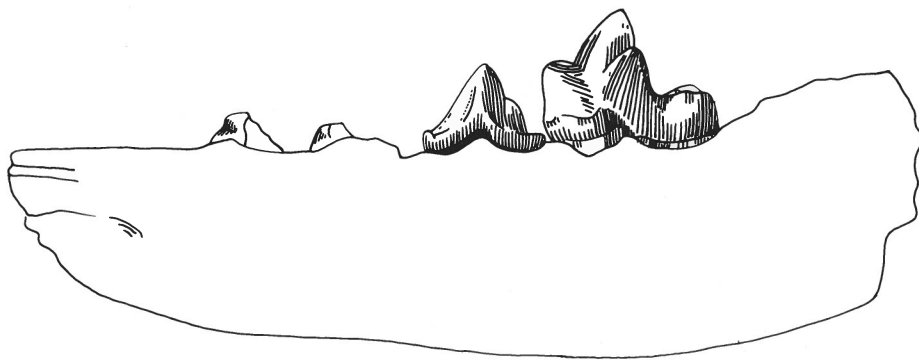


Fig. 1 - Frammento mandibolare di *Cynodictis lacustris lacustris* (Gervais, 1848), La Débruge, Francia meridionale (M. N.H.N., s.n.) (da Bonis, 1978). X 2 circa.

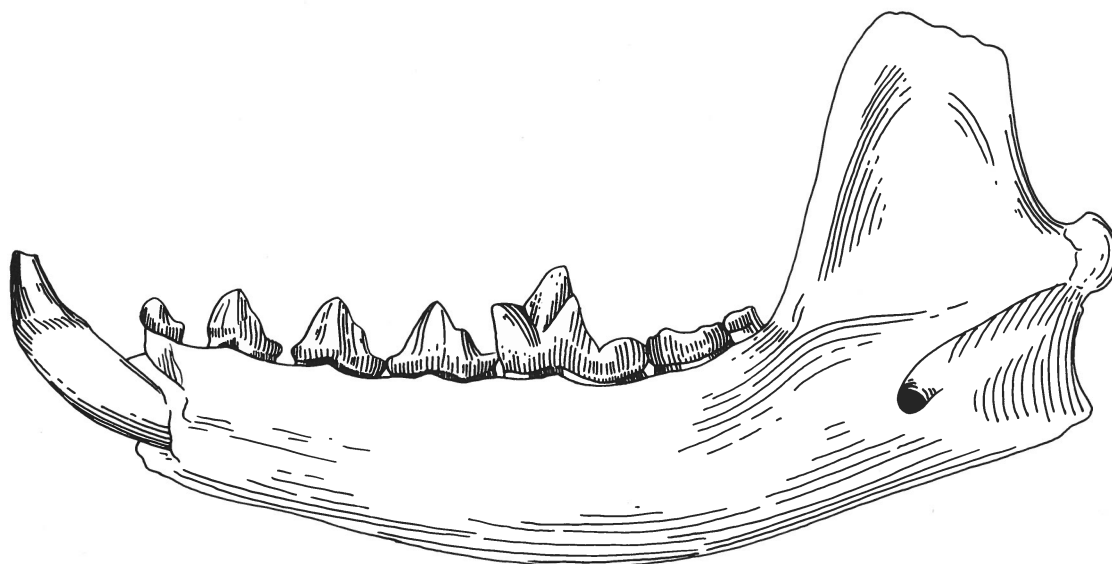


Fig. 2 - Mandibola di *Cynodictis lacustris nebulensis* Bonis, 1978, Sainte-Néboule de Beduer, Francia meridionale, Olotipo (Coll. Lab. Pal. Vert. Pal. Hum., Univ. Paris VI, SNB 430 e SNB 467 per il canino) (da Bonis, 1978). X 2 circa.

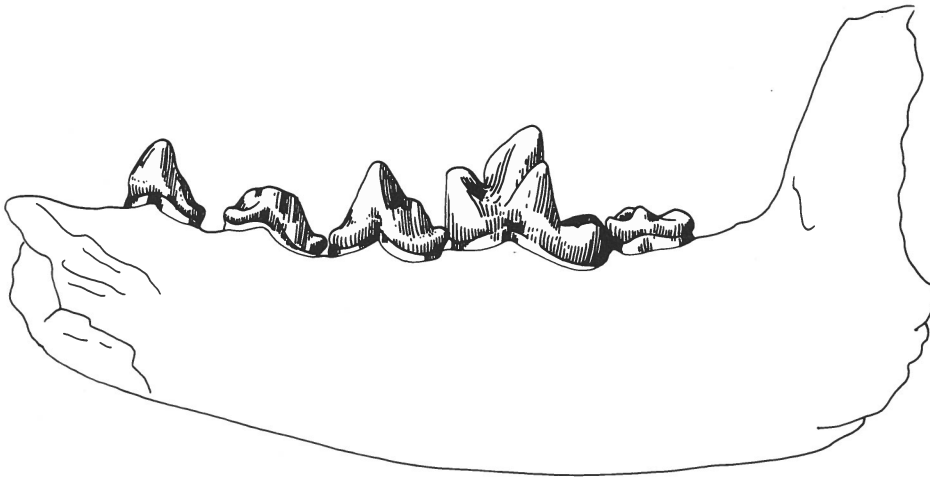


Fig. 3 - Frammento mandibolare di *Cynodictis lacustris intermedius* Filhol, 1876, Fosforiti di Quercy, Francia meridionale, Olotipo (M.N. H.N. Paris, Qu. 8950). X 2 circa.

Filhol e *C.c. exilis* Teilhard de Chardin) e infine *C. palmidens* (e *C.p. major* Teilhard de Chardin).

Nell'ultimo dopoguerra Piveteau (1961) ha espresso l'opinione che forse il genere contiene forme eterogenee ed ha accettato come specie sicuramente valide *C. intermedius* e *C. longirostris* (a quest'ultima specie appartiene in realtà la mandibola figurata da Piveteau (1961) nella fig. 77 come *C. intermedius*) mentre Ginsburg (1966) ha parlato di tre specie fra le quali la più evoluta sarebbe *C. cayluxensis*. Infine secondo Petter (1966) il cranio del Museo di Basel da lei studiato non sembra appartenere a nessuna delle specie conosciute.

La specie meglio rappresentata fra tutte quelle esaminate da Teilhard de Chardin (1914-15) è *C. intermedius* le cui caratteristiche sono molto ben descritte dal grande paleontologo francese. Le differenze morfologiche di *C. intermedius* dalla specie-tipo *C. lacustris* sono, secondo Schlosser (1888) di ordine dimensionale, a parte una certa robustezza di M_2 . Dall'esame delle figure di Gervais (1859), Zittel (1925) e Boule & Piveteau (1935) lo scrivente era convinto dell'identità specifica degli esemplari di La Débruge con quelli attribuiti a *C. intermedius*. D'altra parte Teilhard de Chardin (1914-15) in due punti del suo lavoro sui carnivori di Quercy considera le due specie sinonime. Una prima volta (p. 122) scrive: « Pour bien apprécier cette distribution, le mieux est de partir de *Cyn. intermedius*, forme bien centrale (son nom même l'indique) et qui a cet avantage de ne différer pour ainsi dire pas du *Cyn. lacustris* de La Débruge ». Se l'espressione « pour ainsi dire » lascia qualche dubbio, nel secondo punto invece Teilhard de Chardin (1914-15, p. 184) è esplicito. Parlando di una componente arcaica presente a Quercy egli scrive: « *Miacis exilis*, *Viverravus angustidens* (= *V. Hastingsiae* d'Hordwell), *Cynodictis intermedius* (= *C. lacustris* de la

Débruge); ». La visione diretta di materiale fossile proveniente dal giacimento provenzale ha modificato parzialmente la mia precedente opinione. Infatti, se da una parte dimensionalmente il carnivoro di La Débruge rientra nell'ambito della variabilità dei fossili provenienti da Quercy, e M_2 di *C. lacustris* non è « più robusto » dei più grossi individui di *C. intermedius* trovati nelle fosforiti, dall'altra parte un esame del materiale proveniente da Quercy che si trova nel M.N.H.N. di Parigi ha dimostrato un raccorciamento della parte posteriore di M_2 . Si può dunque mantenere il taxon *intermedius* considerandolo come una cronosottospecie di *C. lacustris*.

Schlosser (1888) seguito da Zittel (1925) aveva ammesso a Quercy la presenza sia di *C. lacustris* che di *C. intermedius*. Nel materiale conservato al M.N. H.N. di Parigi non esiste nessun esemplare delle fosforiti che possa essere attribuito a *C.l. lacustris*.

Filhol (1877) ha istituito anche una « varietà », *C. intermedius viverroides* basata sulla mancanza di M_3 . Tutti gli altri caratteri sono identici a quelli di *C.l. intermedius* tipico. Non mi sembra che si possa accettare la contemporanea presenza di due sottospecie della stessa specie nel medesimo giacimento. Infatti o si deve ammettere che si tratta di due specie differenti (se si troveranno insieme in futuri scavi) oppure, come sembra molto più probabile, di due cronosottospecie o cronospecie nelle quali si delinea una tendenza alla riduzione della dentizione con la perdita dell'ultimo molare. I primi dati ottenuti dai nuovi scavi confermano questa ipotesi (Bonis, 1974). Il problema della separazione a livello specifico o sottospecifico delle due fasi di questa linea evolutiva è ovviamente legato al valore che si deve dare alla perdita dell'ultimo molare. Per il momento credo sia meglio mantenere una separazione a livello sottospecifico. La



Fig. 4 - Frammento mandibolare di *Cynodontis lacustris viverroides* Filhol, 1876, Fosforiti di Quercy, Francia meridionale, Olotipo (M.N. H.N. Paris, Qu. 8912). X 2 circa.

cronosottospecie più recente dovrebbe essere chiamata *Cynodontis lacustris viverroides* (Filhol).

Le differenze morfologiche e dimensionali delle quali si è parlato fino adesso sono molto piccole e si potrebbe forse parlare di una sola specie estremamente polimorfa che include tutte le forme fin'ora esaminate non accettando divisioni neanche a livello sottospecifico. Tuttavia si preferisce per il momento tenere conto di queste differenze e separare a livello sottospecifico *C.l. lacustris*, *C.l. intermedius* e *C.l. viverroides*.

Un'altra specie che ha posto sempre problemi ai paleontologi che si sono occupati del problema di *Cynodontis* è *C. compressidens*. Già il suo Autore (Filhol, 1877), discuteva la possibilità di una identità specifica con *C. intermedius* seguito in questo da Schlosser (1888). Quest'ultimo Autore designava con questo nome due forme, la prima di dimensioni piccole, la seconda invece uguale a quella tipica di Filhol. Teilhard de Chardin (1914-15) osservava che sotto questo nome specifico sono stati raccolti due gruppi dei quali il primo aveva dimensioni simili a quelli di *C. intermedius* e i denti slanciati e compressi. Rimando sempre a questo primo « gruppo » di *C. compressidens* (del secondo si parlerà in seguito) possiamo osservare, come risulta chiaramente dai rapporti lunghezza/larghezza dei premolari e dei molari, che i denti delle mandibole attribuite a questa specie non sono più compressi di quelli di *C.l. intermedius*. Re-

sta tuttavia valida l'osservazione fatta dai precedenti Autori circa l'aspetto tranciante di tutta la dentatura. Questo carattere non è ovviamente quantizzabile e rimane molto soggettivo. Forse è meglio, nonostante tutto, mettere in sinonimia questa specie con *C. lacustris intermedius* e considerare quest'ultima estremamente polimorfa.

Filhol (1882) ha istituito una varietà viverroide anche per *C. compressidens*, *C.c. viverroides*, la quale oltre l'assenza di M_3 , presenterebbe un arretramento del metaconide di M_1 . Sulle mandibole Qu 8985 e Qu 8994 del M.N.H.N. di Parigi questo carattere non è marcato, come non lo è neanche sulla mandibola Qu 8986 sulla quale però l'assenza di M_3 non è sicura. Teilhard de Chardin (1914-15) ha osservato varie differenze nel talonide di M_1 e specialmente un raccorciamento (sottolineato dall'Autore) di M_2 sulle mandibole « viverroidi ». Un esame di M_2 degli esemplari « viverroidi » del M.N.H.N. di Parigi dimostra che accanto all'esemplare che presenta il M_2 più corto di tutto il gruppo *intermedius* - *compressidens* (Qu. 8985 = 5.00 mm) si trova un altro con M_2 abbastanza lungo (Qu 8994 = 5.8 mm). Inoltre l'insieme degli esemplari di *C.l. viverroides* presenta un M_2 che non arriva mai a valori superiori ai 5.8 mm mentre la lunghezza di M_2 di *C.l. intermedius* varia da 5.3 mm a 6.7 mm. Sembra dunque che la perdita di M_3 sia seguita dalla diminuzione della lunghezza di M_2 . Questo carattere è un carattere evolutivo e di conseguen-

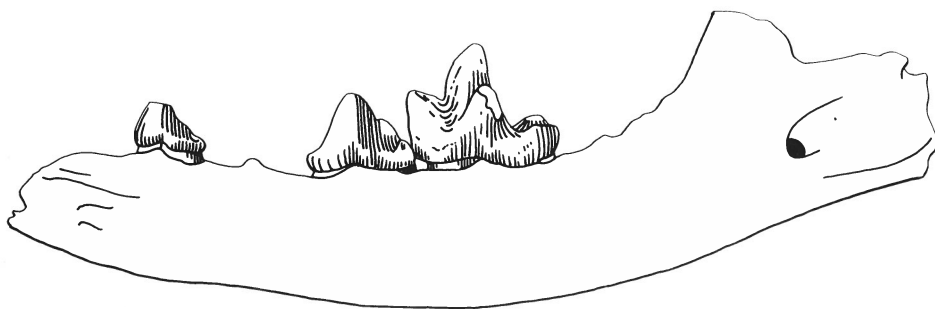


Fig. 5 - Frammento mandibolare di *Cynodontis exilis* Teilhard de Chardin, 1915, Stadío A, Fosforiti di Quercy, Francia meridionale (M.N.H.N. Paris, Qu. 8899). X 2 circa.

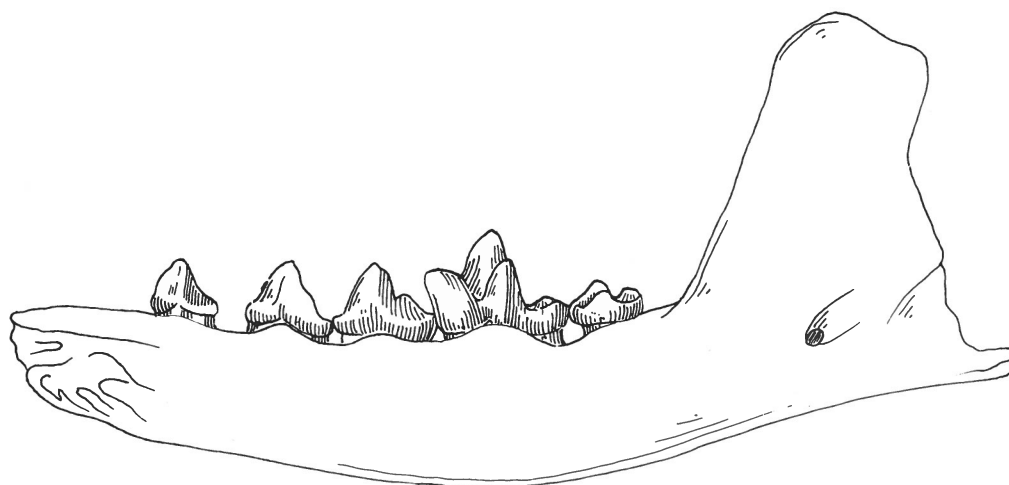


Fig. 6 - Mandibola di *Cynodictis exilis* Teilhard de Chardin, 1915, Fosforiti di Quercy, Francia meridionale, Olotipo (M.N.H.N. Paris, Qu. 8993). X 2 circa.

za negli esemplari più progrediti si nota maggiormente. Si tratta di un adattamento ad una dieta più francamente carnivora. Tutto sommato sembra meglio considerare *C. compressidens viverroides* sinonimo di *C. lacustris viverroides* come abbiamo messo in sinonimia la sottospecie tipica *C.c. compressidens* con *C.l. intermedius*.

Passiamo adesso all'esame del secondo « gruppo » incluso da Schlosser (1888) e Teilhard de Chardin (1914-15) nella specie « *C. compressidens* » e innalzato a rango sottospecifico da quest'ultimo Autore, *C. c. exilis*. Nessun carattere, a parte una impressione di denti trancianti, accomuna la « sottospecie » *exilis* con quella tipica. Le dimensioni della forma *exilis* sono piccole; chiaramente non si tratta né di individui di minor taglia di « *C. compressidens* » né di un caso di dimorfismo sessuale, poiché alle differenze dimensionali si aggiungono differenze morfologiche. Infatti paraconide, protoconide e metaconide sono più chiaramente divergenti tra loro, il protoconide sovrasta completamente gli altri due (questi caratteri erano già stati osservati da Teilhard de Chardin, 1914-15) ed infine la mandibola si presenta estremamente slanciata e ridotta in altezza. Il rapporto lunghezza P_2-M_1 /altezza della mandibola sotto M_1 misurato sugli esemplari Qu. 8893 e Qu. 8899 del M.N.H.N. di Parigi è rispettivamente pari a 268.0 e 289.5. I limiti di variabilità per tutte e tre le sottospecie di *C. lacustris* variano da 207.1 fino a 252.0. Ci troviamo dunque di fronte ad una specie di piccole dimensioni *C. exilis* Teilhard de Chardin che ben si differenzia rispetto alla linea evolutiva di *C. lacustris*.

Anche in questa specie si possono osservare due stadi, un primo durante il quale M_3 è presente ed un

secondo che porta ad una perdita dell'ultimo molare. La specie è stata istituita su un esemplare del secondo stadio (Qu. 8893). Avendo visto solamente un individuo con M_3 presente (Qu. 8899) non sono in grado di proporre una entità sistematica precisa. Mi limiterò dunque ad indicare come stadio A di *C. exilis* quello che presenta M_3 e stadio B o stadio tipico quello nel quale l'ultimo molare è già scomparso.

La specie *C. longirostris* è ben caratterizzata dalle sue grandi dimensioni (rispetto alla linea di *C. lacustris*) e dalla posizione del metaconide di M_1 che risulta più sporgente lateralmente. Al contrario l'osservazione di Teilhard de Chardin (1914-15) a proposito dell'accorciamento del talonide di M_1 non è valida essendo questo carattere variabile. Anche in questa specie si assiste, almeno su un esemplare (Qu. 9002), alla perdita di M_3 . Esiste dunque anche in questa specie una tendenza alla diminuzione della dentatura. Questa perdita dell'ultimo molare essendo osservata solamente su un esemplare non permette di separare sistematicamente questo carnivoro dalla specie. Infatti anche gli Autori più antichi non hanno mai proposto formalmente una varietà « viverroide ».

Alla stessa specie Teilhard de Chardin (1914-15) ha attribuito una mandibola che da sola costituisce la « varietà » *C. longirostris crassa*. I caratteri di questo fossile ne escludono, a mio avviso, l'appartenenza a *C. longirostris*. Lo spessore e l'altezza della mandibola (Qu. 8921) sono notevolmente maggiori, M_2 è molto più grande, infine sembra che manchi il P_1 . Non sembra che ci siano rapporti fra questo fossile e *Pseudamphicyon lupinus* Schlosser come sosteneva invece Teilhard de Chardin (1914-15), specialmente per la diffe-

rente struttura del talonide di M_1 . Al contrario si possono notare certe somiglianze con *C. cayluxensis* Filhol.

Quest'ultima specie è il gigante del genere *Cynodictis* del quale presenta tutte le caratteristiche. Non si può assolutamente avvicinare questo fossile al genere *Pseudamphicyon* Schlosser come aveva fatto Teilhard e Chardin (1914-15) poiché l'altezza del proto-

conide rispetto al paraconide e al metaconide, la struttura del talonide di M_1 e infine la morfologia del talonide di M_2 sono nettamente cinodictoidi. Questa è d'altronde l'opinione di Ginsburg (1966).

L'ultima specie del nostro genere presente a Quercy secondo Teilhard de Chardin (1914-15) è *C. palmidens*. Sotto questo nome sono stati raggruppati va-

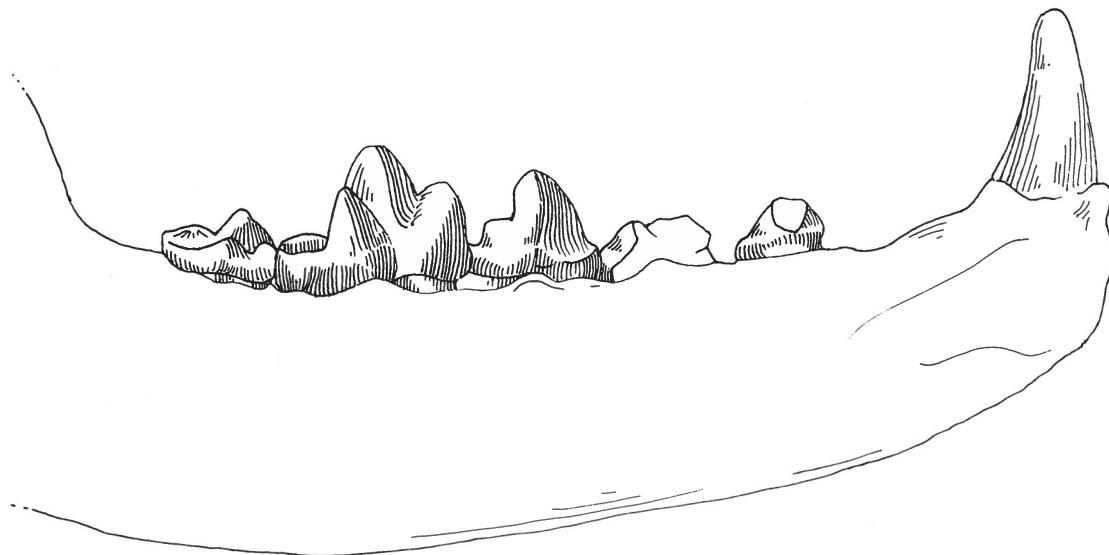


Fig. 7 - Mandibola di *Cynodictis longirostris* Filhol, 1876. Fosforiti di Quercy, Francia meridionale, Olotipo (M.N.H.N. Paris, Qu. 8933). X 2 circa.

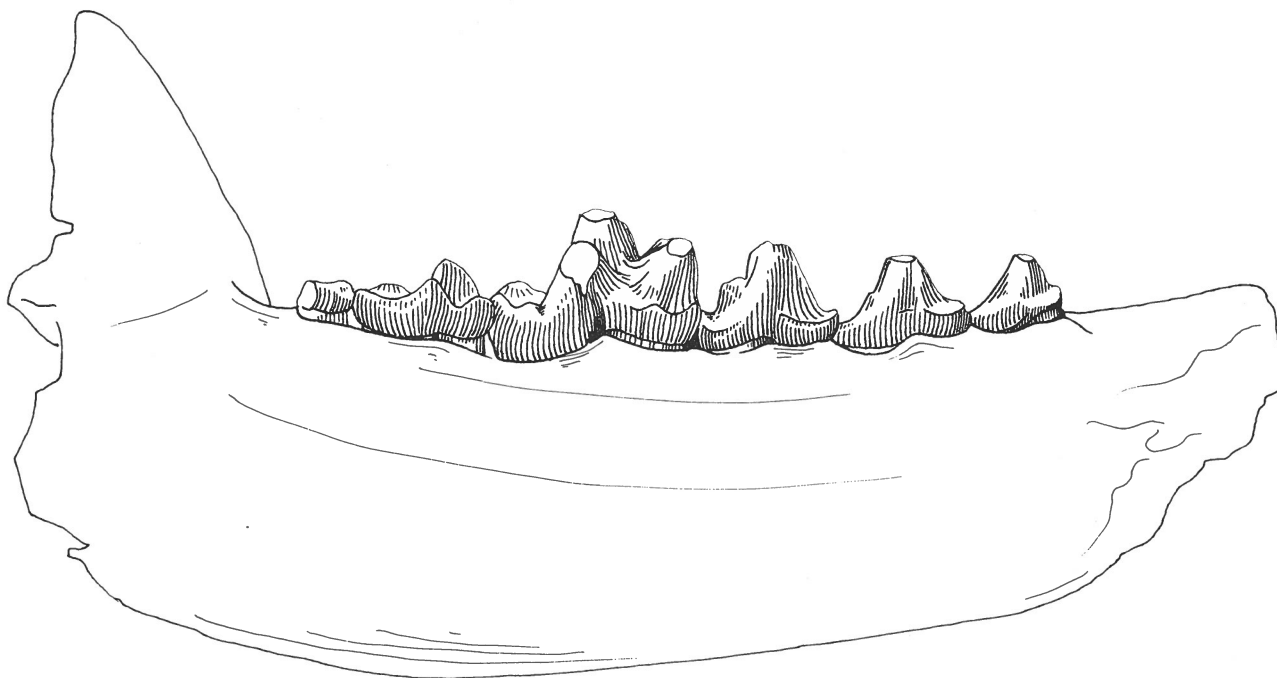


Fig. 8 - Mandibola di *Cynodictis crassus* Teilhard de Chardin, 1915, Fosforiti di Quercy, Francia meridionale, Olotipo (M.N.H.N. Paris, Qu. 8921). X 2 circa.

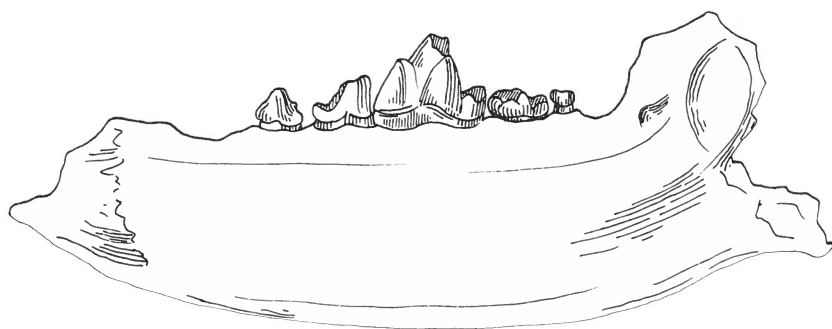


Fig. 9 - Frammento mandibolare di *Cynodictis cayluxensis* Filhol, 1876, Fosforiti di Quercy, Francia meridionale, Olotipo (M.N.H.N. Paris). X 1 circa.

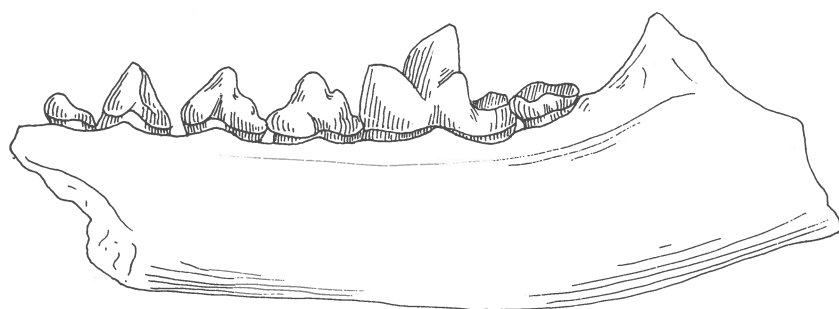


Fig. 10 - Frammento mandibolare di «*Cynodictis*» *palmidens* Teilhard de Chardin, 1915, Fosforiti di Quercy, Francia meridionale, Olotipo (M.N.H.N. Paris, Qu. 8967). X 2 circa.

ri esemplari che sicuramente non appartengono alla stessa specie. La loro caratteristica comune è la sensibilissima diminuzione del metaconide e la riduzione di M_2 . Un altro carattere presente sia sulla mandibola che costituisce il tipo della sottospecie *C.p. major* (Qu. 8911) sia sulla mandibola-tipo di *C.p. palmidens* (Qu. 8967), è la riduzione di P_4 rispetto a M_1 . Fino a questo momento abbiamo incluso nel genere *Cynodictis* specie con paraconide e metaconide quasi ugualmente sviluppati in altezza. Lo scrivente è dell'opinione che tale carattere riveste fondamentale importanza nella definizione del genere e per questo motivo si deve escludere «*Cynodictis*» *palmidens* dal genere *Cynodictis*.

Due altre specie europee sono state istituite su fossili trovati fuori dall'area della Francia meridionale.

Di queste *C. parisiensis* (Laurillard) è stata fondata su una mandibola sinistra che portava M_1 ed è stata riportata al genere *Cynodictis* da Pomel (1853). Purtroppo quando ho preso visione dell'esemplare (A.C. 655) ho constatato che è rimasto solamente il talonide del dente. È molto difficile in base alle figure di Cuvier (1835) e di Gervais (1859) farsi una precisa idea su questo carnivoro. Al massimo sembra possibile attribuirlo al genere *Cynodictis* senza nessuna classificazione specifica. La seconda specie, *C. pygmaeus* Schlosser, proviene come si è già detto da Frohnstetten. Forse deve essere messo in relazione con il piccolo *C. exilis* di Quercy.

Il discorso sistematico è stato imperniato sulle mandibole poiché tutte le specie sono state istituite su resti mandibolari. I rapporti dei mascellari o dei

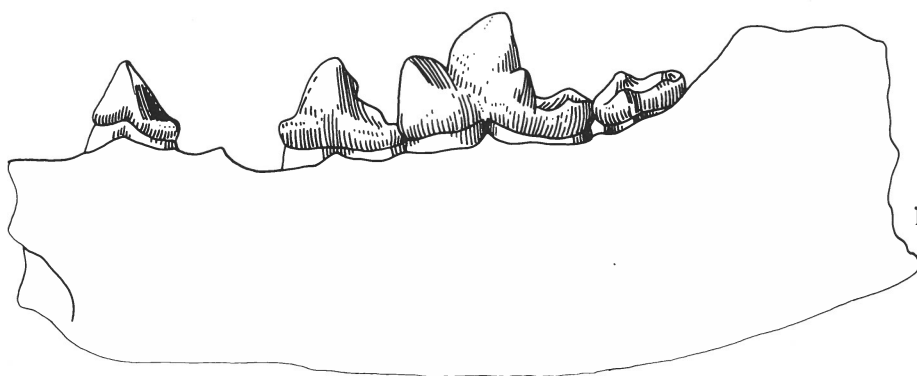


Fig. 11 - Frammento mandibolare di «*Cynodictis*» *major* Teilhard de Chardin 1915, Fosforiti di Quercy, Francia meridionale, Olotipo (M.N.H.N. Paris, Qu. 8911). X 2 circa.

rari crani con queste mandibole sono piuttosto difficili. Si può dire che ad eccezione di *C. lacustris lacustris* e di *C. lacustris intermedius* nessun'altra specie si conosce con certezza.

Ricapitolando possiamo proporre come valide le seguenti specie europee:

- 1) *Cynodictis lacustris lacustris* (Gervais, 1848).
Cynodictis lacustris intermedius Filhol, 1876.
Cynodictis lacustris viverroides Filhol, 1876.
- 2) *Cynodictis exilis* Teilhard de Chardin, 1915 (= ? *Cynodictis pygmaeus* Schlosser, 1902).
- 3) *Cynodictis longirostris* Filhol, 1876.
- 4) *Cynodictis crassus* Teilhard de Chardin, 1915.
- 5) *Cynodictis cayluxensis* Filhol, 1876.

Rimarrebbero escluse dal genere:

- 1) « *Cynodictis* » *palmidens* Teilhard de Chardin, 1915.
- 2) « *Cynodictis* » *major* Teilhard de Chardin, 1915.

La specie *Cynodictis compressidens*, considerata qui sinonima di *C.l. intermedius*, è stata istituita da Filhol nel 1872; si deve ricordare però che, a parte l'eterogeneità delle forme incluse in questo taxon, il tipo è andato perduto e l'esatta località di provenienza non si conosce. Si preferisce dunque usare il nome *intermedius* proposto da Filhol nel 1876. Si ricorda inoltre che *C. exilis* Teilhard de Chardin, 1915 non deve essere confuso con « *Cynodictis* » *exilis* Filhol, 1877, specie riportata al genere *Miacis* da Schlosser (1888), attribuzione accettata da tutti gli Autori seguenti.

Dopo la stesura del presente capitolo lo scrivente ha preso visione di un lavoro di Bonis (1978) nel quale viene descritta una nuova sottospecie di *C. lacustris* proveniente da Ste-Neboule (Lot), *C.l. nebulensis* Bonis. Con l'occasione il paleontologo francese intraprende una parziale revisione del genere che in parte coincide in parte differisce da quella esposta precedentemente. Secondo Bonis (1978) le specie valide sarebbero le seguenti cinque: 1) *C. lacustris* (con due sottospecie, quella tipica e quella di Ste-Neboule), 2) *C. intermedius* (comprese le forme viverroidi), 3) *C. longirostris*, 4) *C. exilis* (comprese le forme viverroidi), e 5) *C. ferox*. Non dovrebbero ritenersi valide *C. quercyi*, *C. compressidens* e *C. longirostris crassus* mentre *C. palmidens* (del quale si riconoscono due sottospecie) non farebbe parte del genere *Cynodictis*.

Si notano molte somiglianze e certe differenze fra lo schema proposto da Bonis (1978) e quello esposto in questo lavoro. Queste ultime riguardano la posizione sistematica di *C. intermedius*, *C. viverroides*, *C. crassus*, *C. cayluxensis* e *C. ferox*. Per quel che riguarda le quattro prime specie la posizione dello scrivente è già espressa nei paragrafi precedenti.

In un precedente lavoro Bonis (1974) menziona la presenza di una popolazione di *Cynodictis* senza M_3 a Escamps. Nel suo ultimo lavoro invece (Bonis, 1978) egli considera *C. viverroides* come sinonimo di *C. intermedius*. Se durante i suoi studi il paleontologo francese abbia incontrato una popolazione mista, comprendente individui con e senza M_3 , chiaramente si devono mettere in sinonimia i due taxa. *C. ferox* invece non è stato preso in considerazione nella presente revisione. Dalle figure di Filhol (1877) sembra che si possa includere la specie nel genere *Cynodictis*. Non avendo preso diretta visione dell'originale, accetto senza discussione la tesi di Bonis (1978) e considero valida la specie *C. ferox*.

Tenendo conto delle nuove conoscenze apportate dallo studio di Bonis (1978) si potrebbe tentare il seguente schema filogenetico: dalla forma più antica, *C. lacustris lacustris*, sarebbe derivata da una parte l'intera linea evolutiva della specie-tipo del genere con *C.l. nebulensis* che avrebbe dato origine a *C.l. intermedius*, evoluto a sua volta fino a dare origine a *C.l. viverroides*, mentre dall'altra parte dalla forma di La Débruge si sarebbe evoluto *C. longirostris*. *C. crassus* e forse anche *C. cayluxensis* avrebbero preso l'origine da forme vicine allo stock ancestrale di *C. longirostris*. Nulla si può dire invece dei progenitori di *C. exilis* che sembra, per vari caratteri, aver avuto antenati che si sono differenziati prima della comparsa di *C.l. lacustris*. Ancor meno si può dire dei rapporti di *C. ferox* con le altre specie del genere.

Secondo la maggioranza degli Autori più antichi *Cynodictis* è un canide arrivato all'Europa dal Nord America. Teilhard de Chardin (1914-15) pensava che lo stadio evolutivo rappresentato da questo genere prelude ai canidi di White River dell'America Settentrionale, tramite i quali si arriva ai canidi moderni. Pivetau (1961) esprime le sue perplessità nel considerare questi carnivori come rappresentanti di una fase dell'evoluzione che cominciando con certi miacidi dell'Eocene medio dell'America del Nord finisce con il genere *Hesperocyon* Scott del White River. Infatti egli scrive « tout se passe comme si les *Cynodictis* européens étaient les descendant émigrés d'espèces éocènes de l'Amérique du Nord et comme si leurs propres descendants avaient eux-mêmes repassé en Amérique à l'Oligocène ». Recentemente Petter (1966) e Ginsburg (1966) accettano la discendenza da forme americane rifiutano però una nuova migrazione nell'America del Nord durante l'Oligocene. *Hesperocyon* sarebbe il risultato di una evoluzione locale e non il discendente di *Cynodictis* europei. Le opinioni dei due Autori divergono invece per quel che riguarda l'evoluzione di *Cynodictis* in Europa. Secondo Ginsburg (1966) il genere rappresenta un piccolo ramo dei canidi che hanno subito una forte competizione da par-

		C.l.n.		C.l.l.		C.l.i.		C.l.v.		C.e.		C.l.		C.c.	
		n		n		n		n		n		n		n	
P ₁	L	1	3.1	—	4	3.4	3	3.4	—	—	—	—	—	—	—
	l		1.9	—		1.9		1.9	—	—	—	—	—	—	—
P ₂	L	3	4.4	2	4.6	13	5.4	7	5.5	2	4.3	5	5.6	1	6.0
	l		2.4		2.5		2.6		2.5		1.9		3.0		2.9
P ₃	L	7	5.9	4	6.4	19	6.9	11	6.8	1	5.3	5	7.1	1	7.6
	l		2.7		3.0		3.0		2.9		2.2		3.5		3.7
P ₄	L	15	6.9	9	7.9	21	8.1	13	8.1	2	6.5	6	8.9	1	9.5
	l		3.0		3.6		3.5		3.5		2.7		4.3		4.2
M ₁	L	43	9.2	11	11.0	21	10.9	11	10.7	2	8.9	10	12.4	1	13.0
	l		4.9		5.7		5.5		5.4		4.6		6.6		6.9
M ₂	L	29	5.0	4	6.0	17	5.8	11	5.6	1	4.5	5	7.0	1	8.0
	l		3.5		4.2		3.7		3.7		3.0		4.6		5.2
M ₃	L	2	2.7	2	2.4	7	2.2		X		—		2.1	1	3.0
	l		2.8		2.2		2.2		X		—		2.1		3.1
P ₂ - M ₁		—	—	3	31.1	15	32.1	6	32.3	2	27.1	4	36.0	1	35.6
P ₂ - M ₂		—	—	3	36.5	10	38.6	7	38.0	1	31.8	3	42.9	1	44.2
P ₁ - M ₃		—	—	—	—	3	46.6		X		—		—		—
H		—	—	7	13.2	22	13.7	12	13.8	2	9.7	9	16.5	1	21.6

Tab. 1 - Misure dentarie delle specie del genere *Cynodictis*. L = lunghezza, l = larghezza, n. = numero di esemplari, H = altezza della mandibola sotto il M₁. Tutte le misure sono espresse in mm.

C.l.n. = *Cynodictis lacustris nebulensis*, C.l.l. = *Cynodictis lacustris lacustris*, C.l.i. = *Cynodictis lacustris intermedius*, C.l.v. = *Cynodictis lacustris viverroides*, C.e. = *Cynodictis exilis*, C.l. = *Cynodictis longirostris*, C.c. = *Cynodictis crassus*.

te dei carnivori « autoctoni », gli ursidi, e si sono estinti senza discendenza. Petter (1966) d'altra parte considera *Cynodictis* un canide che ha oltrepassato lo stadio miacoide pur rimanendo ancora vicino allo stock ancestrale, non esclude però parentele filogenetiche con il genere *Haplocyon* Schlosser.

L'opinione di Bonis (1966, 1969) che gli amphicyoni devono considerarsi una famiglia a sé complica il problema della posizione sistematica di *Cynodictis* poiché, in caso di parentela con *Haplocyon*, il genere di Bravard & Pomel dovrebbe essere considerato come l'antenato degli Amphicyonidae. Infatti Beaumont (1937) colloca *Cynodictis* alla base degli Amphicyoni-

dae, basandosi sui caratteri dentari del genere che sono molto vicini a quelli dei più antichi rappresentanti di questa famiglia. Recentemente Savage (1977) considera l'Oligocene medio come il momento della prima comparsa dei canidi escludendo in tal modo *Cynodictis* da questa famiglia. Dopo essere stato incluso come genere-tipo nella sottofamiglia « artificiale » Cynodictinae (a volte considerata come famiglia, Cynodictidae), *Cynodictis* è stato considerato membro della sottofamiglia Caninae. Adesso prenderebbe posto nella famiglia Amphicyonidae.

Per avvalorare questa posizione sistematica di *Cynodictis* bisogna chiarire i rapporti con gli amphicyoni.

La prima comparsa del nostro genere è datata come vedremo nel « Ludiano superiore ». Da strati più antichi, bartoniani, si conosce una forma considerata dagli Autori come amphicyonidae: *Simaphicyon helveticus* (Pictet & Humbert) di Mormont, Robiac e Le Breton (Sudre, 1969; Hartenberger, Sige & Sudre, 1974; Springhorn, 1977). Si tratta di una forma specializzata che difficilmente può aver dato origine agli altri amphicyoni, che però con la sua stessa presenza esclude la possibilità che *Cynodictis* sia il capostipite dell'intera famiglia Amphicyonidae.

Secondo Ginsburg (1966, 1977) gli amphicyoni sono degli ursidi. Secondo Bonis (1969, 1973) costituiscono, come già detto, una famiglia a sé, gli Amphicyonidae. Per Springhorn (1976, 1977) si tratta di una famiglia che comprende due sottofamiglie, Amphicyoninae e Daphoeninae. Quest'ultima sottofamiglia è considerata famiglia da Thenius (1969).

Tenendo conto dell'anatomia della regione auditiva e dell'andamento del sistema circolatorio (testimoniato dai canali del cranio) come emerge dagli studi di Guth (1964), Petter (1966), Hunt (1974) e Springhorn (1976) si può senz'altro ammettere una discendenza degli amphicyoni da forme Cynodictoidi, d'altra parte però non sembra possibile includere il genere *Cynodictis* nella famiglia Amphicyonidae così come è concepita oggi, almeno da Springhorn (1977). Infatti il paleontologo tedesco (1976, 1977) ammette la possibilità di una discendenza degli amphicyoni da forme cynodictoidi ma non considera il genere *Cynodictis* come un Amphicyonidae.

Sembra dunque che per il momento sia meglio mantenere *Cynodictis* in una posizione sistematica incerta; più evoluto dei miacidi, molto vicino al gruppo di forme che abbia dato origine agli amphicyonidi ma già impegnato in una evoluzione divergente dai rappresentanti di questa famiglia, si è estinto verosimilmente senza lasciare una discendenza.

DISTRIBUZIONE GEOGRAFICA E STRATIGRAFICA

I giacimenti che hanno fornito il numero di resti più abbondante di questi carnivori sono quelli delle fosforiti di Quercy. Questi giacimenti hanno fornito resti faunistici che secondo Thenius (1959) si estendono dal Luteziano allo Stampiano. Purtroppo gli scavi del secolo scorso sono stati effettuati in tale maniera che escludono la possibilità di attribuzioni dei fossili all'uno o all'altro piano. Solamente adesso, con l'inizio di nuovi scavi siamo in grado di precisare la posizione stratigrafica dei nuovi reperti. Bonis (1974) ha tentato una prima biostratigrafia dei giacimenti di Quercy basata sui carnivori. Il primo livello (giacimento di Escamps) contiene cynodictoidi senza M_3 mentre nella prima fase del secondo livello (giacimento

di Aubreton I) è attestata la presenza di « *Cynodictis* » *palmidens*. In questa località è stata trovata una fauna che dimostra un'età posteriore alla « grande coupure » di Stehlin (Lange, 1970).

I più antichi resti di *Cynodictis* provengono da giacimenti del « Ludiano superiore » del sud della Francia: *C. lacustris lacustris* da La Débruge (Vaucluse, località-tipo del genere), *C. lacustris nebulensis* da Ste-Neboule (Lot) e *C. lacustris* ssp (= *C. intermedius*) da Pont d'Assou (Tarn) (Richard, 1940). Un'altra località del « Ludiano superiore » che ha fornito resti di questo genere è Montmartre (Parigi). Da questo giacimento provengono resti di *Cynodictis* sp. (= *C. parisiensis*). Nella stessa località sono stati trovati pochi resti che secondo Schlosser (1889) apparterebbero a *C. « intermedius »*.

Fra gli altri paesi europei solamente in Germania sono stati trovati resti di questo genere. Schlosser (1899, 1902) infatti descrive resti di *Cynodictis* dal giacimento « fine-eocenico » di Frohnstetten. Come già detto egli menziona resti di *C. cf. compressidens* nel primo lavoro e di *C. pygmaeus* (per gli stessi resti precedenti) e *C. cf. longirostris* (per la verità molto robusto) nel secondo. Stehlin (1909) menziona invece resti di *C. lacustris* provenienti dallo stesso giacimento.

Bosma & Schmidt Kittler (1972) considerano come località tipiche in successione stratigrafica La Débruge - Montmartre - Frohnstetten. Mentre Thenius (1959) considera tutti questi giacimenti eocenici (« Ludiano superiore »), Bonis *et alii* (1972) basandosi sull'opinione di Thaler (1965, 1966) pongono il giacimento di La Débruge all'inizio dell'Oligocene e di conseguenza tutti i giacimenti sono considerati basso-oligocenici.

Thaler (1966) basa la sua attribuzione della zona 10 (Montmartre/*Isoptychus auberyi*) all'Oligocene inferiore sulle affinità dei molluschi degli strati di Brockenhurst con i molluschi dello stratotipo del Lattorfiano. Martini (1970) basandosi sul nannoplancton considera gli strati del Brockenhurst come appartenenti all'Eocene superiore. Bosma (1974) basandosi sulla successione dei roditori dell'isola di Whight (1) isti-

(1) Nelle collezioni del Museo di Paleontologia dell'Istituto di Geologia e Paleontologia dell'Università di Roma si trova un frammento di mascellare destro con P^4 e M^1 in posto che è accompagnato dal seguente cartellino: « *Cynodictis* - Bembridge, Isle de Wight, Acquisto Forsyth Major 1889 ». Il fossile sicuramente appartiene a *Cynodictis lacustris intermedius*. Sembra però che ci sia un errore sulla provenienza poiché l'aspetto di fossilizzazione è quello caratteristico dei fossili di Quercy. Il Prof. L. Thaler dell'Università di Montpellier che ha visto il reperto mi ha confermato che certamente si tratta di un fossile proveniente dalle fosforiti. Gli esprimo qui i miei ringraziamenti.

tuisce per la parte terminale dell'Eocene un nuovo piano continentale, il Headoniano, suddiviso in varie zone. I calcari di Bembridge (che corrispondono alla zona di Montmartre) sono attribuiti alla zona di *Ectropomys exiguus*. Infine Brunet (1977) affina ulteriormente le suddivisioni di Thaler proponendo l'istituzione di due nuovi « orizzonti » fra quelli di Montmartre e di Ronzon. Questi dovrebbero essere gli « orizzonti » di Saint-Capraise d'Eymet e di Sommailles. Il limite Eocene-Oligocene passa, secondo Brunet (1977) fra questi due « orizzonti » e corrisponde alla « grande coupure » di Stehlin (1909).

In conclusione possiamo dire che le prime comparse di *Cynodictis* sono quelle di La Débruge, Ste-Nebole e di Pont d'Assou, seguite dai ritrovamenti di Montmartre. Tutte possono riferirsi all'Eocene superiore (« Ludiano superiore »). Poco più tarda è l'età del giacimento di Frohnstetten che dovrebbe considerarsi fine-eocenico (= « orizzonte » di Saint-Capraise d'Eymet di Brunet, 1977). Infine i resti provenienti da Quercy sono in parte riferibili a questo stesso « orizzonte » ed in parte (molto maggiore) all'Oligocene inferiore.

I CYNODICTIS DELL'ASIA

Indipendentemente dagli eventi evolutivi di *Cynodictis* in Europa, secondo vari Autori, il genere ha continuato la sua evoluzione sul continente asiatico dando origine ad una serie di specie di minori dimensioni rispetto a *C. lacustris*.

La prima segnalazione riguarda una mandibola senza molari di *Cynodictis*? sp. proveniente dalla formazione di Ardyn Obo in Mongolia (Matthew & Granger, 1923; Beliajeva, Trofimov & Reshetov, 1974). L'età di questa formazione sarebbe secondo Thenius (1959) oligocenica inferiore-media. Una seconda segnalazione, nella formazione di Hsanda Gol, sempre in Mongolia (Matthew & Granger, 1924) è basata ugualmente su una mandibola senza molari. Questa volta gli Autori americani istituiscono (basandosi sui caratteri dei premolari) una nuova specie, *Cynodictis*? *elegans* di dubbia attribuzione generica. Nello stesso lavoro, Matthew & Granger (1924) hanno fondato una nuova specie del genere *Viverravus* Cope (Miacidae), *Viverravus constans*. Mellett (1968) in una lista dei vertebrati della formazione di Hsanda Gol riporta questa specie in maniera dubitativa (*Cynodictis*? *constans*) al genere *Cynodictis*.

Recentemente Janovskaja (1970) ha descritto un'altra specie, *Cynodictis mongoliensis*, proveniente da Tatal Gol (Mongolia), giacimento appartenente ugualmente alla Formazione di Hsanda Gol; questa volta la specie è basata su materiale molto abbondante. L'età

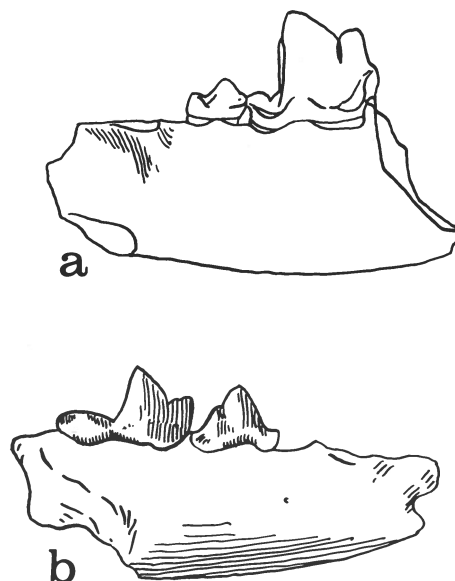


Fig. 12 - a) Frammento mandibolare di « *Cynodictis* » *constans* (Matthew & Granger, 1924), Formazione di Hsanda Gol, Mongolia, Olotipo (A.M.N.H., A.M. 19130) (da Matthew & Granger, 1924). b) Frammento mandibolare di « *Cynodictis* » *mongoliensis* Janovskaja, 1970, Tatal Gol, Mongolia (P.I.A.N.S.S.S.R., PIN n. 475-3024) (da Janovskaja, 1970). Le due figure X 2 circa.

della formazione di Hsanda Gol, che ha fornito tutti questi resti è riportata all'Oligocene medio-superiore da Thenius (1959) e all'Oligocene medio da Mellett (1968). Sempre da strati dell'Oligocene medio provengono resti fossili di un'altra specie, *Cynodictis minor* Janovskaja, scoperti a Chelkar-Teniz (prov. di Aktiubinsk, R.S.S. di Kazakistan). Infine Chow Min-Chen, Li Chuan-Kuei & Chang Yu-Ping (1973) indicano la presenza di *Cynodictis* (*Cynodectis* nel testo) nel bacino di Lushi (località di Menchiapu). L'età della fauna contenuta negli strati dovrebbe essere, secondo questi Autori, eocenica superiore anche se la parte superiore della formazione potrebbe essere riportata all'Oligocene.

Se si considerano valide tutte le segnalazioni di *Cynodictis* asiatici, bisogna supporre una migrazione durante la fine dell'Eocene o le primissime fasi dell'Oligocene dall'Europa occidentale verso l'Asia, seguita da una evoluzione locale. Se così fosse bisogna considerare *Cynodictis* di Lushi come l'antenato delle altre forme asiatiche. Da questo carnivoro, tramite il fossile di Ardyn Obo si arriva alle specie dell'Oligocene medio. Questa situazione si accorderebbe bene con il modello proposto da Gabunia (1964) secondo il quale durante l'Oligocene inferiore o l'Eocene superiore una connessione continentale ha permesso al-

la fauna Europea di arrivare in Asia. La grande somiglianza delle faune medio-oligoceniche dei due continenti sarebbe il risultato di evoluzioni parallele.

Non mi sembra che il materiale cinese sia stato descritto fino adesso ed anche il resto mandibolare di Ardyn Obo non è stato mai figurato. D'altra parte l'assenza di P_3 , P_4 e dei molari non possono certo aiutare la soluzione del problema dell'attribuzione generica. I fossili dell'Oligocene medio provengono, come si è già detto, dalla formazione di Hsanda Gol, formazione che contiene un notevole numero di generi comuni fra Europa e Asia, specialmente fra i carnivori. Il genere *Cynodictis* dovrebbe essere rappresentato da tre specie; *Cynodictis? elegans* Matthew & Granger, *Cynodictis? constans* (Matthew & Granger) e *Cynodictis mongoliensis* Janovskaja. Se esaminiamo il disegno del primo molare inferiore delle due ultime specie si può escludere categoricamente che appartengano allo stesso genere e molto probabilmente che appartengano al genere *Cynodictis*. Riguardo a « *C. mongoliensis*, i caratteri del protoconide di M_1 relativamente basso nell'esemplare N. 475-1390 ed il talonide lungo, sempre di M_1 , degli esemplari N. 475-1390 e N. 475-3024 uniti all'altezza di P_4 , notevolmente superiore dell'altezza del paraconide di M_1 , escludono

un'appartenenza dei resti al nostro genere. Anche l'aspetto generale della mandibola N. 475-3016, con la branca ascendente perpendicolare alla linea P_4-M_1 , allontana questi fossili da *Cynodictis*. Purtroppo nelle figure delle due arcate dentarie dei mascellari, i particolari dei denti non sono visibili. Nella descrizione la presenza di protoconulo e metaconulo non viene menzionata. Tutti questi motivi suggeriscono che la specie *mongoliensis* non può considerarsi membro del genere *Cynodictis*.

D'altra parte *Cynodictis? constans* sembra tendere verso una linea adattativa differente. Specialmente il talonide di M_1 , molto corto, sembra diverso da quello dei fossili europei.

Si possono fare poche osservazioni a proposito di *Cynodictis? elegans*. L'unica nota valida è quella che riguarda P_3 che manca di ogni cuspidе accessoria, al contrario di quello che si osserva sui P_3 delle specie europee del genere. Finché nuovi ritrovamenti non si aggiungeranno a questi pochi resti non sarà possibile tentare una precisa attribuzione generica.

La specie del Kazakistan somiglia a prima vista ai rappresentanti del genere *Cynodictis*, a parte l'assenza di cuspidi accessorie su P_3 , che l'avvicina alla specie precedente. Quello che sorprende in questa

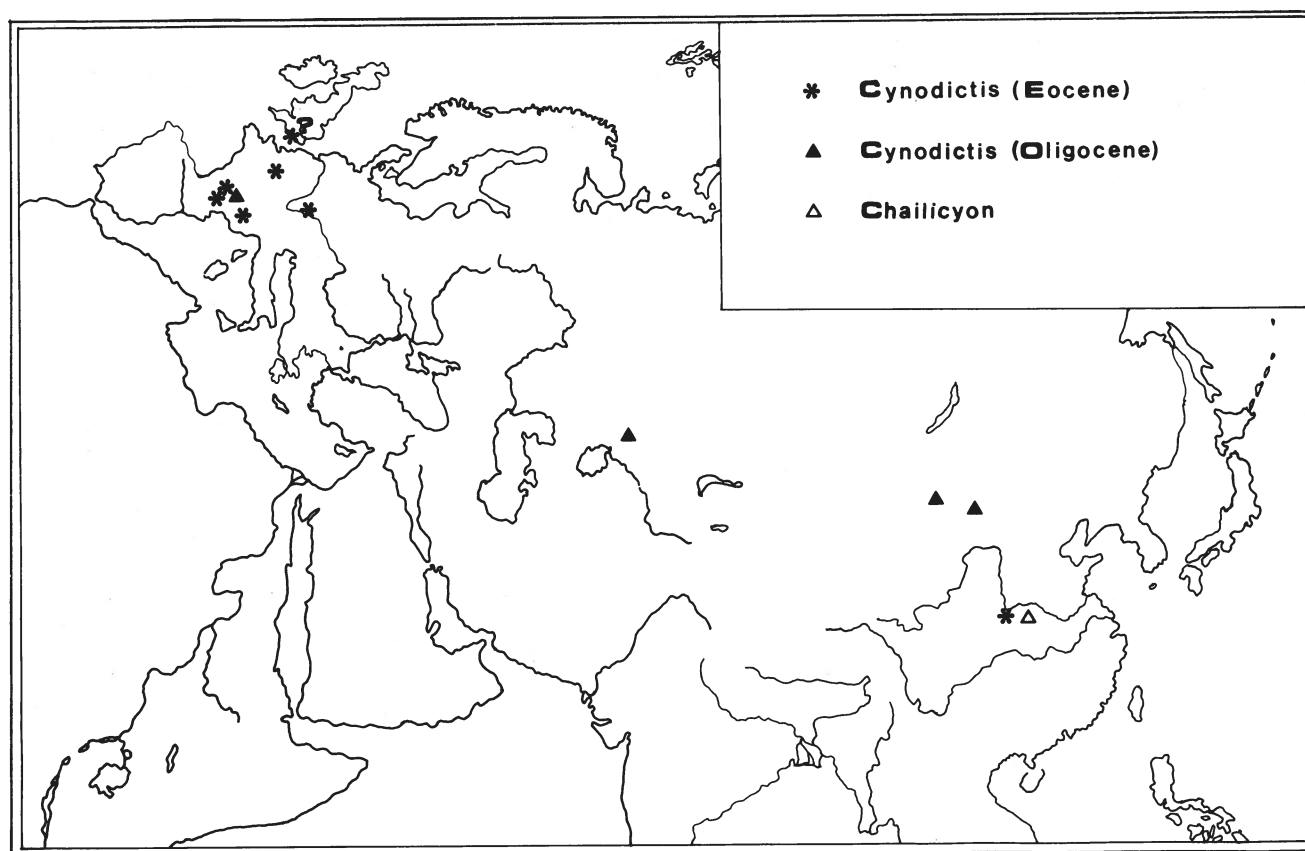


Fig. 13 - Distribuzione delle località con resti attribuiti dagli Autori al genere *Cynodictis*.

forma è l'enorme robustezza di M_3 rispetto a M_1 . Lungo quasi un quinto della lunghezza di M_1 nella sottospecie *C.l. intermedius*, il terzo molare è pari ad un terzo ed oltre della lunghezza di M_1 negli esemplari centro-asiatici.

Infine un M^1 proveniente da Kazakistan (Janovskaja, 1970; N. 478-328) e attribuito a *Cynodictis* sp. è quello che sembra presentare le maggiori affinità con i fossili europei.

La filogenesi e l'evoluzione dei cynodictoidi dell'Asia è complicata ulteriormente dalla recente descrizione (Chow, 1975) di una nuova forma, di grandi dimensioni, *Chailicyon crassidens* Chow, proveniente dagli strati dell'Eocene superiore della formazione Yanchu. Questa forma ricorda vagamente per la riduzione del metaconide di M_1 « *Cynodictis* » *palmidens*. A questo punto si pone il problema delle relazioni filogenetiche di tutti i canoidei (*sensu* Savage, 1977) dell'Eocene superiore e Oligocene inferiore e medio dell'Asia.

Fra l'Eocene medio e l'Oligocene medio secondo Heissig (1979) ci sono stati vari collegamenti fra l'Europa occidentale e l'Asia sud-occidentale e centrale mentre la strada del Nord, attraverso la Russia era chiusa. Tralasciando i collegamenti anteriori alla comparsa di *Cynodictis*, possiamo notare che il primo periodo durante il quale una migrazione possa aver condotto rappresentanti del nostro genere in Asia centrale è l'epoca della « grande coupure ». È possibile che qualche resto faunistico dell'Oligocene medio di Kazakistan si deve attribuire a discendenti di questi immigrandi. Si nota subito però che la presenza di forme cynodictoidi è attestata in Cina in un periodo precedente alla « grande coupure ». Una invasione dall'America del Nord seguita da una lenta evoluzione locale sembra dunque altamente probabile. La presenza di brontoteridi, aminodontidi, rinocerotidi e specialmente di helaletidi, comuni sia in Asia sia in America settentrionale (Kurten, 1973) testimonia a favore della possibilità di ampi scambi faunistici.

Ad ogni modo una revisione di tutto il materiale asiatico è auspicabile per rendere possibile l'attribuzione generica di « *Cynodictis* » *mongoliensis* e forse di « *Cynodictis* » *constans*.

CONCLUSIONI

Riassumendo possiamo dire che i primi *Cynodictis*, discendenti da miacidi dell'Eocene medio dell'America settentrionale, compaiono in Europa occidentale durante il « Ludiano superiore ». La loro area di dispersione comprende inizialmente la Francia meridionale (La Débruge, Ste-Neboule, Pont d'Assou) mentre poco dopo li troviamo non solo nel meridione (fo-

sforiti di Quercy) ma anche nel settentrione della Francia (Montmartre). Nelle fasi finali dell'Eocene sono presenti anche a Frohnstetten (Germania meridionale); in seguito sopravvivono durante l'Oligocene inferiore a Quercy.

D'altra parte forme cynodictoidi, discendenti dallo stesso stock ancestrale di miacidi, invadono l'Asia durante l'Eocene superiore attraverso il ponte continentale dello stretto di Behring. Una serie di forme simili alle specie europee è il risultato di questa evoluzione locale asiatica (Yanchu, Menchiapu, Ardyn Obo, Hsanda Gol, Tatal Gol in Cina e in Mongolia).

Infine, ma questo resta da verificarsi, una migrazione durante l'epoca della « grande coupure » ha portato forse qualche rappresentante europeo nell'Asia centrale.

RINGRAZIAMENTI

L'autore ringrazia il prof. D. Torre dell'Università di Firenze per la revisione critica del manoscritto. Ringrazia inoltre il Direttore della sezione paleontologica del M.N.H.N. di Parigi prof. J.P. Lehman per aver messo a disposizione le collezioni del Museo. Si ringraziano il Vicedirettore del M.N.H.N. di Parigi prof. L. Ginsburg e i colleghi dr. S. Sen e dr. H. Thomas per l'aiuto prestatomi durante il mio soggiorno a Parigi. Si ringrazia infine il dr. C. Romei per l'esecuzione dei disegni.

BIBLIOGRAFIA

- BEAUMONT, G. DE, 1973, Guide des vertébrés fossiles: 479 pp., 64, tavv., 410 figg. testo, Neuchâtel.
- BELIAJEVA, E.I., TROFIMOV, B.A. & RESHTOV, V.J., 1974, General stages in evolution of late Mesozoic and early Tertiary mammalian fauna in Central Asia: Trans. Joint Soviet-Mong. Paleont. Exped., vol. 1, pp. 19-45, 2 figg. testo, 5 tabb., Moskva. (In russo, riassunto in inglese).
- BONIS, L. DE, 1966, Arrière-crânes et moulages endocrâniens de carnivores fossiles: Ann. Paléont. (Vert.), vol. 52, pp. 143-162, 12 figg. testo, Paris.
- , 1969, Remarques sur la position systématique des « *Amphicyon* »: C.R. Acad. Sci. Paris, ser. D, vol. 269, pp. 1748-1750, Paris.
- , 1973, Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Perissodactyles: Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. C, vol. 28, pp. 1-192, 14 tavv., 50 figg. testo, Paris.
- , 1974, Premières données sur le carnivores fissipèdes provenant des fouilles récentes dans le Quercy: Palaeovertebrata, vol. 6, pp. 27-32, Montpellier.
- , 1978, La poche a phosphate de Ste-Neboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 12. - Fissipèdes (Carnivores): Palaeovertebrata, vol. 8, pp. 301-311, 4 tavv., 21 figg. testo, Montpellier.
- CROCHET, J.Y., RAGE J.C., SIGE, B., SUDRE, J. & VIANEY LIAUD, M., 1973, Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy: Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., vol. 174 (Sci. Terre 28), pp. 105-113, 1 figg. testo, 6 tabb., Paris.

- BOSMA, A.A., 1974, Rodent biostratigraphy of the Eocene-Oligocene strata of the Isle of Wight: Utrecht Micropal. Bull., Spec. Publ. vol. 1, pp. 1-128, 7 tavv., 38 figg. testo, Utrecht.
- , & SCHMIDT KITTLER, N., 1972, *Ectropomys exiguus* n. gen., n. sp., member of the Oltinomyinae n. subfam. (Theridomyidae, Rodentia) from the Paleogene deposits of the Isle of Wight (England) and Southern Germany: Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., ser. B, vol. 75, pp. 181-192, 1 tav., 4 figg. testo, Amsterdam.
- BOULE, M. & PIVETEAU, J., 1935, Les Fossiles: 899 pp., 1330 figg. testo, Paris.
- BRAVARD, A. & POMEL, A., 1850, Notice sur les ossements fossiles de la Débruge, près Apt: 8 pp., Paris.
- BRUNET, M., 1977, Les mammifères et le problème de la limite Eocène-Oligocène en Europe: Géobios, Mem. Spec., vol. 1, pp. 11-27, Lyon.
- CARLSSON, A., 1914, On the fossil carnivores *Cynodictis intermedius* and *Cynodon gracilis* from the phosphorites of Quercy: Proc. Zool. Soc. London, vol. 1914, pp. 227-230, 1 tav., London.
- CHOW MIN-CHEN, 1975, Some carnivores from the Eocene of China: Vert. Palasiatica, vol. 13, pp. 165-168, 1 tav., 1 fig. testo, Peking. (In cinese, riassunto in inglese).
- , LI CHUAN-KUEI & CHANG YU-PING, 1973, Late Eocene Mammalian Faunas of Honan and Shansi with notes on some Vertebrate-fossils collected therefrom: Vert. Palasiatica, vol. 11, pp. 165-181, 3 figg. testo, 2 tabb., Peking. (In cinese, riassunto in inglese).
- CRUSAFONT PAIRÒ, M. & TRUYOLS SANTONJA, J., 1957, Estudios mastométricos en la evolución de los Fisípedos: Boll. Inst. Geol. Min. Esp., vol. 68, pp. 87-224, 25+23 figg. testo, 11+4 tabb., Madrid.
- CUVIER, G., 1835, Recherches sur les ossements fossiles: 4^e ed., 10 vol., atlas 2 vol., Paris.
- FILHOL, H., 1877, Recherches sur les phosphorites du Quercy. Etude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères: 561 pp., 55 tavv., Paris.
- , 1882, Mémoire sur quelques mammifères fossiles des phosphorites du Quercy: 140 pp., 10 tavv., Toulouse.
- GABUNIA, L.C., 1964, Sur la corrélation des faunes des Mammifères de l'Oligocène d'Europe et d'Asie: Mem. B. R. G. M., vol. 28, pp. 979-983, 1 tab., Paris.
- GERVAIS, P., 1859, Zoologie et Paléontologie françaises: 544 pp., 84 tavv., 51 figg. testo, Paris (2^e ed.).
- GINSBURG, L., 1966, Les Amphicyons des phosphorites du Quercy: Ann. Paléont. (Vert.), vol. 52, pp. 23-64, 1 tav., 21 figg. testo, Paris.
- , 1977, *Cynelos lemanensis* (Pomel), Carnivore Ursidé de l'Aquitainien d'Europe: Ann. Paléont. (Vert.), vol. 63, pp. 57-104, 39 figg. testo, 6 tabb., Paris.
- CRAY, P.E., 1973, Marsupialia, Insectivora, Primates, Creodonta and Carnivora from the Headon beds (Upper Eocene) of Southern England: Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., vol. 25, n. 1, pp. 3-102, 6 tavv., 23 figg. testo, 18 tabb., London.
- GUTH, C., 1964, Sinus veineux et veines de l'arrière-crâne de quelques carnivores fossiles: Ann. Paléont. (Vert.), vol. 50, pp. 31-43, 6 figg. testo, Paris.
- HARTENBERGER, J.L., SIGE, B. & SUDRE, J., 1974, La plus ancienne faune de mammifères du Quercy: Le Breton: Palaeovertebrata, vol. 6, pp. 177-196, 8 figg. testo, Montpellier.
- HEISSIG, K., 1979, Die hypothetische Rolle Südosteuropas bei den Säugetierwanderungen im Eozän und Oligozän: N. Jb. Geol. Paläont., Mh., vol. 1979, n. 2, pp. 83-96, 5 figg. testo, Stuttgart.
- HUNT, R., 1974, The auditory bulla in Carnivora: An anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution: J. Morph., vol. 143, pp. 21-76, Philadelphia.
- JANOVSKAJA, N. M., 1970, New cynodictoids in the Middle Oligocene of Mongolia and Kazakhstan and the evolution of the subfamily Caninae: Mater. Evol. Nasem. Posv., pp. 71-84, 8 figg. testo, 2 tabb., Moskva (in russo).
- KURTEN, B., 1973, Early tertiary land mammals: In HALLAM, A. (Ed.): Atlas Palaeobiogeogr., pp. 437-442, 2 figg. testo, 2 tabb., Amsterdam.
- LANGE, B., 1970, Sur l'existence d'un gisement fossilifère d'âge oligocène inférieure dans les phosphorites du Quercy: C. R. Soc. Géol. Fr., vol. 1970, n. 5, pp. 151-153, Paris.
- LYDEKKER, R., 1885, Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History). I. Primates, Chiroptera, Insectivora, Carnivora and Rodentia: XXX+268 pp., 33 figg. testo, London.
- MARTINI, E., 1970, The Upper Eocene Brockenhurst Bed: Geol. Mag., vol. 107, pp. 225-228, London.
- MATTHEW, W.D. & GRANGER, W., 1923, The fauna of Ardyn Obo formation: Amer. Mus. Novit., vol. 98, pp. 1-5, 2 figg. testo, New York.
- , —, 1924, New Carnivora from the Tertiary of Mongolia: Amer. Mus. Novit., vol. 104, pp. 1-9, 7 figg. testo, New York.
- MELLETT, J.S., 1968, The Oligocene Hsanda Gol Formation, Mongolia: A revised faunal list: Amer. Mus. Novit., vol. 2318, pp. 1-16, 4 figg. testo, 4 tabb., New York.
- PETTER, G., 1966, *Cynodictis* canidé oligocène d'Europe: Région tympanique et affinités: Ann. Paléont. (Vert.), vol. 52, pp. 1-19, 5 figg. testo, Paris.
- PIVETEAU, J., 1961, Carnivora: In PIVETEAU, J. (Ed): Traité de Paléontologie, vol. 6, n. 1, pp. 640-820, 203 figg. testo, Paris.
- POMEL, A., 1853, Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans les bassins de la Loire et de l'Allier: Ann. Sci. Litt. Industr. Auvergne, vol. 25, pp. 337-380 e vol. 26, pp. 81-229, Clermont-Ferrand.
- RICHARD, M., 1940, Nouveaux mammifères fossiles dans le Ludien supérieur de Pont d'Assou: Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, vol. 75, pp. 252-259, 2 figg. testo, Toulouse.
- SAVAGE, R.J.G., 1977, Evolution in Carnivorous Mammals: Palaeontology, vol. 20, pp. 237-271, 18 figg. testo, 6 tabb., London.
- SCHLOSSER, M., 1887-1888, Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs und deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen aussereuropäischen Verwandten I-II: Beitr. Paläont. Österr. Ung., vol. 6, pp. 1-227, 9 tavv., e vol. 7, pp. 1-162, Wien.
- , 1902, Beiträge zur Kenntniss der Säugethierreste aus den süddeutschen Bonherzen: Geol. paläont. Abh., vol. 9, n. 3, pp. 117-258, 5 tavv., 3 figg. testo, Jena.
- SIGE, B., CROCHET, J.Y., HARTENBERGER, J.L., REMY, J.A., SUDRE, J. & VIANEY LIAUD, M., 1979, Mammifères du

- Quercy: Fossilium Catalogus, I Animalia, 126, pp. 1-99, The Hague.
- , VIANEY LIAUD, M., 1979, Improprété de la grande Coupure de Stehlin comme support d'une limite Eocène-Oligocène: *Newslett. Stratigr.*, vol. 8, pp. 79-82, Leiden.
- SPRINGHORN, R., 1976, Zur kranilogie sudfranzösischer oligozäner Amphicyonidae (Carnivora, Mammalia): *Palaeontographica*, ser. A, vol. 152, n. 1-3, pp. 1-13, 5 figg. testo, Stuttgart.
- , 1977, Revision der alttertiären europäischen Amphicyonidae (Carnivora, Mammalia): *Palaeontographica*, ser. A., vol. 158, n. 1-3, pp. 26-113, 75 figg. testo, 6 tabb., Stuttgart.
- STEHLIN, H.G., 1909, Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris: *Bull. Soc. Geol. Fr.*, ser. 4, vol. 9, pp. 488-520, Paris.
- SUDRE, J., 1969, Acquisitions récentes pour la faune de mammifères de Robiac (Éocène supérieur): *C. R. Soc. Géol. Fr.*, vol. 1969, n. 4, pp. 125-127, Paris.
- TEILHARD DE CHARDIN, P., 1914-15, Les carnassiers des phosphorites du Quercy: *Ann. Paléont.*, vol. 9, pp. 103-191, 9 tavv., 13, figg. testo, 8 tabb., Paris.
- THALER, L., 1964, Sur l'utilisation des mammifères dans la zonation du Paléogène de France: *Mem. B. R. G. M.*, vol. 28, pp. 985-989, Paris.
- , 1965, Une échelle de zones biochronologiques pour les mammifères du Tertiaire d'Europe: *C. R. Soc. Géol. Fr.*, vol. 1965, n. 4, p. 118, Paris.
- , 1966, Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe: *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, ser. C, vol. 17, pp. 1-295, 27 tavv., 25 figg. testo, 15 tabb., Paris.
- THENIUS, E., 1959, *Handbuch der stratigraphischen Geologie. III. Tertiär. II. Wirbeltierfaunen*: 328 pp., 10 tavv., 32 tabb., Stuttgart.
- , 1969, *Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden)*: *Handb. Zool.*, vol. 8, n. 47-48, pp. 1-722, Stuttgart.
- ZITTEL, K.A., von, 1925, *Text-book of Palaeontology. III*: 310 pp., 374 figg. testo, London (Ed. rev. da SCHLOSSER, M.).