

Een wandeling door Centraal Europa met Miocene Mikey

Karen Bosma

Samenvatting

In dit artikel wordt een beschrijving gegeven van een onderkaak van een fossiele olifantachtige, *Gomphotherium angustidens*, die leefde in het Mioceen. Het materiaal is afkomstig uit Hongarije. Naast de beschrijving van morfologische kenmerken wordt ook de leefomgeving van deze Mastodont gereconstrueerd aan de hand van museummateriaal, en wordt er ingegaan op de evolutie van olifanten in het algemeen en het uitsterven van *Gomphotherium angustidens* in het bijzonder.

Summary

In this article the author describes a lower jaw of a fossil proboscidean, *Gomphotherium angustidens*, which lived during the Miocene. The material originates from Hungary. Apart from the description of the morphological characteristics of the lower jaw, the living environment of this Mastodont is reconstructed based upon materials from museums. The evolutionary history of proboscideans is described with special emphasis on the extinction of *Gomphotherium angustidens*.

Inleiding

Bij een stage in het Naturalis museum op de afdeling paleontologie dacht ik niet meteen aan grote uitgestorven olifanten. Toch ben ik daar de volgende drieënhalve maand mee bezig geweest. Toevallig kwam er, precies op de dag dat ik een oriënterend gesprek had met John de Vos, curator macrovertebraten in Naturalis, een Hongaars stel langs met een bijzondere vondst: twee stukken onderkaak van een uitgestorven olifant. Zelf hadden ze op internet wat gezocht om te kijken om wat voor soort het ging, maar ze wilden graag wat meer weten. Tot welke soort behoorden de twee fragmenten? Wanneer kwam deze soort voor? Is het een mannetje of een vrouwtje? Wat waren de afmetingen van het beest? En in wat voor omgeving heeft de soort geleefd?

Daar was het onderwerp voor mijn korte stage. En dat is nogal wat voor een bioloog in opleiding die ooit één middag les had gehad in paleontologie. Ik heb er met veel plezier aan gewerkt en ben sindsdien toch wel aangestoken door het enthousiasme van de andere paleontologen! Hierna volgt een korte samenvatting van mijn bevindingen.

De vindplaats

De twee fragmenten van de onderkaak zouden enkele tientallen jaren geleden zijn opgegraven in een grindmijn in het plaatsje Nyéklátháza, vlakbij Miskolc, in het noordoosten van Hongarije (fig. 1).

In Hongarije worden veel fossiele overblijfselen van Proboscidea ('slurfdragers') gevonden. De meeste van de opgravingen zijn geconcentreerd rond Boedapest. In een studie van Gasparik (2001), die 72 van deze plaatsen heeft beschreven, komen zowel Nyéklátháza als Miskolc niet voor; ik kon dus aannemen dat de fragmenten die ik te leen had gekregen nog nooit waren beschreven.

Het materiaal

Zoals gezegd had ik de beschikking over twee fragmenten van een onderkaak: een groot stuk van de linkerkant en een kleiner stuk van de rechterkant. Nu leek mij dat zeer weinig, maar uit de studie van Gasparik (2001) kon ik



Fig 1 De vindplaats Nyéklátháza in Hongarije

The locality Nyéklátháza in Hungary

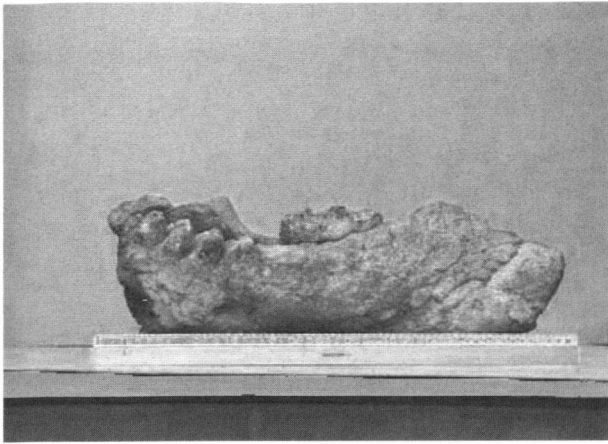


Fig 2 Het linkerfragment, linguale zijde

The left part, lingual side

opmaken dat deze fragmenten nog tot de betere specimens behoorden.

Het linkerfragment bestond uit een deel van de horizontale en het begin van de opgaande tak van de onderkaak (fig. 2). Er waren twee kiezen te zien, waarvan de voorste zeer afgesleten was en de achterste net omhoog kwam uit de alveolus (waar de kies in zit) en waar nog geen kauwsporen op te zien waren. Vóór de afgesleten kies was nog een deel van een alveolus te zien waar een kies in had gezeten, maar die er door de erachter doorkomende kies was uitgedrukt.

De voorste, afgesleten kies was lastig te determineren. Het was niet duidelijk of er drie of vier richels waren, omdat de kies nog vastzat in de kaak kon het aantal corresponderende tandwortels niet worden geteld. Het glazuur was bijna geheel weggesleten en het eronder liggende tandbeen was zichtbaar.

De grotere kies had vier richels, en elke richel bevatte vier of vijf bobbelige structuren, waarvan die aan de zijkant groter waren dan die aan de binnenkant. Ze stonden in een bijna rechte rij. Het glazuur was wel aanwezig bij deze kies.

Het rechterfragment bestond uit een klein deel van het horizontale deel (het dentale) en de basis van de opgaande tak (de ramus) (fig. 3). Er zat slechts één kies in, die onderhevig was geweest aan kauwslijtage. Net als bij de afgesleten kies in het linkerfragment was het aantal richels moeilijk vast te stellen. Het glazuur was vooral aan de voorkant van de kies afgesleten waardoor het tandbeen zichtbaar was. Een deel

van de alveolus was zichtbaar van de kies die achter deze kies zou moeten zitten.

Verder heb ik metingen gedaan aan beide fragmenten, aan de hand van studies van Shoshani & Tassy (1996) wat betreft de kaak en Göhlich (1998) wat betreft de kiezen. Metingen aan de kaakfragmenten waren van belang om te weten te komen wat het geslacht waarschijnlijk was geweest en wat de afmetingen van het gehele dier ongeveer waren geweest. Dit komt later

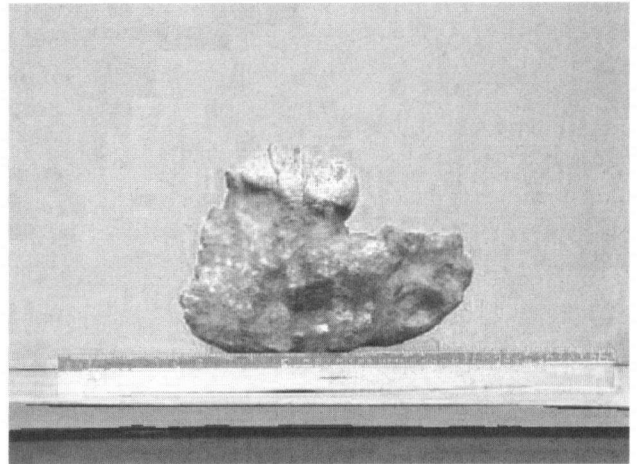


Fig 3 Het rechterfragment, linguale zijde

The right part, lingual side

aan de orde. Metingen aan de kiezen heb ik, samen met morfologische vergelijkingen van afbeeldingen in andere studies, gebruikt om te kijken tot welke soort deze fossiele olifantachtige wellicht behoorde en wat de leeftijd van het dier zou zijn geweest.

Vergelijken

Voor het morfologisch - dus gekeken naar de vorm - vergelijken heb ik vooral gebruik gemaakt van de studies van Osborn (1936). Het bleek dat de fragmenten zeer waarschijnlijk behoorden tot het genus *Gomphotherium* (= *Trilophodon*), wat zoveel betekent als 'tepeldier', gekeken naar het uiterlijk van de kiezen. Dit zijn olifantachtigen die leefden in het Mioceen, zo'n 24 tot 5 miljoen jaar geleden.

De Miocene olifanten die behoorden tot het genus *Trilophodon* werden samen met het andere belangrijke genus *Tetralophodon* verzameld onder de term 'mastodonten', of 'tepeltandigen'. De andere Miocene slurfdragers behoorden tot het genus van de 'echte'

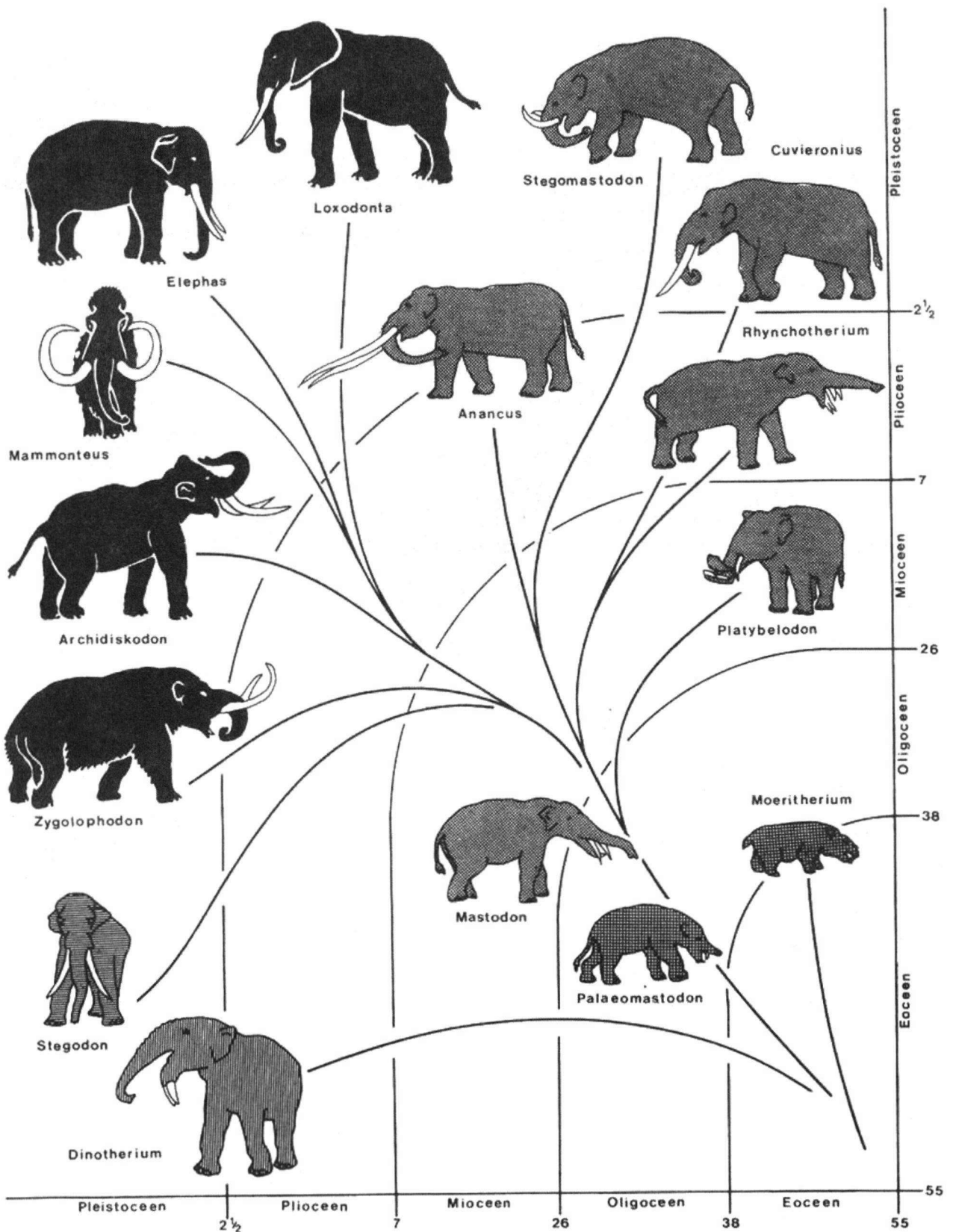


Fig 4 De evolutie van de olifant; de geslachten *Trilophodon* (= *Gomphotherium*) en *Tetralophodon* (niet in figuur aan gegeven) vormen samen de mastodont-groep (naar Thenius, 1972)

The evolution of the elephant; the genera *Trilophodon* (= *Gomphotherium*) and *Tetralophodon* (not represented in figure) constitute together the mastodont-group (after Thenius, 1972)

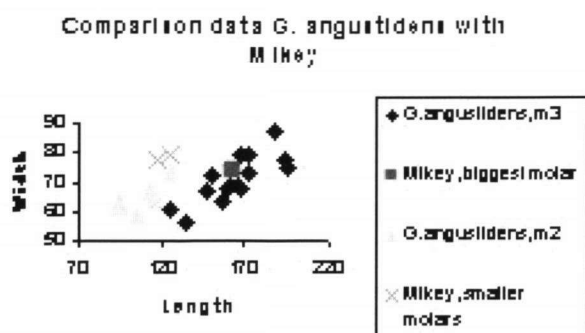


Fig 5 Vergelijking kiezen van Mikey met data van *Gomphotherium angustidens*; dezelfde ratio is te zien

Comparison of molars of Mikey with data of *Gomphotherium angustidens*; the same ratio is observed

olifanten, waaronder ook de mammoeten en de recente olifanten geschaard worden (fig. 4). Het verschil zit hem vooral in het uiterlijk van de kiezen, bobbelig tegenover glad en opgevuld en gefuseerd met tandcement.

De moeilijkheid in het begin van het vergelijken was of Mikey, zoals ik het fossiel intussen genoemd had, behoorde tot het genus *Trilophodon* of *Tetralophodon*, vanwege het aantal richels van de kiezen. Hiertoe heb ik spreidingsdiagrammen gemaakt en Mikey vergeleken met data van de soorten *Gomphotherium angustidens* en *Tetralophodon longirostris*, omdat op een gegeven moment wel duidelijk was dat het één van die twee zou moeten zijn. Simpel gezegd vergeleek ik de afmetingen van de kiezen en keek waar Mikey het beste in paste (fig. 5).

Nu is dat een beetje natte fingerwerk, omdat er nu eenmaal niet zoveel gegevens van kiezen van verschillende soorten beschikbaar zijn. Uit Göhlich (1998) kon ik echter een redelijke representatie van de verschillende Miocene olifanten halen.

Uiteindelijk kon ik vaststellen dat Mikey behoorde tot het genus *Trilophodon*, omdat de lengte/breedte-ratio van de kiezen het beste overeenkwam met deze groep; bij de *Tetralophodon* groep viel deze ratio er altijd buiten. De soort die het meest overeenkwam met Mikey was *Gomphotherium angustidens*, en daar heb ik me voor de rest van het onderzoek aan gehouden.

Nomenclatuur en taxonomie

De eerste keer dat deze soort opduikt in de literatuur is in 1806, als Cuvier deze beschrijft in "*Annales du Museum d'histoire naturelle*". Hij gaf de soort hier echter nog niet zijn wetenschappelijke naam, maar een beschrijvende naam: "*mastodonte à dents étroites*", of de mastodont met rechte tanden. De eerste keer dat de wetenschappelijke naam *Mastodon angustidens* wordt gebruikt door Cuvier is in 1817 in "*Règne Animal*".

Er is geen holotype voor deze soort, maar wel syntype materiaal uit Simorre (Frankrijk). Osborn (1936) haalde uit deze collectie een lectotype, dat hij "Cuvier's type" noemde.

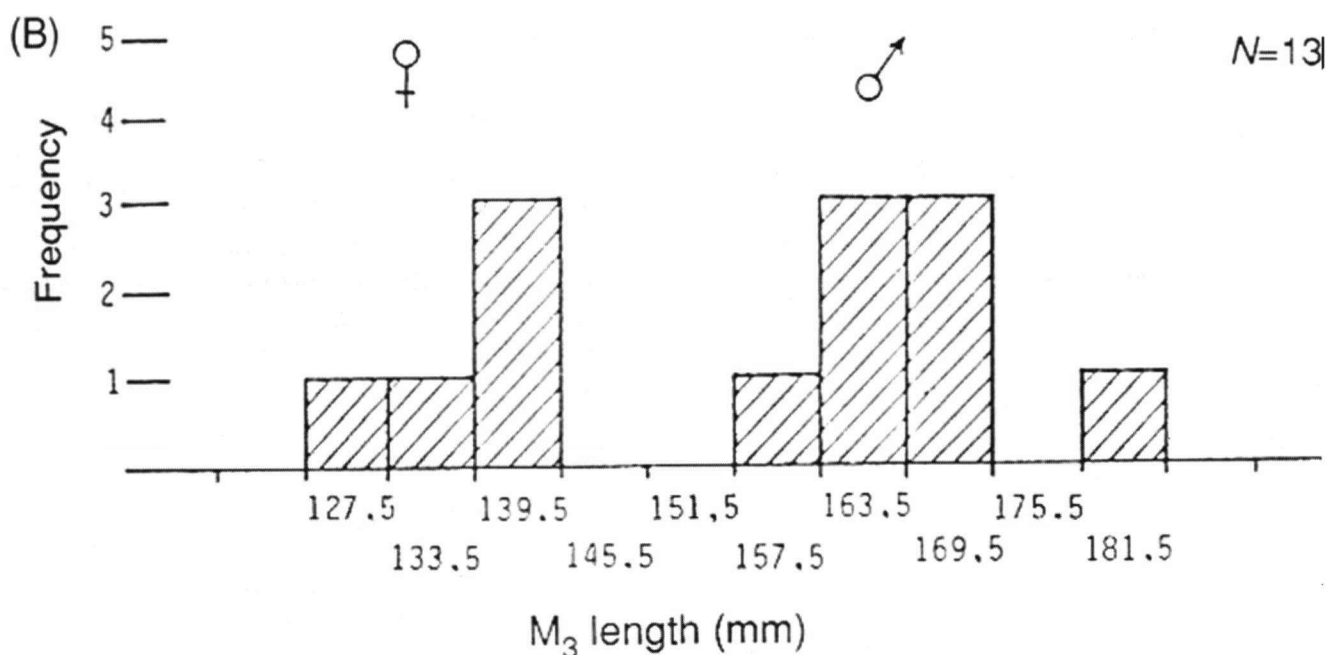
Het volgende is de wetenschappelijke classificatie voor de soort:

Klasse: Mammalia
Orde: Proboscidae Illiger, 1811
Onderorde: Elephantiformes Tassy, 1988
Superfamilie: Elephantoidea Gray, 1821
Familie: Gomphotheriidae Hay, 1922
Geslacht: *Gomphotherium* Burmeister, 1837
Soort: *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817)
Synoniemen: *Mastodon à dents étroites* Cuvier, 1806; *Mastodon angustidens* Cuvier, 1817

Gomphotherium angustidens: een korte beschrijving van Mikey

Leeftijd

Om de leeftijd van Mikey te bepalen heb ik een schema van Tassy (1996) gebruikt. Dit schema is gebaseerd op verschillende eigenschappen van de kiezen, zoals de kiezen die in functie zijn en de staat van de richels van de kies en van de alveoli. Hieruit bleek dat Mikey's kiezen een leeftijd van 16-17 jaar had. Volgens een studie van Laws (1966) zou dit voor de Afrikaanse olifant corresponderen met een ontogenetische leeftijd van 26-30 jaar. Mikey was natuurlijk geen Afrikaanse olifant, maar gekeken naar morfologische kenmerken zou ik ze wel kunnen vergelijken, al zou hier geen zeer betrouwbare informatie uit voortkomen. Mikey zou dan ongeveer 26-30 AEY oud zijn geweest; AEY staat voor *African Elephant Years*, anders gezegd, zo oud zou Mikey dus zijn geweest als hij een Afrikaanse olifant was en had geleefd in een Nationaal Park.



Histograms of M^3 s of *G. angustidens* from En Pélouan (Miocene). (A) length (mm) of M^3 ; (B) length (mm) of M_3 . N = total number of specimens.

Fig 6 De M_3 -lengte van Mikey was 163 mm, in vergelijking met andere data (uit Shoshani & Tassy 1996)

The length of M_3 of Mikey was 163 mm, in comparison with other data (from Shoshani & Tassy 1996)

Mannetje of vrouwtje

Zoals de naam al deed vermoeden, was Mikey waarschijnlijk een mannelijk exemplaar van *G. angustidens*. Tassy (1996) noemt allerlei kenmerkende verschillen in de schedel van een vrouwtje en een mannetje bij deze soort, maar omdat er slechts fragmenten te meten waren van de onderkaak, was dit hier niet van toepassing. Enkele metingen aan de onderkaak van Mikey kwamen wel overeen met die van mannelijke individuen van de soort.

Er kan ook variatie in de M^3 kiezen zijn tussen de beide seksen. Seksueel dimorfisme heeft pas invloed op de grootte en proporties van de schedel en de onderkaak na een leeftijd XII van de kiezen en is nog beter te zien na leeftijd XIV (Tassy, 1996). De lengte van de M_3 van Mikey kwam duidelijk overeen met de lengte van de kiezen van andere mannelijke exemplaren van *G. angustidens* (fig. 6).

Morfologische kenmerken

Met slechts twee delen van een onderkaak begin je niet veel, maar ik kon proberen om een

wat vollediger beeld te krijgen van de afmetingen van Mikey, zoals de grootte en het gewicht. Hiervoor gebruikte ik een volledig beschreven mannelijk exemplaar van *G. aff. steinheimensis*, een andere soort dan Mikey maar in hetzelfde geslacht, in Göhlich (1998). Dit exemplaar was gevonden in Gweng bij Müldorf, Duitsland (fig. 7). Met het vergelijken van soorten met mijn eigen materiaal was ook gebleken dat, gekeken naar de kiezen, deze beide soorten veel overeenkomsten vertonen. Daarom heb ik dit skelet als referentie gebruikt voor Mikey.

Het Gweng individu was erg oud en zat volgens Göhlich in leeftijdsklasse XXI-XXII; Mikey zat in klasse XVI. Om te bepalen hoe groot Mikey was, moest er dus iets bekend zijn over het groeiproces. Aangezien dit alleen bij recente olifanten het geval is, heb ik wederom informatie over Afrikaanse olifanten uit Laws (1966) gebruikt. De grootte van dit dier is zeer afhankelijk van zijn leeftijd. Vanaf veertig jaar neemt de groeisnelheid bij het mannetje af en stopt met ongeveer vijftig jaar als de laatste kies in functie komt. Mikey was 26-30 AEY oud, dus

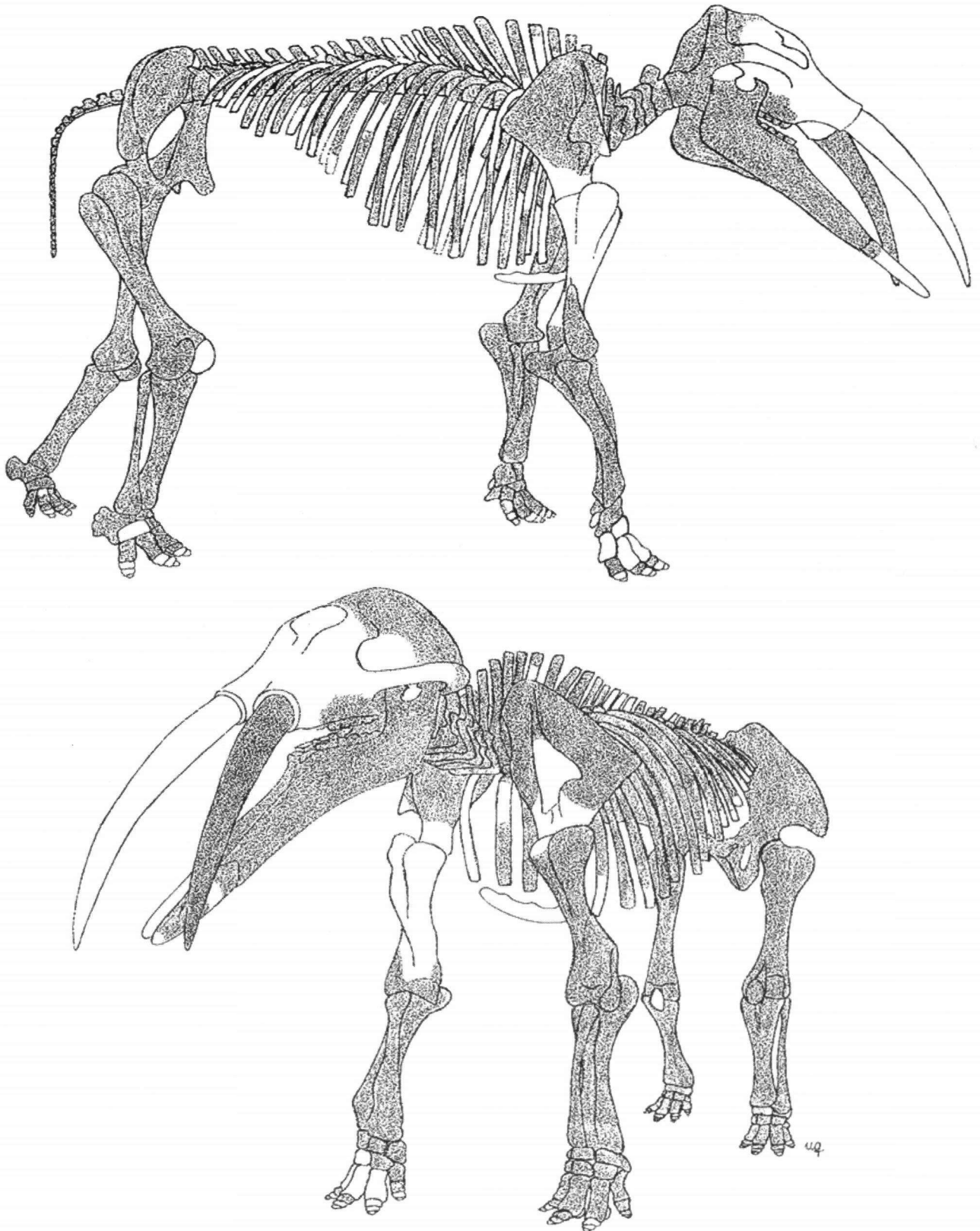


Fig 7 Reconstructie van het skelet van Gweng, Duitsland

Reconstruction of the skeleton of Gweng, Germany

zou nog tien tot twintig jaar doorgroeien. Het Gweng individu was in vergelijking 36-40 AEY oud, dus deze zou nog maximaal tien jaar doorgroeien. Het skelet was 3.05 meter hoog. Kon hieruit een hoogte voor Mikey afgeleid worden? Ik heb Walford groeicurven (Laws, 1966) gebruikt voor de hoogtebepaling en trok de conclusie dat Mikey 2.90-3.00 meter hoog moet zijn geweest, in vergelijking met het skelet van

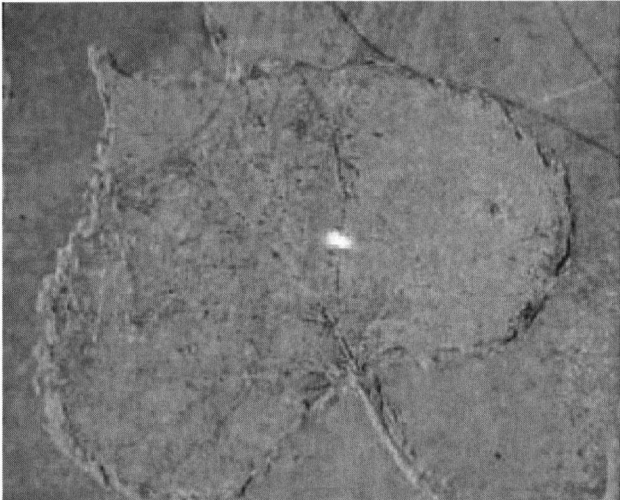


Fig 8 Blad van het geslacht populier, wilgenfamilie

Leaf of the genus *Populus*, willow family

Gweng.

Mikey had vier slag tanden, twee in de schedel en twee kortere in de onderkaak, in het verlengde van de symphyse, waar de twee helften van de onderkaak fuseren. Ik kwam verschillende mogelijkheden tegen wat betreft de positie van de bovenste slag tanden. In een illustratie van het Gweng skelet (dus een andere soort, maar hetzelfde geslacht, *G. steinheimensis*) wijzen de slag tanden naar beneden, al wordt door Göhlich (1998) zelf al aangegeven dat dit de verkeerde positie is, gekeken naar het verloop van de tandkassen waarin ze vastzaten. In een illustratie van *G. angustidens* in Gaudry (1878) worden de bovenste slag tanden wel naar boven wijzend afgebeeld (figuur onder titel). Met vier slag tanden was Mikey zeker een imponerend dier.

Mikey's omgeving

Oeningen in zuidwest Duitsland bevat lagen uit het Laat Mioceen. Er worden veel fossielen uit dit tijdperk gevonden, inclusief materiaal van *G. angustidens*. Voor mij was de Oeningen collectie in Teylers' Museum in Haarlem een mooie gelegenheid om eens te kijken welke

vegetatie en welke andere dieren er voorkwamen in Mikey's omgeving, aangenomen dat het klimaat toen in geheel Centraal Europa vergelijkbaar was, zoals nu met het gematigde klimaat, zodat ik zuidwest Duitsland en noord-oost Hongarije naast elkaar kon leggen.

De formatie in Oeningen is waarschijnlijk gevormd in een meer dat naast een moeras lag. De fossielen die er worden gevonden zijn kenmerkend voor een moerassig milieu.

Fossiele flora

De soorten en geslachten waartoe de fossiele planten uit dat gebied behoren, komen tegenwoordig nog maar op een paar plaatsen in Centraal Europa voor. Vele hebben wel gerelateerde soorten die vandaag nog voorkomen, maar de ratio leek in het Mioceen duidelijk anders. Er zouden meer houtige planten geweest zijn dan nu, en ongeveer de helft daarvan zou bladverliezend zijn.

Niet alleen planten die daar van nature voorkomen, zoals *Populus* (populier, fig. 8), *Salix* (wilg, fig. 9), *Quercus* (eik), *Alnus* (Els), *Ulmus* (iep) en *Acer* (esdoorn) waren daar in het Mioceen aanwezig, ook planten die nu in warmere gebieden voorkomen, zoals *Ficus* (vijg), *Laurus* (laurier), *Cinnamomum* (kaneel, laurierfamilie), *Sassafras* (laurierfamilie), *Liquidambar* (hamamelis) en *Sapindus* (zeepboom) behoren tot de fossiele collectie. De meeste van de laatste soorten en geslachten komen nu alleen voor in de subtropische gebieden van Noord-Amerika en Noord-Azië. Waarschijnlijk was de temperatuur in het Mioceen van Centraal Europa hoger en was ook de luchtvochtigheid hoger dan nu.

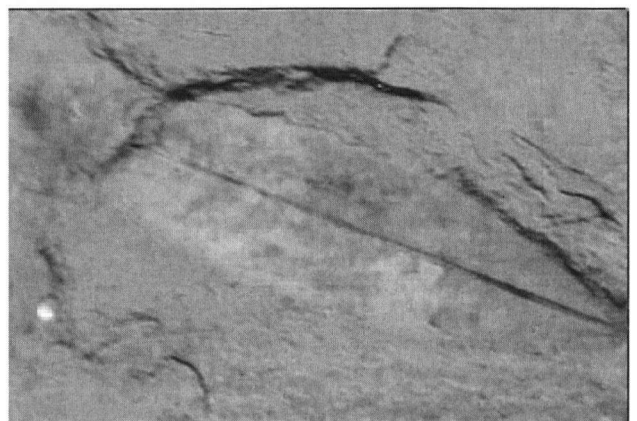


Fig 9 Blad van het geslacht wilg

Leaf of the genus *Salix*

Van de sporenplanten (Kryptogamae) is er slechts één varensoort in de collectie; de zaadplanten (Phanerogamae) zijn beter vertegenwoordigd. De meeste soorten behoren tot de bedektzadigen. Er komen soorten voor in de collectie die het beste gedijen in traag stromend of stilstaand water. Ik concludeerde dat Mikey geleefd had in een moerasrijk gebied, met stilstaande of traag stromende wateren en berken-, elzen-, eiken- en dennenbossen. In deze bossen zouden ook palmsoorten, laurieren, iepen en esdoorn staan. De fossiele fauna onderstreept dit type landschap, omdat vele van hen het beste overleven in een ecosysteem waar een overvloed aan water aanwezig is.

Fossiele fauna

Veel insecten passeren de revue in de Oeningen collectie: kevers, muggen, libellen en mieren. Jammer genoeg zijn dit soort fossielen zeer lastig; in de eerste plaats om te vinden en in de tweede plaats om te determineren. Dit is in de collectie nog het beste gelukt bij de kevers; door de verharde delen van onder andere de dekschilden waren zij het beste te determineren. Er waren loopkevers, mestkevers en prachtkevers aanwezig in de collectie.

De meeste beenvisgeslachten (Teleostei) uit de collectie leven tegenwoordig nog in dat gebied, zoals de karper, snoek en voorn. Alleen het genus *Poecilia*, waartoe de 'guppies' behoren, komt nu alleen nog voor in Zuid-Amerika.

De Crustaceae wordt in de collectie vertegenwoordigd door enkele soorten krabben en garnalen, de amfibieën door kikkers (fig. 10) en salamanders (fig. 11), en de reptielen door schildpadden en slangen. Eén van de schildpadsoorten, *Chelydra murchinsonii*, behoort tot een geslacht waarvan de meeste soorten tegen-



Fig 10 *Palaeophrynos gessneri*

woordig alleen voorkomen in de rivieren van Noord- en Centraal-Amerika; in Centraal-Europa zijn ze sinds het Mioceen uitgestorven. Een andere schildpadsoort, *Trionyx teyleri*, behoort tot de meest primitieve schildpadden. *Trionyx* soorten leven tegenwoordig in de grote rivieren van de tropische en subtropische delen van Azië, Afrika en Noord-Amerika.

Er zijn een aantal fossiele vogeldelen aanwezig in de collectie, maar deze zijn tot op heden nog niet beschreven op geslachts- of soortsniveau. Waarschijnlijk zouden er kleine zangvogels zijn

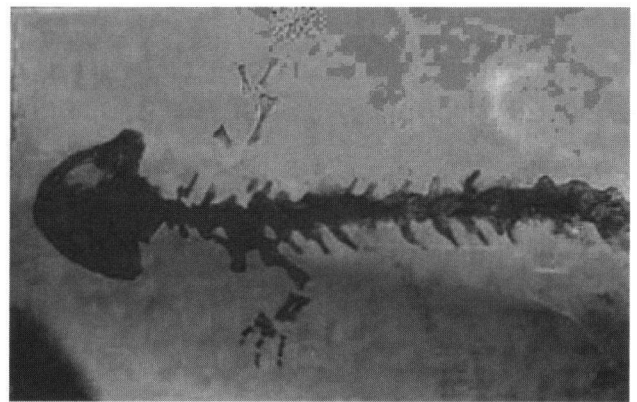


Fig 11 *Andrias scheuchzeri*

geweest.

Tenslotte maken een aantal fossiele knaagdieren en haasachtigen, bijvoorbeeld *Prolagus oeningsensis* (een soort fluithaas, fig. 12) en een aantal hertensoorten de Oeningen collectie compleet.

In Vacek (1887) vond ik beschrijvingen van een paar ander fossiele dieren die in Zwitserland zijn gevonden, op dezelfde plaatsen en in dezelfde lagen als waarin fossiele overblijfselen van *G. angustidens* zijn gevonden. Dit zijn enkele schildpadsoorten, carnivoren zoals een beerhond (*Amphicyon intermedius*), een soort civetkat, en twee soorten neushoorns en de waarschijnlijke voorouder van het moderne varken.

Uitsterven

De soort *G. angustidens* heeft een lange tijd bestaan gedurende het Mioceen. Veel wetenschappers geloven dat de primitievere *Trilophodon* soorten evolueerden in de meer geavanceerde *Tetralophodon* soorten en dat is de reden dat onder andere *G. angustidens* tenslotte is uitgestorven. *Tetralophodon* soorten hadden meer richels op de kiezen en ook hoogkronige kiezen, waardoor ze beter aangepast waren aan

de veranderende vegetatie en dus een omme-zwaai in het dieet van de fossiele olifanten kenmerkt. Het werd namelijk droger en bosvegetatie ging over in een steppevegetatie, waarin het stugge gras het uiterste van de kiezen vergde. Minder aangepaste kiezen sleten veel sneller en dieren met dit nadeel hadden een veel kleinere overlevingskans.

Om de verandering in vegetatie te illustreren en

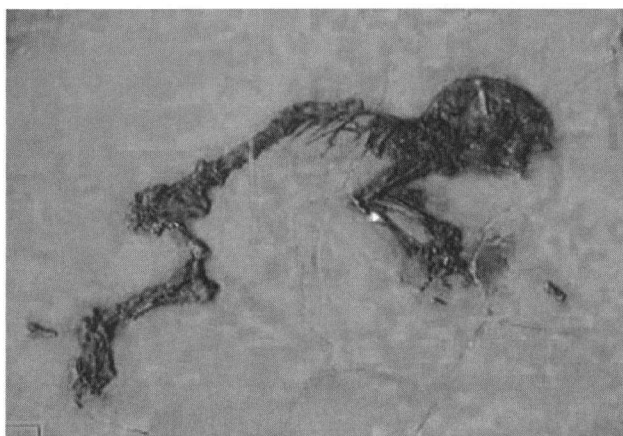


Fig 12 *Prolagus oeningensis*

te verduidelijken heb ik me verdiept in een tijdsgenoot van *G. angustidens*: het bospaard *Anchitherium*. Dit stierf in dezelfde periode uit, in de tijd van de radicale verandering van vegetatie. *Anchitherium* leefde dus, net als *G. angustidens*, in bos. Dit paard had drie functionele tenen (adequaat manoeuvreren in bos) en laagkronige kiezen. Net als *G. angustidens* waren hoogkronige kiezen niet nodig omdat bladeren relatief zacht materiaal zijn en niet het zeer harde silica bevatten, zoals gras. De kiezen sleten minder snel.

Anchitherium werd opgevolgd door het steppepaard *Hipparion*. Deze soort had wel hoogkronige kiezen. Hij was groter en had nog steeds drie tenen, hoewel de twee laterale tenen niet altijd functioneel waren. Aan de verschillen in het middenhandsbeen en de eerste vingerkoot zijn veranderingen in vegetatie ook goed te zien; *Hipparion* was sneller en had deze eigenschap nodig voor een grote, open vlakte zoals een steppe.

G. angustidens, behorend tot de *Trilophodons*, werd er op dezelfde manier uitgeconcurrerd. Erna kwamen de *Tetralophodons*, gevolgd door de *Penthalophodons* en daarna door andere, jongere verwanten van de moderne olifanten, die zeer hoogkronige kiezen ontwikkelden met

veel tandcement, om gelijke tred te houden met een dieet van stug materiaal, waarvan ook de moderne olifanten per dag grote hoeveelheden moeten eten.

Dankwoord

Na drie maanden lezen, meten, e-mailcorrespondentie en bestuderen van museumcollecties heb ik uiteindelijk wat opgestoken over de evolutie van de olifant en het Miocene tijdperk. Ik wil bij deze nogmaals iedereen bedanken die op wat voor manier dan ook een bijdrage heeft geleverd aan het totstandkomen van mijn eindverslag en aan de 'paleontologie - koorts' die ik zodoende opgelopen heb!

Adres van de auteur

Karen Bosma
Pelikaanhof 166d
2312 EJ Leiden

Referenties

Cuvier, G. 1806. Sur différentes dents du genre des Mastodontes, mais d'espèces moindres que celle de l'Ohio, trouvées en plusieurs lieux des deux continents. Annales du Museum d'Histoire Naturelle 8: 249-312, figs. Paris.

Cuvier, G. 1817. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée.-L'introduction, les mammifères et les oiseaux 1. Paris: Deterville, 540 pp.

Gaudry, A. 1878. Les enchaînements du Monde Animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires. Paris: Librairie F. Savy, 295 pp, 312 figs.

Gasparik, M. 2001. Neogene proboscidean remains from Hungary; an overview. Fragm. Pal. Hung. 19: 61-77. Budapest.

Göhlich, U. B. 1998. Elephantoidea (Proboscidea, mammalia) aus dem Mittel- und Obermiozan der Oberen Süsswassermolasse Süddeutschlands: Odontologie und Osteologie. Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen 36: 5-246, figs. München: Dr. Friedrich Pfeil.

Laws, R. M. 1966. Age criteria for the African elephant, *Loxodonta a. Africana*. East African Wildlife Journal 4: 1-37, figs. 17, pls. 5. Nairobi: D.L. Patel Press.

Osborn, H. F. 1936. Proboscidea; a monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the world. New York: The American Museum Press, xi-xl, 802 pp, 651 figs, pls.

Shoshani, J. & P. Tassy 1996. The Proboscidea; evolution and palaeoecology of elephants and their relatives. Oxford: University Press, ix-xxix, 3-471 pp., figs.

Vacek, M. 1877. Über Österreichische Mastodonten und ihre Beziehungen zu den Mastodonarten Europas. Wien: Alfred Hölder, K. K. Hof- und Universitätsbuchhändler, 45 pp, 7 figs.