

<b>Zeitschrift:</b>	Eclogae Geologicae Helvetiae
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Geologische Gesellschaft
<b>Band:</b>	74 (1981)
<b>Heft:</b>	3
<b>Artikel:</b>	Zur Stammesgeschichte der marderverwandten Raubtiergruppen (Musteloidea, Carnivora)
<b>Autor:</b>	Schmidt-Kittler, Norbert
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-165130">https://doi.org/10.5169/seals-165130</a>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 14.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Zur Stammesgeschichte der marderverwandten Raubtiergruppen (Musteloidea, Carnivora)

Von NORBERT SCHMIDT-KITTNER<sup>1)</sup>



### ZUSAMMENFASSUNG

Die rezenten Musteliden und «Procyoniden» sowie die Art *Ailurus fulgens* bilden zusammen mit ihren fossilen Vorfahren eine (holo-)monophyletische Einheit, die vorläufig als Musteloidea bezeichnet wird. Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb dieser Gruppe werden durch zahlreiche Parallelentwicklungen in Schädel und Gebiss verschleiert.

Nach den Merkmalen der Gehörregion lassen sich zwei Hauptradiationen erkennen. Die Vertreter der ersten Entfaltungsphase (= mustelide Stammgruppe) besitzen entweder eine primitiv-arcetoide (= amphictide) oder eine procyonide Mittelohrstruktur. Hierzu gehören fast alle oligozänen und untermiozänen, bisher als Mustelidae klassifizierten Formen. Gegenwärtig ist diese Radiation nur mehr durch die neuweltlichen procyoniden Gattungen und durch *Ailurus* in Südasien vertreten.

Die zweite Radiation (= Mustelidae) ist primär durch eine Spezialhomologie in Mittelohr (Fossa supraneatale nach ventral verdeckt) ausgezeichnet und damit als monophyletisch ausgewiesen. Die Gruppe spaltete sich wohl noch im Oligozän in einen leptarctiden und einen musteliden Zweig auf. Innerhalb des musteliden Zweigs fand dabei mehrfach eine sekundäre Vereinfachung der Mittelohrstruktur statt. Nach den hierbei entwickelten Merkmalen erweisen sich die Mephitinae (mit Einschluss des Stinkdachses, *Mydaus*) als phylogenetisch homogene Einheit. Ihr stehen die mustelinen, lutrinen, mellivorinen und (z.T.) melinen Gattungen als heterogener Formenkomplex gegenüber. Aufgrund mehrfach abgelaufener, gleichsinniger Anpassungsentwicklungen ist die bisherige Unterfamiliengliederung grundsätzlich zu revidieren.

Die Procyoniden bilden strenggenommen kein echtes Taxon. Sie sind ähnlich spezialisierte Abkömmlinge der musteliden Stammgruppe mit einheitlichem neuweltlichem Verbreitungsgebiet.

Zahlreiche Argumente sprechen für eine Entstehung der Musteloidea im Oligozän von Eurasien. Sie erreichten die Neue Welt nicht vor dem Untermiozän.

### ABSTRACT

The recent mustelids, the “procyonids” and *Ailurus fulgens*, together with their fossil ancestors form a (holo-)monophyletic group which can preliminarily be designated as Musteloidea. The real relationships within this group are hidden by a number of parallelisms in the evolution of the skull and dentition.

<sup>1)</sup> Institut für Geowissenschaften der Johannes-Gutenberg-Universität, Saarstrasse 21, Postfach 3980, D-6500 Mainz.

Concluding from the features of the ear region two main radiations can be distinguished. The members of the first radiation (= mustelid stem group) either possess a primitive-arcoid (= amphictid) or a procyonid middle ear structure. By far the most of the Oligocene and Lower Miocene genera formerly classified as mustelids, belong to this basic group. Its recent descendants are the procyonids of the New World and *Ailurus* from South Asia.

The second radiation (= Mustelidae) is characterized by a basic synapomorphy in the middle ear (suprarectal fossa closed ventrally) demonstrating its monophyletic nature. This group probably split still in the Oligocene into a leptarctid and a mustelid branch. Within some lines of the mustelid branch the middle ear region secondarily developed a more simple structure. With respect to this features the mephitines (including *Mydaus*, the stink badger) can be considered to be phylogenetically homogeneous. In contrast to this group, the resting recent mustelid genera normally classified as mustelines, lutrines, mellivorines and (partly) melines form a heterogenous complex showing a number of parallel adaptions. For this reason the definitions of subfamilies have to be revised.

The "procyonids" do not form a taxonomic group in a strict sense. They consist of similarly specialized descendants which derived independently from the mustelid stem group and which in the recent are restricted to the New World.

On the base of numerous arguments, the Musteloidea are supposed to have their origin in the Oligocene of Eurasia. Immigrants did not reach North America before the Lower Miocene.

## INHALT

1. Einleitung .....	755
2. Abgrenzung der Musteloidea gegenüber den übrigen arctoiden Raubtieren .....	756
3. Die Entwicklung von Sondermerkmalen innerhalb der Musteloidea .....	757
3.1 Die Mittelohrregion .....	758
3.1.1 Primitivstadium (primitiv-arcoider = amphictider Mittelohrtyp) .....	758
3.1.2 Abgewandeltes Primitivstadium .....	759
3.1.3 Procyonides Stadium .....	759
3.1.4 Mustelide Stadien .....	762
3.1.5 Der mephitine Mittelohrtyp .....	765
3.1.6 Folgerungen .....	767
3.2 Gebiss .....	770
3.2.1 Der mustelide Typ des oberen Reisszahns ( $P^4$ ) .....	771
4. Die zwei Entfaltungsphasen in der Geschichte der Musteloidea .....	774
4.0.1 Erste Radiation: Die «mustelide Stammgruppe» mit Einschluss der rezenten Procyoniden .....	774
4.0.2 Zweite Radiation: die Musteliden sensu stricto .....	774
4.1 Die Radiation der musteliden Stammgruppe .....	775
4.1.1 Europa .....	775
4.1.2 Asien, Amerika .....	782
4.1.3 Irrtümliche Zuordnungen .....	786
4.1.4 Parallelentwicklungen in Schädel und Gebiss .....	786
4.2 Die Radiation der Mustelidae sensu stricto .....	789
4.2.1 Merkmalsbeziehungen .....	789
5. Probleme der Phylogenie und Klassifikation .....	791
5.1 Basale monophyletische Gruppierungen .....	792
5.2 Untergruppen innerhalb der Mustelidae und ihre Verwandtschaftsbeziehungen .....	794
5.3 Apomorphieschema der Musteloidea und Serumverwandtschaft .....	795
5.4 Ist eine Klassifikation der Musteloidea gegenwärtig möglich? .....	796
6. Vorläufige Klassifikation der Musteloidea ohne Berücksichtigung der Pinnipedier .....	798
7. Zur Verbreitungsgeschichte der Musteloidea .....	798
Verdankungen .....	800
Literaturverzeichnis .....	800

## 1. Einleitung

Vergleichen wir die Häufigkeit von Fossilbelegen lebender Raubtiergruppen, so sind die Kleinbären und Marder, neben den Bären, verhältnismässig gut dokumentiert. Dennoch ist die phylogenetische Differenzierung der procyoniden und musteliden Formen noch weitgehend im Dunkel. Besondere Schwierigkeiten bietet ihr sehr unübersichtliches Merkmalsbild, das, neben unterschiedlichen Kombinationen primitiver und fortschrittlicher Merkmale, zahlreiche anpassungsbedingte Parallelentwicklungen aufweist. Sie hängen entweder mit betont räuberischen oder «hypocarnivoren» bis omnivoren Ernährungsspezialisierungen zusammen. Zwar stimmt die Gehörregion der Kleinbären und Marder in vielen Merkmalen gut überein, doch war bisher der einzige wesentliche Unterschied, nämlich das Auftreten einer tiefen Grube im Dach des äusseren Gehörgangs der Procyoniden, nicht zusammenhängend interpretierbar. HOUGH (1948) hat erstmals mit Nachdruck auf dieses diagnostische Merkmal hingewiesen. Es zeigte sich aber, dass dieser sogenannte procyonide Typ der Gehörregion auch bei marderartig spezialisierten Fossilformen vorkommt, etwa bei *Plestictis* (vgl. DE BEAUMONT 1968, THENIUS 1969, S. 357).

Auf der Suche nach phylogenetisch und taxonomisch verwendbaren Kriterien wurden nun im Rahmen der vorliegenden Arbeit ausgedehnte Vergleichsstudien der Mittelohrregion, aber auch der übrigen Schädelmerkmale und der Gebissausbildung, durchgeführt. In die Untersuchungen konnten ausser den rezenten Procyoniden- und Mustelidengattungen auch ein grosser Teil der näher verwandten Fossilformen einbezogen werden, deren Dokumentation bereits vollständig genug ist, um entsprechende Fragen zuzulassen.

Als wichtigstes Ergebnis entstand dabei die Möglichkeit, die Mittelohrtypen der betrachteten Formen nach evolutiven Stadien zu ordnen und diese auf einen gemeinsamen, primitiven Ausgangstyp rückzubeziehen. Der Versuch, die gewonnenen Gesichtspunkte mit den Aussagen der anderen Schädelmerkmale und des Gebisses zu verbinden, nötigte dazu, die Betrachtung verschiedentlich auch auf die übrigen arctoiden Raubtiere auszudehnen.

Nachdem die untersuchten Merkmale eine veränderte und vor allem für die Fossilformen einschneidende, wesentlich engere Fassung der Familie Mustelidae erforderten, war es naheliegend, die neue Zuordnung fossiler Gattungen und Gattungsgruppen in der Form einer kurzen erläuternden Übersicht deutlich zu machen. Diese Dokumentation ist weit davon entfernt, vollständig zu sein und wurde mit Vorsatz nicht in die Form einer systematischen Darstellung gebracht. Darin drückt sich die Meinung des Autors aus, dass eine sinnvolle, das heisst informative und daher kohärente Systematik der arctoiden Raubtiere (oder einer ihrer Untergruppen) gegenwärtig nicht angeboten werden kann. Es ist dies eine geradlinige Konsequenz des Hennigschen Exaktheitsanspruchs nicht nur in der phylogenetischen Analyse, sondern auch der Klassifikation.

An der letztmals von TEDFORD (1976) vertretenen, engeren verwandschaftlichen Zusammenfassung von Musteliden und procyoniden Formen kann auch nach den vorliegenden Ergebnissen festgehalten werden. Für sie wird hier, in Ermangelung eines taxonomisch neutralen deutschen Ausdrucks, der Überbegriff Mustelo-

idea als Arbeitsbezeichnung verwendet. Diese Rangzuteilung ist vorläufig, da sie, neben vielen anderen phylogenetischen Problemen, auch ganz wesentlich von der stammesgeschichtlichen Stellung der pinnipeden Carnivoren, insbesondere der Seehunde, abhängt.

## 2. Abgrenzung der Musteloidea gegenüber den übrigen arctoiden Raubtieren

Die frühesten fossilen Vorläufer marder- bzw. kleinbärenartiger Raubtiere treten, gemeinsam mit den ersten Ursidenvorläufern, als asiatische Einwanderer im Mitteloligozän (= Unteres Stampium) von Europa auf. Bei der Suche nach generellen Unterscheidungskriterien zwischen diesen beiden Gruppen ergibt sich, dass die ältesten Fossilformen in den Schädel- und Gebissmerkmalen noch weitgehend übereinstimmen. Unterscheidungsmerkmale, wie die besondere Molarenausbildung der rezenten Bären oder der Verlust des Alisphenoidkanals bzw. die räumliche Trennung von Carotiskanal und Foramen jugulare bei den heutigen Kleinbären- und Marderartigen, sind bei den oligozänen Vertretern noch nicht entwickelt. Dies gilt auch für die von HUNT (1977) hervorgehobene Erweiterung des *Canalis sinus petrosum inferior* der späteren Ursiden. Eine differenziertere Zuordnung der oligozänen Fossilformen ist gegenwärtig nur anhand verschiedener, wenig ins Auge springender Gebissmerkmale möglich: Die Gattungen *Cephalogale*, *Amphicyodon* und *Pachycynodon* besitzen im Unterkiefer noch einen dritten Molaren ( $M_3$ ) und zeichnen sich zudem durch einen relativ grossen oberen  $M^2$  mit ovalem Umriss, vergrössertem Metaconulus und dilatiertem Schlusszingulum aus. Bei einer zweiten, durch *Mustelictis* und *Amphictis* gebildeten Gruppe ist der  $M_3$  verlorengegangen, und der  $M^2$  – von schmalem Umriss – lässt keinen oder nur einen schwachen Metaconulus erkennen. Während der *Cephalogale*-Formenkreis als Vorläufergruppe der späteren ursiden Carnivoren gilt (GINSBURG 1966), werden *Amphictis* und *Mustelictis* als die frühesten kleinbären- bzw. marderartigen Fossilformen angesehen (DE BEAUMONT 1976, LANGE 1970). Allerdings hat DE BONIS (1976) der Gattung *Amphictis* eine unentschiedene Position zwischen den ursiden und procyoniden Vorläuferformen zugewiesen. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen jedoch, dass die Ähnlichkeit von *Amphictis* mit den *Cephalogale*-Verwandten im Gebiss wahrscheinlich auf Konvergenz beruht (vgl. S. 776).

Als weitere primitive Vorläufer der Procyoniden bzw. Musteliden wurden bisher auch *Mustelavus* aus dem Unteroligozän Nordamerikas und *Palaeogale* aus dem Oligozän der Alten und Neuen Welt gewertet (z. B. HOUGH 1958, DE BONIS 1973). Im ersten Fall handelt es sich entweder um einen *Cynodictis*-Verwandten oder um einen sehr frühen arctoiden Seitenzweig (vgl. S. 785). *Palaeogale* hingegen ist aufgrund seiner Gehörregion, aber auch nach Gebissmerkmalen ( $M^1$  ohne Innen- cingulum), ganz aus der Verwandtschaft der arctoiden und sogar der caniformen Carnivoren herauszunehmen (vgl. S. 786).

Eine Unterscheidung der frühen ursiden Fossilformen von den primitiven Musteloidea lediglich nach Gebissmerkmalen ist natürlich wenig befriedigend. Darin spiegelt sich aber nur zu einem Teil der noch unzureichende Kenntnisstand wider. Der eigentliche Grund der Differenzierungsschwierigkeiten beruht auf dem Umstand, dass die alttertiären arctoiden Raubtiere noch in ganz überwiegendem

Masste gemeinsame ursprüngliche Züge aufweisen, während echte Spezialhomologien (Apomorphien) innerhalb der verschiedenen Untergruppen erst später auftreten.

Auch wenn die Fragen der Abgrenzung früher ursider und mustelider Formen voneinander noch nicht abschliessend behandelt werden können und prinzipiell auch mit fossilen Übergangsformen gerechnet werden muss, so sind die Musteloidea doch bereits seit dem Erscheinen der ersten mitteloligozänen Vorläufer als eigenständige Gruppe verfolgbar.

### 3. Die Entwicklung von Sondermerkmalen innerhalb der Musteloidea

Während die oligozänen Musteloidea *Mustelictis* und *Amphictis* in den Schädelmerkmalen noch mit der ursidenverwandten Gattung *Cephalogale* weitgehend übereinstimmen, lassen sich bei evolutorieteren Vertretern dieser Grossgruppe eine Reihe von Sondermerkmalen feststellen. Verschiedene dieser Merkmale sind wahrscheinlich mehrfach unabhängig ausgebildet worden und daher für phylogenetische Überlegungen nicht ohne weiteres verwendbar. Dies gilt innerhalb der Musteloidea etwa für die Verkürzung des Carotiskanals der Bulla tympanica, für die Erweiterung

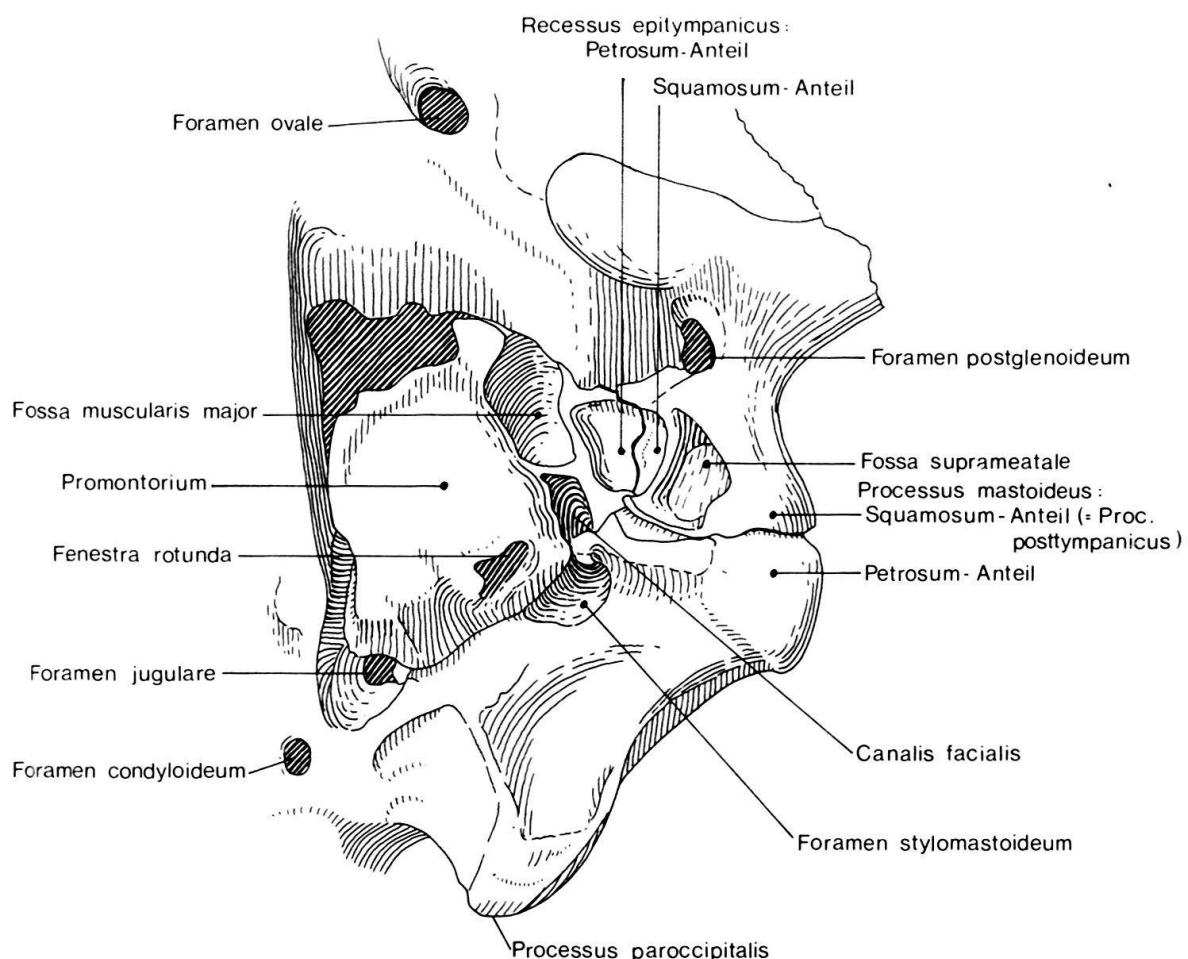


Fig. 1. Benennung der Elemente der Schädelbasis und der Gehörregion am Beispiel von *Bassariscus astutus*; Bulla tympanica entfernt.

der Bulla nach caudal, für den Verlust des Alisphenoidkanals und auch die Veränderung der Reiss- und Kauzähne im Zusammenhang mit hypercarnivoren oder hypocarnivoren bis omnivoren Nahrungsanpassungen. Immerhin lassen sich innerhalb der Musteloidea auch Merkmalsentwicklungen finden, die wahrscheinlich nur einmal entstanden und damit für phylogenetische Rekonstruktionen von Bedeutung sind. Solche Kriterien können aus der Differenzierung der Mittelohrgruben und der Ausbildung des oberen Reisszahns ( $P^4$ ) abgeleitet werden.

### 3.1 Die Mittelohrregion

Neuuntersuchungen an bereits existierendem fossilem Schädelmaterial sowie Vergleichsstudien der Mittelohrregion rezenter Procyoniden und Musteliden machen es erstmals möglich, die Differenzierung der dorsalen Nebenhöhlen des Mittelohrs innerhalb der Arctoidea nachzuzeichnen. Insbesondere kann gezeigt werden, dass die Grube im Gehörgangdach der Procyoniden (Fossa supratevertebralis) nicht allein für diese Gruppierung charakteristisch ist. Sie findet sich vielmehr in stark abgewandelter Form auch bei den Musteliden. Dabei erweist sich, dass der mustelide Typ von dem primitiveren procyoniden abgeleitet werden kann und als Spezialhomologie der Musteliden von grosser Bedeutung ist.

Bereits DE BEAUMONT (1968a, S.33) hat beim Studium des Mittelohrs des Steinmarders (*Martes foina*) die Frage aufgeworfen, ob die posterolateral des Recessus epitympanicus zu beobachtende Aushöhlung (zur Terminologie vgl. Fig. 1) mit der Fossa supratevertebralis der Procyoniden gleichzusetzen sei, blieb aber im Zweifel. LAVOCAT (1952, S.65 und Abb. 1) vermutete zwar eine Fossa supratevertebralis bei *Martes foina*, doch ist die von ihm als solche angesprochene Aushöhlung nichts anderes als die laterale Hälfte des bei dieser Art zweigeteilten Recessus epitympanicus. Die irrtümliche Homologisierung erklärt sich aus dem Umstand, dass der Recessus epitympanicus bei der Gattung *Martes* durch eine sekundäre Knochenschuppe in zwei Gruben gegliedert ist (Fig. 15 und S. 765). Die der Fossa supratevertebralis in Wirklichkeit entsprechende Kaverne ist bei den rezenteren Musteliden meist nur mehr sehr klein, z.T. sekundär auch ganz zurückgebildet, auf jeden Fall aber nur schwer sichtbar, da sie vom Dach des äusseren Gehörgangs (superficies meatus) nach ventral vollständig abgedeckt wird. Hingegen ist sie bei den frühesten fossilen echten Musteliden noch deutlich zu erkennen, da nach ventral nur halb abgeschirmt. Die Homologie der in Rede stehenden Kaverne mit der Fossa supratevertebralis der Procyoniden lässt sich durch verschiedene Lagekriterien, sowie durch eine Anzahl von Übergangsformen, ausser Zweifel setzen.

#### 3.1.1 Primitivstadium (primitiv-arctoider = amphictider Mittelohrtyp)

Vertreter: Oligozäne Musteloidea, z.B. *Mustelictis*, *Amphictis*, *Musteloidarum* n.gen. n.sp. von Gaimersheim (Fig. 4); oligozäne Ursidenvorläufer, z.B. *Cephalogale* und *Amphicyodon* (Fig. 2); *Ailurus fulgens*, rezent (Fig. 5); juvenile Stadien verschiedener rezenter Ursiden, z.B. *Helarctos malayanus*.

Die dorsale Mittelohrgrube, d.h. die zwischen dem Promontorium und dem Dach des äusseren Gehörgangs (superficies meatus) gelegene Grube, ist noch nicht oder nur undeutlich in zwei hintereinander liegende Vertiefungen geteilt. Die

vordere, als Fossa muscularis major bezeichnete Einsenkung dient der Insertion des Trommelfell-Spannermuskels (musculus tensor tympani). Die hintere Einsenkung entspricht dem Recessus epitympanicus und nimmt die dorsalen Endigungen des Amboss (incus) und Hammers (malleus) auf. Der Recessus epitympanicus ist bei den Carnivoren stets eindeutig durch die Tatsache lokalisierbar, dass er nach medial vom Kanal des Nervus facialis begrenzt wird und zudem durch eine Sutur in einen vom Petrosum und einen vom Squamosum gebildeten Anteil halbiert wird (Fig. 1). Das Dach des Gehörgangs zeigt eine flache, unscharf begrenzte Depression, die sich nach caudal bis in den vom Squamosum gebildeten Teil (= Processus posttympanicus) des Processus mastoideus ausdehnt und dort eine horizontal gedehnte ovale Grube erzeugt (Fig. 2, 4, 5). Ein Vergleich juveniler und adulter Ursidenschädel (z. B. *Helarctos malayanus*) zeigt, dass die geschilderte Depression im Meatusdach im Zuge der allometrischen Verbreiterung der Schädelbasis und Verlängerung des knöchernen Gehörgangs abgeschwächt wird oder ganz verlorengeht.

### 3.1.2 Abgewandeltes Primitivstadium

Vertreter: *Potamotherium valletoni*, Untermiozän (Fig. 3); z. B. *Phoca*, rezent.

Die vom Squamosum gebildete laterale Hälfte des Recessus epitympanicus ist weit nach lateral eingegraben und bildet dadurch eine dorsal des Meatusdachs gelegene Aushöhlung. Das Gehörgangdach selbst zeigt keinerlei Vertiefung.

Dieser Mittelohrtyp lässt sich unmittelbar aus dem vorangehenden ableiten. Er kommt durch eine laterale Erweiterung des Recessus epitympanicus zustande und zeigt daher entfernte Ähnlichkeiten mit viverriden Varianten der Mittelohrausbildung (z. B. *Viverra*).

Ein entsprechender Typ findet sich beim Seehund, doch ist aufgrund der strukturellen Einfachheit dieses Merkmals und seines Auftretens auch ausserhalb der arctoiden Carnivoren eine phylogenetische Deutung nur bedingt möglich.

### 3.1.3 Procyonides Stadium

Vertreter: Rezente Procyoniden, z. B. *Bassariscus* (Fig. 7); Fossilformen, wie *Plesictis* (Fig. 6), *Broiliiana*, *Stromeriella* (DE BEAUMONT 1968, Fig. 1), *Zodiolestes* (Miozän Europas bzw. Nordamerikas).

Die Fossa suprameatale ist tief bis sehr tief in das Meatusdach eingegraben und dehnt sich z. T. weit nach caudal in den Processus posttympanicus des Mastoidfortsatzes aus. Ordnet man die rezenten Procyoniden nach der zunehmenden Ausprägung dieser Grube an, so erhält man die Reihe *Nasua*, *Potos*, *Procyon*, *Bassariscus*. Dabei ist zu betonen, dass die Ansatzlinie des Trommelfells auf dem Gehörgangdach in jedem Falle lateral der Fossa suprameatale verläuft und diese Grube somit im eigentlichen Sinn dem Mittelohrraum angehört. Entsprechendes ist daher auch für die Fossilformen des gleichen Typs anzunehmen.

Caudal des Recessus epitympanicus findet sich eine (bereits bei den oben beschriebenen Mittelohrtypen angedeutete) Grube, die den caudalen Fortsatz des Amboss (= Crus breve incudis) aufnimmt. Wie der Recessus epitympanicus, so liegt auch diese Grube auf der Sutur zwischen Petrosum und Squamosum. Die laterale

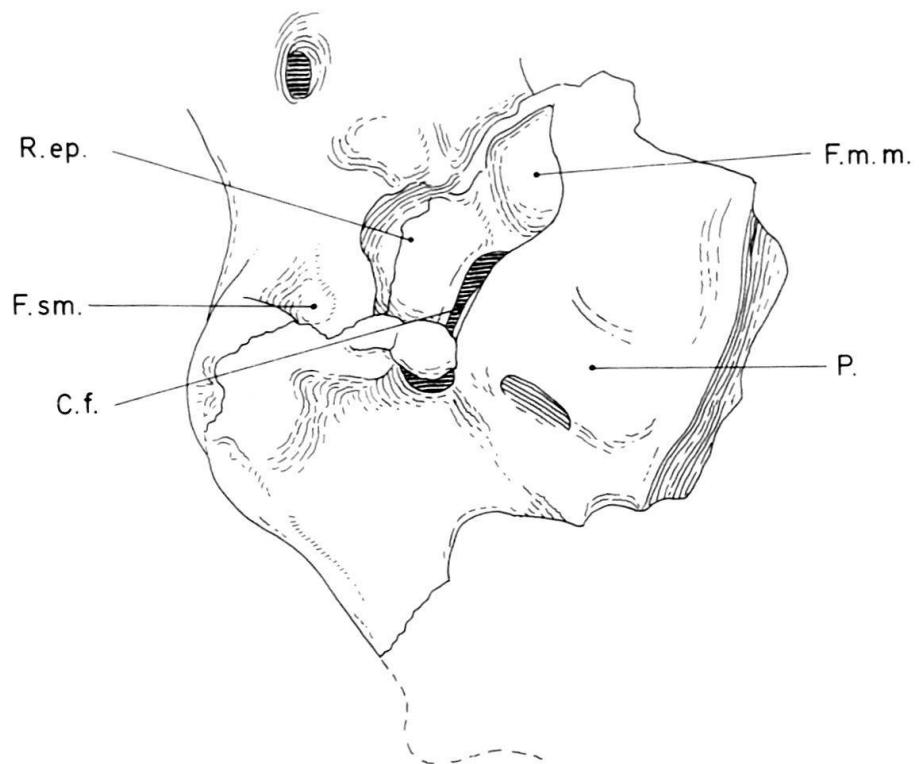


Fig. 2. Gehörregion von *Amphicyonodon leptorhynchus*, Mitteloligozän von Fonbonne I, Quercy. Slg. Universität Utrecht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

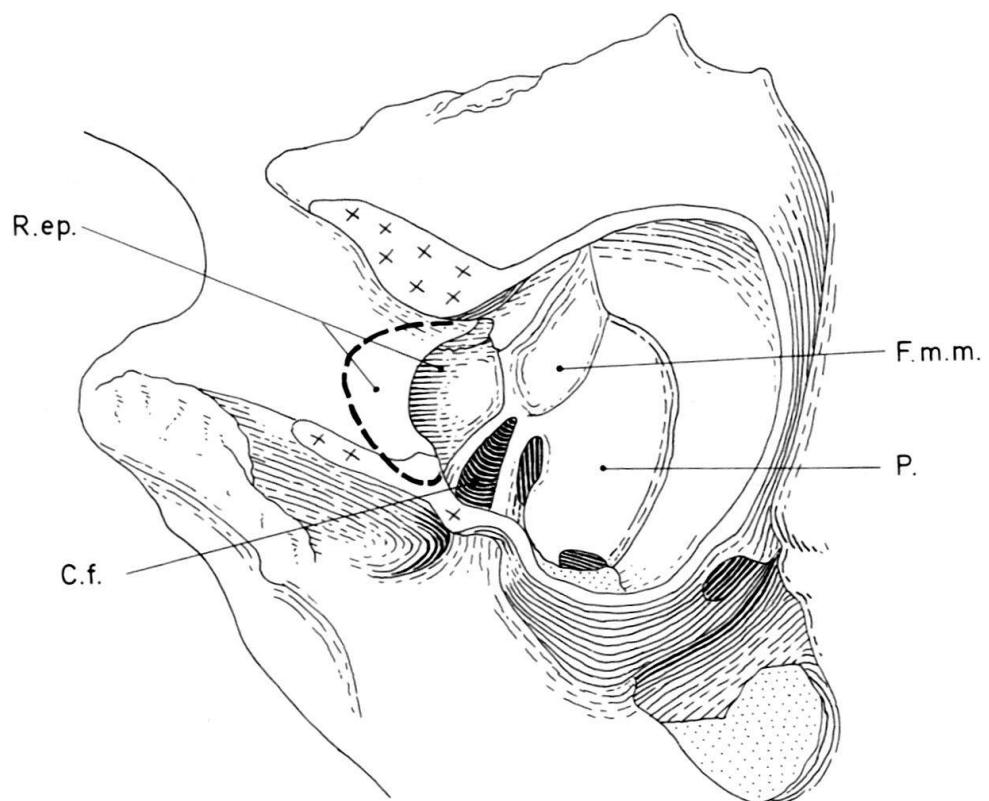


Fig. 3. Gehörregion von *Potamotherium valetoni*, Untermiozän von St-Gérand-le-Puy, Slg. München, Nr. 1885-I-13. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.



Fig. 4. Gehörregion von *Musteloidarum* n.gen. n.sp., Oberoligozän von Gaimersheim, Slg. München, Nr. 1952-II-5. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

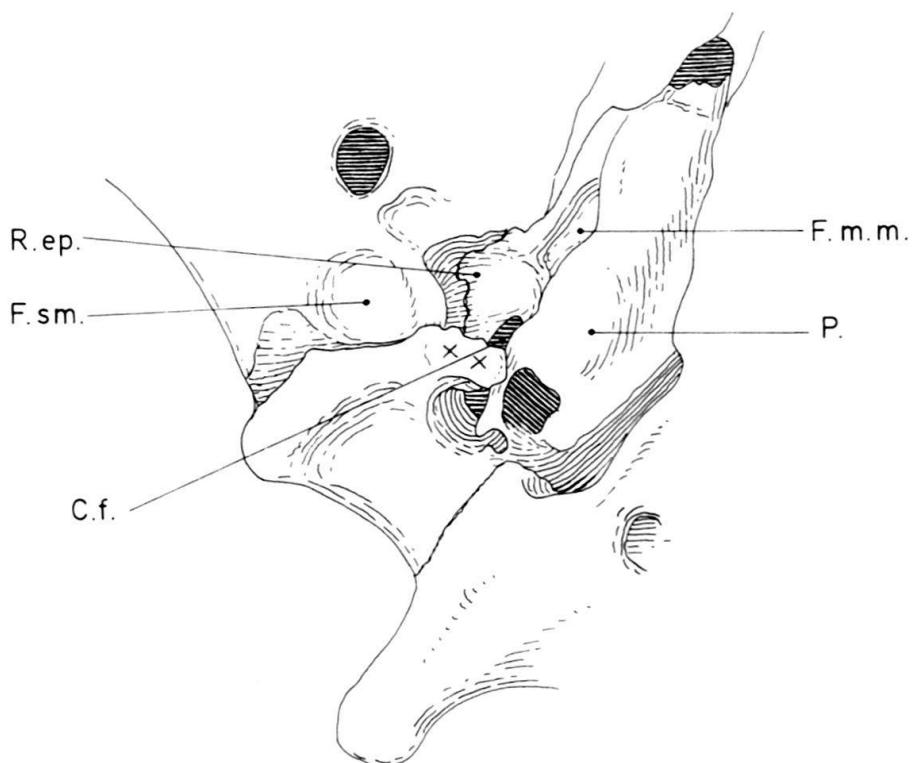


Fig. 5. Gehörregion von *Ailurus fulgens*, rezent. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

Begrenzungsleiste der beiden Gruben ist identisch mit dem medialen Rand der Fossa suprameatale (Fig. 20).

### 3.1.4 Mustelide Stadien

#### a) Frühstadium

Vertreter: *Paragale*, *Plesiogale* (frühes Untermiozän Europas), (Fig. 8, 10, 11). *Leptarctus* (Mittel-  
miozän von Eurasien, vgl. QIU ZHANGXIANG & SCHMIDT-KITTLER, im Druck).

Die Fossa suprameatale hat sich bei *Paragale* auf den medialen, unmittelbar dem Recessus epitympanicus benachbarten Abschnitt des Meatusdachs zurückgezogen. Die dem procyoniden Typ entsprechende Aushöhlung des Processus posttympanicus ist ebenfalls auf den medialen Teil beschränkt. Sie dringt zunächst nach caudal ein, erweitert sich dann aber ein wenig nach lateral (Fig. 10).

Bei *Plesiogale* ist dieselbe Verlagerung der Fossa suprameatale anzutreffen, doch hat sie sich noch mehr in den Processus posttympanicus des Mastoids ausgedehnt und nach lateral erweitert (Fig. 8, 11). Dass es sich hierbei wirklich um eine nach ventral verdeckte Kaverne handelt, die ganz im Processus posttympanicus liegt, zeigt ein Vergleich der rechten mit der unbeschädigten linken Gehörregion des Typusschädels.

Beide Gattungen stimmen darin überein, dass die Suprimatealgrube nicht nur nach medial, d.h. in Richtung des Promontoriums, offen ist, sondern auch nach vorn. Außerdem trifft der laterale Rand des Kavernenausgangs nicht die Begrenzungskante zwischen Meatus und dem Recessus epitympanicus, sondern liegt lateral davon.

Ungeachtet des zeitlich späteren Auftretens, zeigt auch *Leptarctus nemeinguensis* eine mit *Paragale* vergleichbare, nach ventral und anterior nicht ganz abgeschlos-

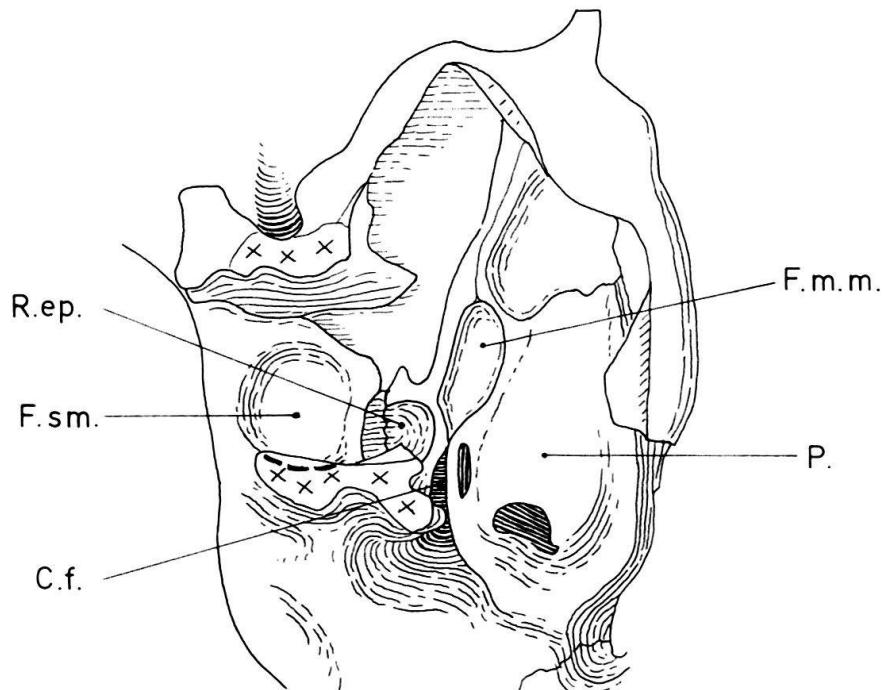


Fig. 6. Gehörregion von *Plesictis genetoides*, Untermiozän von Peublanc, Amer. Mus. New York, Nr. 11001. Ca. × 6. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

sene Suprameatalkaverne. Diese ist jedoch sehr klein (vgl. QIU ZHANGXIANG & SCHMIDT-KITTNER, im Druck).

### b) Hauptstadium

Vertreter: z. B. *Mustela* (Fig. 13), *Vormela* (Fig. 14), *Martes martes* (Fig. 15), *Gulo*, *Helictis* (Fig. 12).

Die Fossa suprameatale hat sich ganz in den Processus posttympanicus des Mastoids zurückgezogen und ist nur mehr nach medial, d.h. in Richtung Promontorium, offen. Das geschah dadurch, dass der Lateralrand der Suprameatalkaverne nach medial gezogen und diese Höhlung dadurch nach vorn abgeschottet wurde. Ihre Homologie mit der am gleichen Platz auftretenden Kaverne bei *Plesiogale* und *Paragale* lässt sich dabei Schritt für Schritt nachweisen: Ein Vergleich dieser Gattungen mit *Mustela*, *Vormela* oder *Gulo* zeigt nämlich, dass der ehemalige Lateralrand der Kaverne zu ihrem Ventralrand geworden ist und nun den neuen (sekundären) Innenrand des Meatus bildet. Die vormalige Innenkante der Kaverne kommt durch diese Umgestaltung dorsal zu liegen, lässt sich aber als solche immer noch eindeutig ansprechen, da sie nach wie vor die laterale Begrenzungsleiste zum Recessus epitympanicus sowie zur Grube des Crus breve incudis bildet (vgl. schematische Darstellung in Fig. 20). Der Recessus epitympanicus hat sich gleichzeitig vergrössert und im Zuge dieser Erweiterung unmittelbar dorsal der Suprameatalkaverne eingegraben. Damit hat sich die ehemals vertikal orientierte Begrenzungswand zwischen dem Recessus epitympanicus und der Suprameatalgrube in ein horizontales Knochenseptum umgewandelt, und die vormalige Suprameatalfossa selbst bildet nun bei *Mustela*, *Vormela*, *Gulo* so etwas wie ein «Zwischenfach» dorsal des Gehörgangs und ventral des Recessus epitympanicus. Beim Aufpräparieren der Bulla tympanica ist die ehemalige Fossa suprimeatale damit in ventraler Ansicht

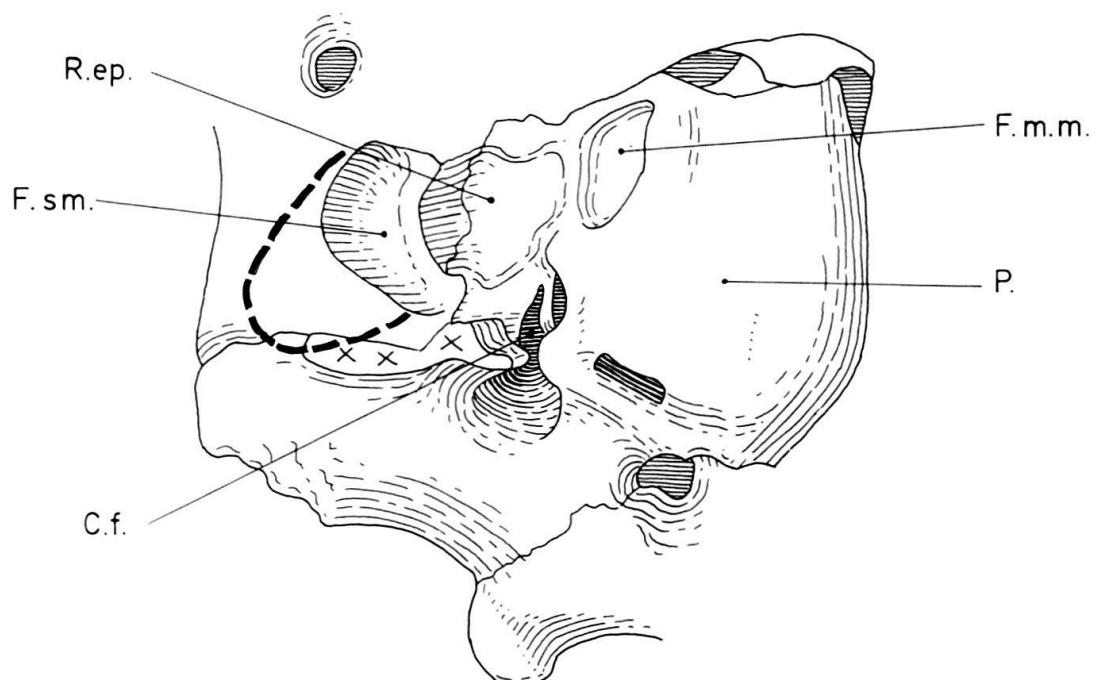


Fig. 7. Gehörregion von *Bassariscus astutus*, rezent. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

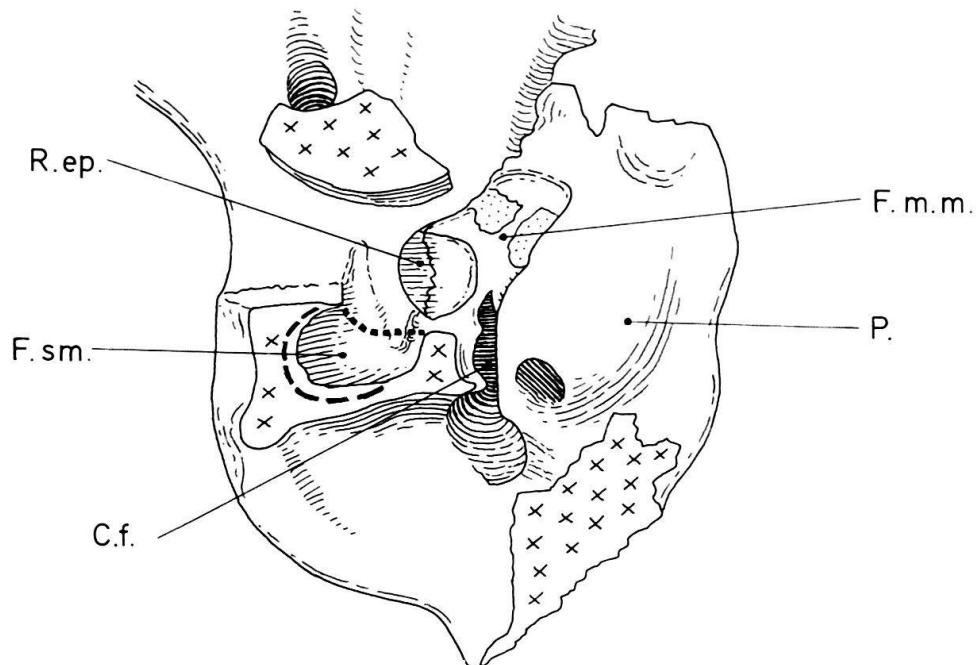


Fig. 8. Gehörregion von *Plesiopterus angustidens*, Untermiozän von Montaigu-le-Blin, Slg. Basel, Nr. S.G. 2894. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

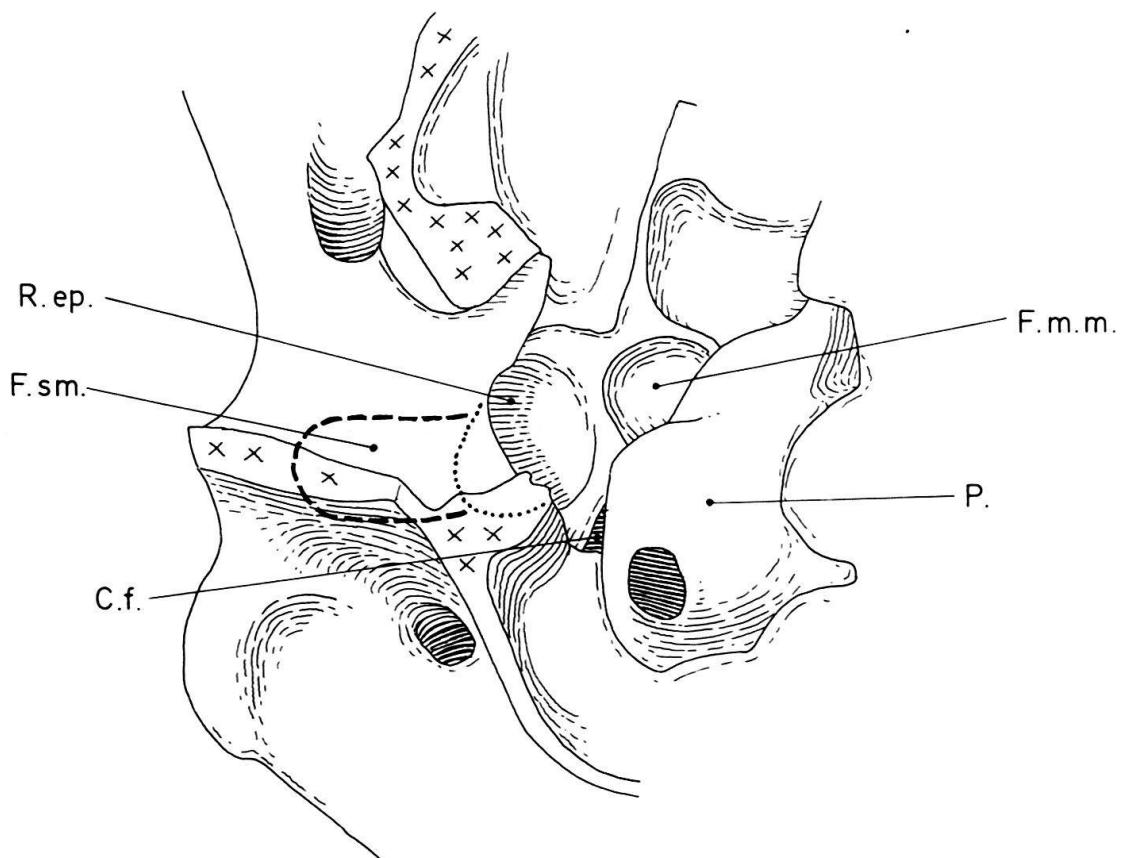


Fig. 9. Gehörregion von *Martes martes*, rezent. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

nicht mehr beobachtbar, sondern nur mehr von medioventral bis medial. Eine gewisse Ausnahme hiervon bildet *Vormela*, bei welchem der sekundär gebildete Meatusinnenrand noch nicht vollständig ausgebildet ist und einen tiefen Einschnitt aufweist (Fig. 14).

Während die Suprateveralkaverne bei *Vormela* und *Mustela* dorsoventral stark zusammengedrückt ist, nimmt sie bei *Helictis* (= *Melogale*), ähnlich *Plesiogale*, einen relativ grossen Raum ein.

### c) Frühes Reduktionsstadium

Vertreter: z. B. *Martes foina*, rezent; *Plesiogulo*, Obermiozän (Turol) von Shansi, China (IVPP Peking, RV45001); *Mellivora*, *Arctonyx* (Fig. 17), *Lutra* (Fig. 18), *Pteronura*, sämtlich rezent.

Das horizontale Knochenseptum zwischen dem erweiterten Recessus epitypanicus und der ventral davon gelegenen, dorsoventral eingeengten Suprateveralkaverne wird zunehmend reduziert, d.h. verkürzt, und kann z. B. bei *Martes foina*, *Lutra* und *Pteronura* nur mehr als Relikt nachgewiesen werden. Dieses knöcherne Septum hat aber noch die gleiche räumliche Lage und direkte Verbindung zur Grube des Crus breve incudis wie bei dem zuvor behandelten musteliden Untertyp b. Bei *Martes*, und zwar besonders deutlich bei *Martes foina*, ist der Recessus epitypanicus in sich noch einmal zweigeteilt. Dies ist auf den Umstand zurückzuführen, dass der vom Squamosum gebildete, laterale Anteil des Recessus epitypanicus an der Grenze zum Petrosum eine steil aufgestellte Schuppe bildet (Fig. 14–16). Die Zweiteilung des Recessus epitypanicus hat LAVOCAT (1952, Abb. 1) dazu geführt, die laterale Hälfte irrtümlich mit der Fossa suprateverale der Procyoniden zu homologisieren (vgl. S. 758).

### d) Terminales Reduktionsstadium

Vertreter: z. B. *Parataxidea crassa* (Obermiozän [Turol] von Shansi, China); *Meles*, rezent (Fig. 18).

Das horizontale Knochenseptum, welches ursprünglich den Recessus epitypanicus von der umgewandelten Suprateveralgrube trennte, ist völlig zurückgebildet und damit der letzte Rest der Suprateveralfossa endgültig in dem stark erweiterten Recessus epitypanicus aufgegangen. Die Umgrenzungskanten der Fossa crus breve incudis sind in entsprechender Weise wie bei Stadium c ausgebildet. Die schuppenartige Aufrichtung des Squamosum-Innenrands auf dem Grunde des Recessus epitypanicums findet sich bei *Meles* und *Parataxidea* in völliger Übereinstimmung mit *Martes*.

#### 3.1.5 Der mephitine Mittelohrtyp

Vertreter: *Conepatus*, *Spilogale*, *Mydaus* (inklusive *Suillotaxus*), *Mephitis* (Fig. 19).

Innerhalb der Mephitinae findet sich anstelle des Recessus epitypanicus, d.h. zwischen dem an das Promontorium angeschweissen knöchernen Facialiskanal und dem Meatusdach, ein Fenster, das die Verbindung des primären Mittelohrraums mit einer ausgedehnten Kaverne herstellt. Diese höhlt den gesamten posterolateralen Teil des Squamosums sowie den lateralen Abschnitt des Petrosums aus. Höchst-

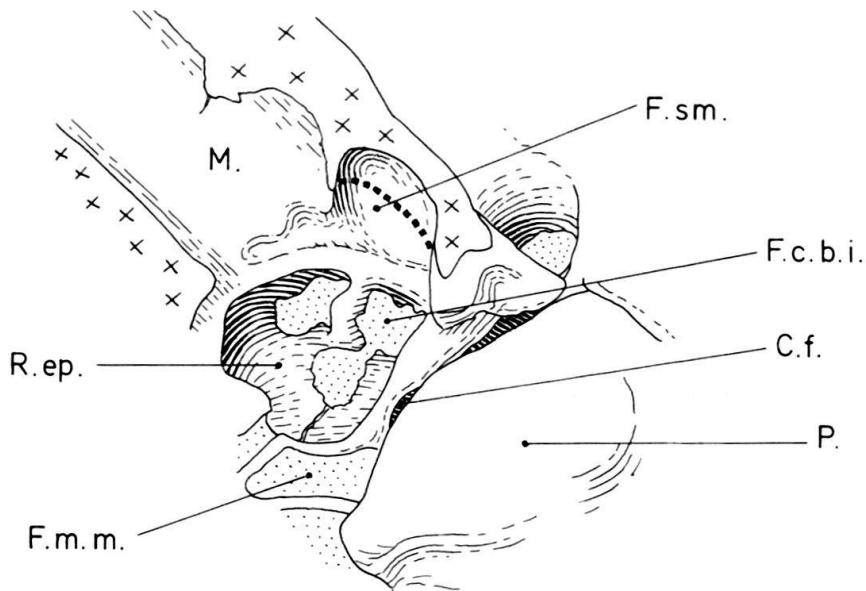


Fig. 10. Mittelohr von *Paragale härzeleri*, Untermiozän von Montaigu-le-Blin, Basel, Nr. Ph 3638. medioventrale Ansicht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

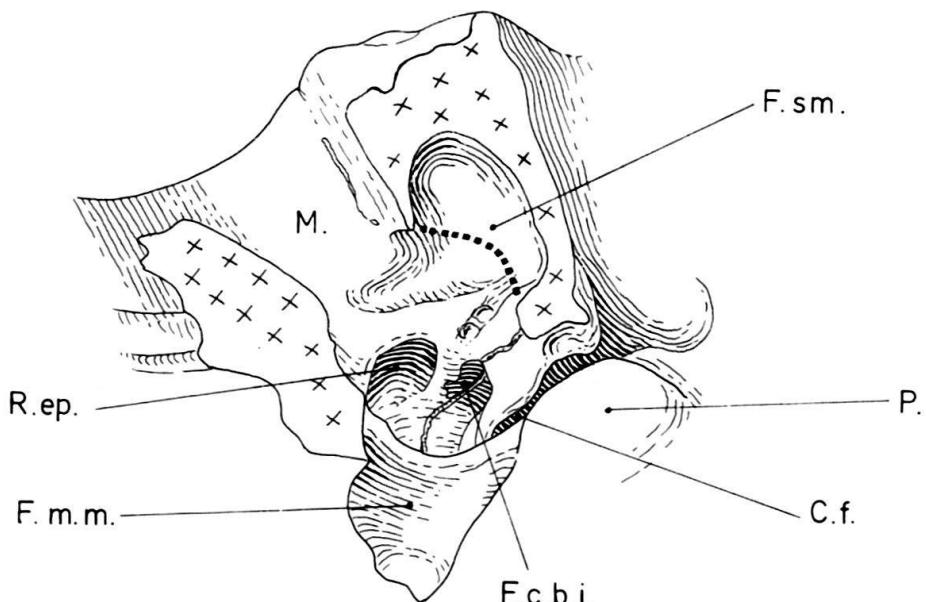


Fig. 11. Mittelohr von *Plesiogale angustidens*, Untermiozän von Montaigu-le-Blin, Basel, Nr. S.G. 2894. medioventrale Ansicht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

wahrscheinlich ist die Höhle durch eine exzessive Vergrösserung des Recessus epitympanicus entstanden, und es lässt sich annehmen, dass durch diesen Prozess auch die etwa bei früheren phylogenetischen Stadien noch vorhandene Fossa suprameatale mit aufgelöst wurde.

Die bereits von PETTER (1971, S. 590) geäusserte Vermutung, dass *Mydaus javanensis* näher mit den Mephitiniden als mit den Melinen verwandt sei, lässt sich auf der Basis der Mittelohrvergleiche unterstützen. Bereits POCOCK (1921b, S. 486) hat Entsprechungen zwischen *Mydaus* und den mephitiniden Gattungen festgestellt und daraus auf engste Verwandtschaft geschlossen.

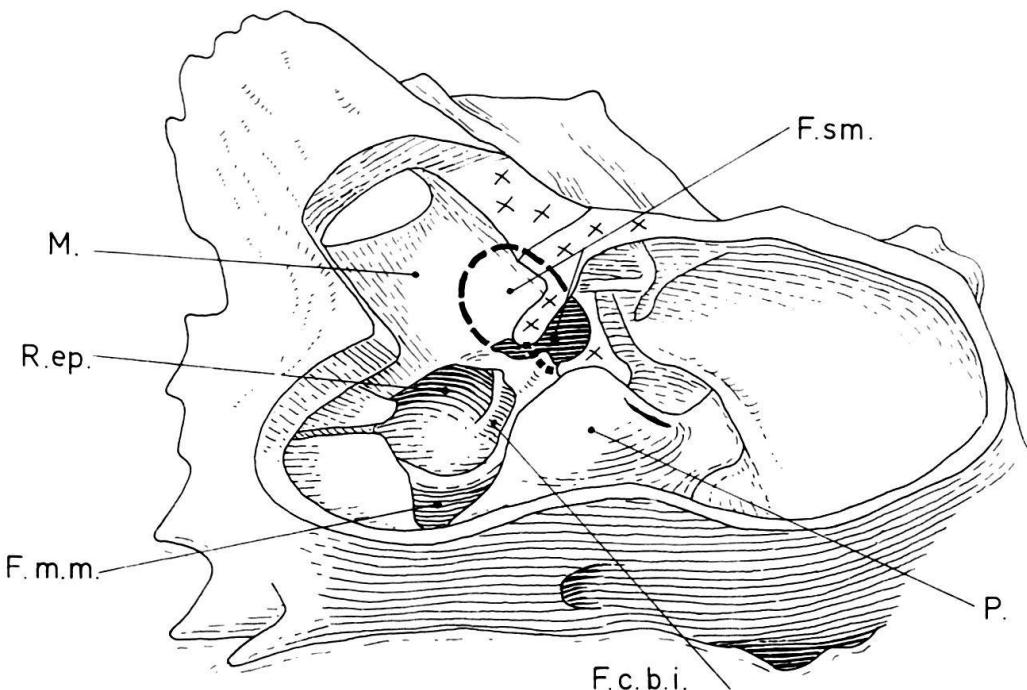


Fig. 12. Mittelohr von *Helictis mochata*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

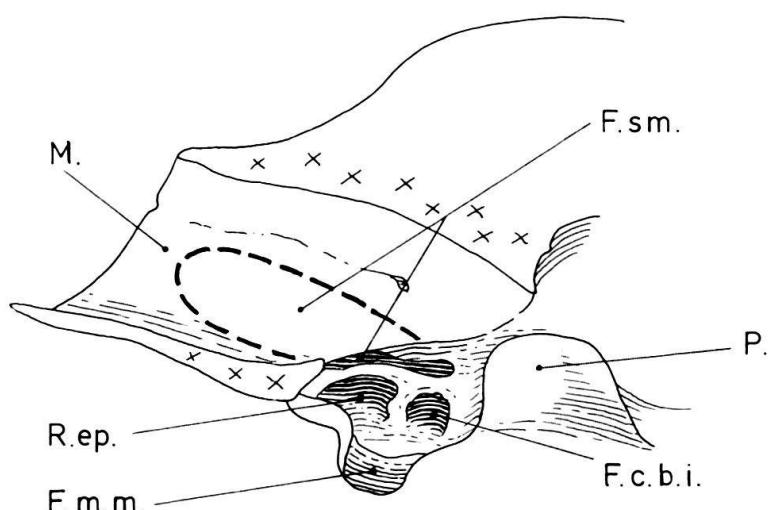


Fig. 13. Mittelohr von *Mustela putorius*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

### 3.1.6 Folgerungen

Der Typ des Mittelohrs, der nur durch eine schwache Depression im Dach und vor allem in der Hinterwand des Meatus ausgezeichnet ist, wie er bei oligozänen ursiden und musteloiden Fossilformen sowie bei rezenten juvenilen Ursiden und weiter bei *Ailurus* vorkommt, entspricht dem primitiven Ausgangstyp der arctoiden Raubtiere insgesamt (primitiv-arctoider = amphictider Typ). *Potamotherium* ist aus diesem Primitivstadium durch Verlust der Einsenkung im Gehörgangdach und laterale Ausdehnung des Recessus epitympanicus hervorgegangen. Eine ähnliche

Entwicklung findet sich z. B. bei *Phoca*, doch ist die Struktur aufgrund ihrer Einfachheit für sich genommen nicht ausreichend, um engere Beziehungen zwischen *Potamotherium* und den Phociden zu belegen (vgl. S. 759).

Das Mittelohr der procyoniden Raubtiere leitet sich von dem ursprünglichen, amphictiden Stadium durch die Vertiefung der eigentlichen Fossa suprameatale ab. Eine Mehrfachentstehung der procyoniden Struktur ist nicht auszuschliessen. Indirekte Hinweise hierfür liefern Merkmalsentwicklungen im Gebiss (vgl. S. 787). Insbesondere ist der Unterschied zwischen dem amphictiden und dem procyoniden Typ nicht prinzipieller, sondern gradueller Natur (mit z. B. *Nasua* als morphologischer Übergangsform).

Aus einem frühen procyoniden Stadium hat sich der mustelide Typ des Mittelohrs entwickelt. Dies geschah dadurch, dass der im Dach des Gehörgangs befindliche Teil der Suprameatalgrube zugunsten des in der Hinterwand gelegenen Anteils zurückgebildet wurde und der letztere sich im Processus posttympanicus des Masoidfortsatzes ausdehnte. Gleichzeitig wurde die laterale Begrenzungskante der Fossa suprimeatale wie eine Trennwand nach medial vorgezogen, so dass die Fossa schliesslich nur mehr zum Promontorium hin geöffnet war. Eine Mehrfachentwicklung genau derselben Struktur ist aufgrund der relativen Kompliziertheit des Umwandlungsvorgangs wenig wahrscheinlich. Es handelt sich damit um eine Spezialhomologie von vergleichsweise hohem Aussagewert.

Der Mittelohrtyp der Mephitinen geht vermutlich auf den mustelinen zurück, hat sich aber durch die starke Ausdehnung des Recessus epitympanicus sekundär wieder vereinfacht.

Innerhalb der Musteliden lässt sich somit eine Zweiteilung erkennen: Eine erste, sehr umfangreiche Gattungsgruppe weist die musteline Mittelohrausbildung oder eine von dieser direkt ableitbare Struktur auf. Hierzu gehören alle bisher als Mustelinae klassifizierten Formen, ausserdem ein Teil der «Melinae» (nämlich *Meles* selbst sowie *Arctonyx*) und ferner zumindest ein Teil, wahrscheinlich aber alle aquatisch spezialisierten Musteliden (z. B. *Lutra*, *Pteronura*). Auch *Mellivora* und

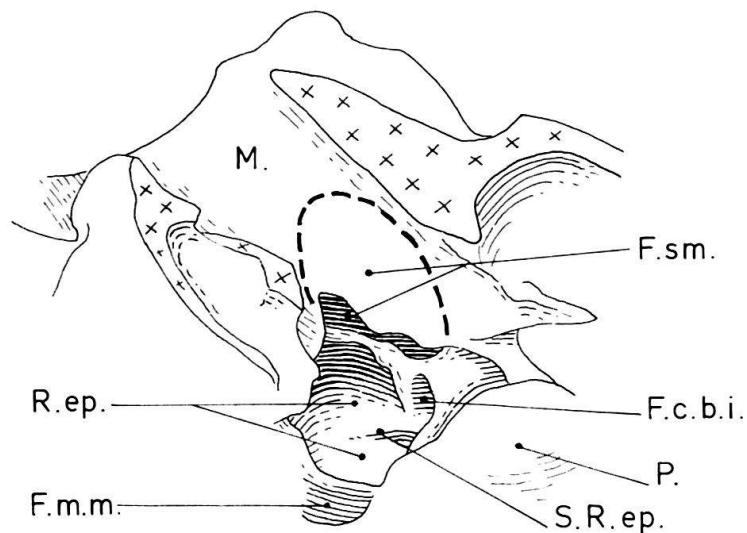


Fig. 14. Mittelohr von *Vormela peregusna*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

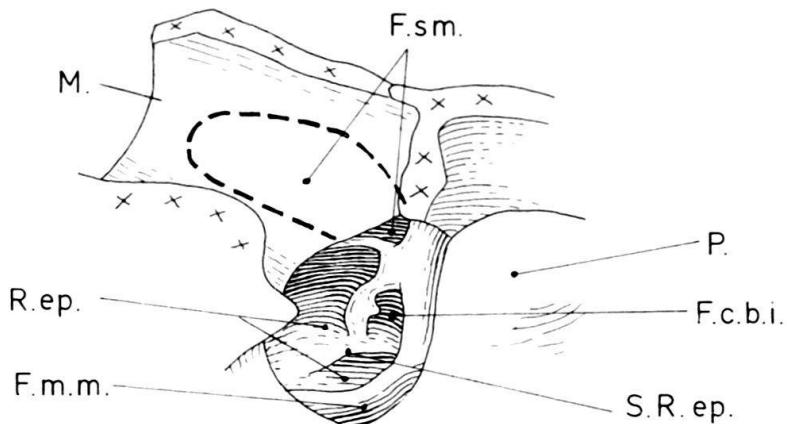


Fig. 15. Mittelohr von *Martes martes*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

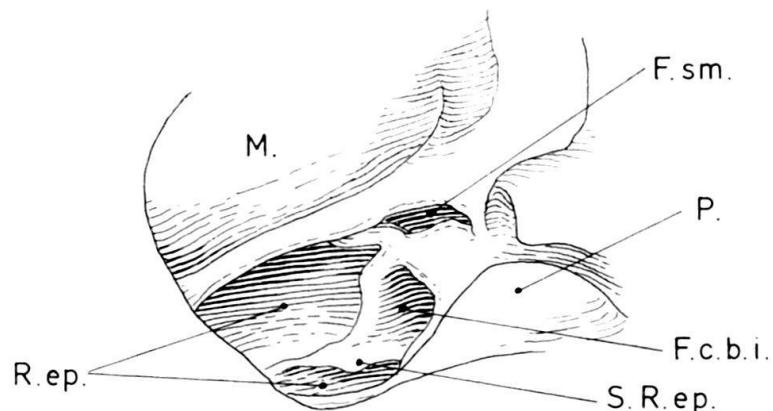


Fig. 16. Mittelohr von *Arctonyx collaris*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

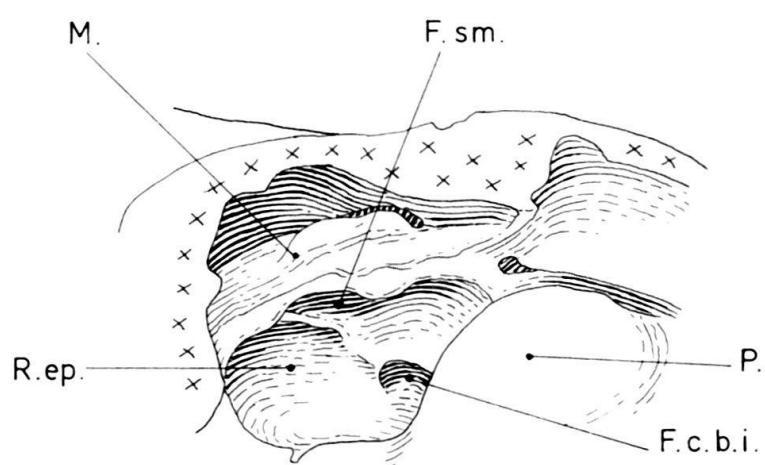


Fig. 17. Mittelohr von *Lutra provocax*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

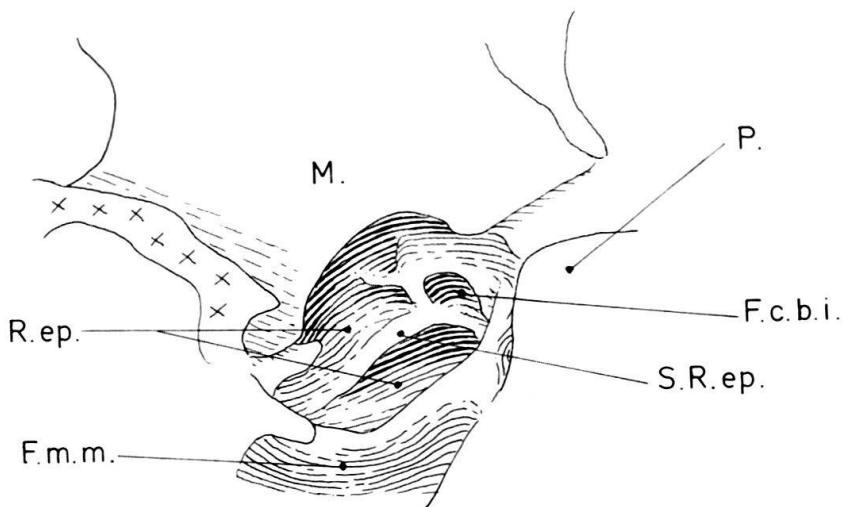


Fig. 18. Mittelohr von *Meles meles*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

*Helictis* gehören in diesen Verwandtschaftskreis. Nach neuen Untersuchungen sind auch die Leptarctinae diesem Typ zuzuordnen (vgl. QIU ZHANXIANG & SCHMIDT-KITTNER, im Druck).

Eine zweite Gattungsgruppe wird durch das Sondermerkmal des mephitinen Mittelohrs charakterisiert. Sie wird von *Mephitis*, *Conepatus*, *Spilogale* und *Mydaus* (inkl. *Suillotaxus*) gebildet. Weitere, vervollständigende Untersuchungen müssen folgen (etwa bezüglich der bisher noch nicht betrachteten Gattung *Taxidea* und verschiedener aquatischer Genera), doch scheint sich bereits eine Untergliederung der Musteliden in zwei basale Untereinheiten abzuzeichnen (vgl. Punkt 5.2, S. 794f.).

Nachfolgend sind die in den Figuren 2–20 verwendeten Abkürzungen zur Morphologie der Gehörregion erklärt:

- M. = Meatus auditivus externus
- F.sm. = Fossa suprameatale
- R.ep. = Recessus epitympanicus
- S.R.ep. = Septum im Recessus epitympanicus
- F.c.b.i. = Fossa des crus breve incudis
- F.m.m. = Fossa muscularis major
- P = Promontorium
- c.f. = Canalis facialis

### 3.2 Gebiss

Die rezenten Musteliden zeichnen sich gegenüber allen heute lebenden Procyoniden durch den Verlust des oberen zweiten Molaren ( $M^2$ ) und die Einwurzeligkeit des unteren zweiten Backenzahns ( $M_2$ ) aus. Bereits die ältesten bisher bekannten echten Musteliden *Paragale* und *Plesiogale* weisen einen mustelinen Gebissotyp auf, dessen besonderes Merkmal in einem verschmälerten und querverlängerten  $M^1$  besteht (vgl. Abb. in PETTER 1967, DE BEAUMONT 1968). Betrachtet man jedoch weitere Fossilformen des Miozäns, so fällt auf, dass es auch innerhalb der Gattun-

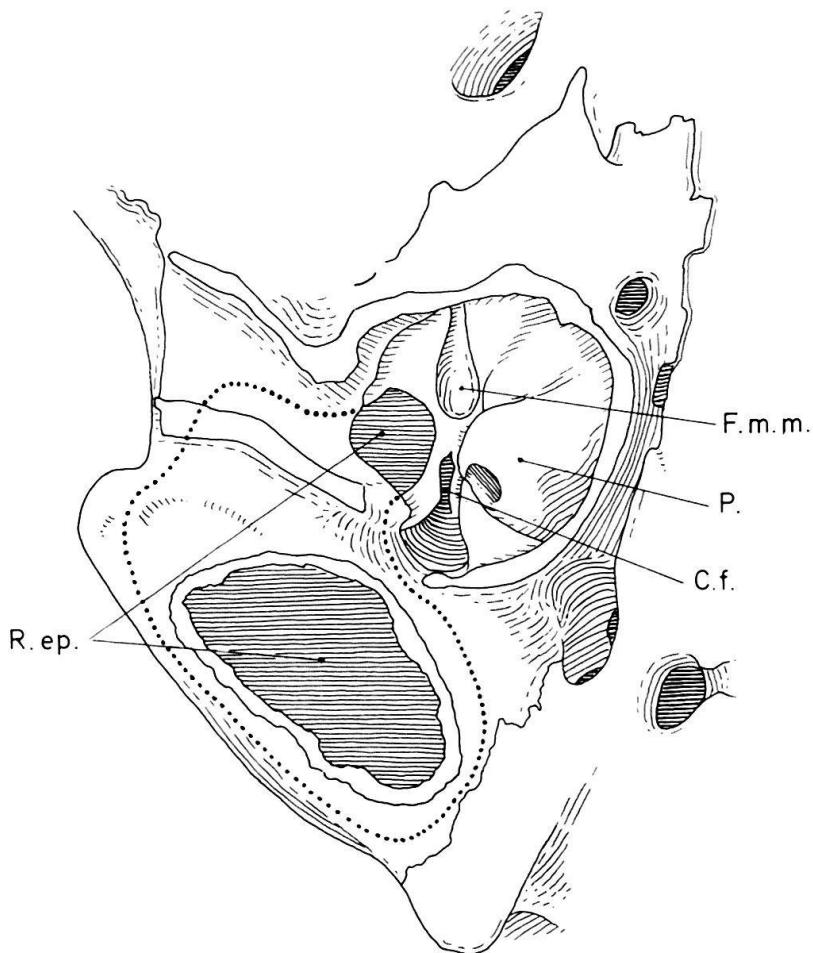


Fig. 19. Gehörregion von *Mephitis mephitis*, rezent. Ca.  $\times 6$ . Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

gen mit procyonider Mittelohrausbildung solche gibt, die in der Zahnformel und Einwurzeligkeit des  $M_2$  den Musteliden gleichen (z.B. *Plesictis*). Andererseits existieren miozäne Fossilformen mit typisch mustelid entwickelter Gehörregion, die noch einen zweiwurzeligen  $M_2$  besitzen. Dies gilt für die Leptarctinae, deren erste Vorläufer sich innerhalb der echten Musteliden bereits zu einer Zeit (wahrscheinlich Oligozän) verselbständigt haben müssen, als das ansonsten typische Sondermerkmal des einwurzeligen  $M_2$  noch nicht realisiert war. Somit ist die Spezialisierung der Molarenregion für sich genommen kein sicheres Mittel, um auch alle Fossilvertreter eindeutig zuordnen zu können. Ein weiteres Sondermerkmal, das alle rezenten Musteliden und (nahezu) alle echten musteliden Fossilformen besitzen, findet sich im oberen Reisszahn ( $P^4$ ). Aber auch in dieser Hinsicht nimmt die *Leptarctus*-Gruppe eine gewisse Sonderstellung ein.

### 3.2.1 Der mustelide Typ des oberen Reisszahns ( $P^4$ )

Bereits WORTMANN (zitiert in MATTHEW 1924, S. 143) hat darauf hingewiesen, dass der obere Reisszahn der rezenten Musteliden gegenüber allen übrigen fissiopen Carnivoren durch den Verlust der Einkerbung in der Schneide zwischen Paracon und Metastyl (bzw. Metacon; dies ist eine Frage der Terminologie) auffällt.

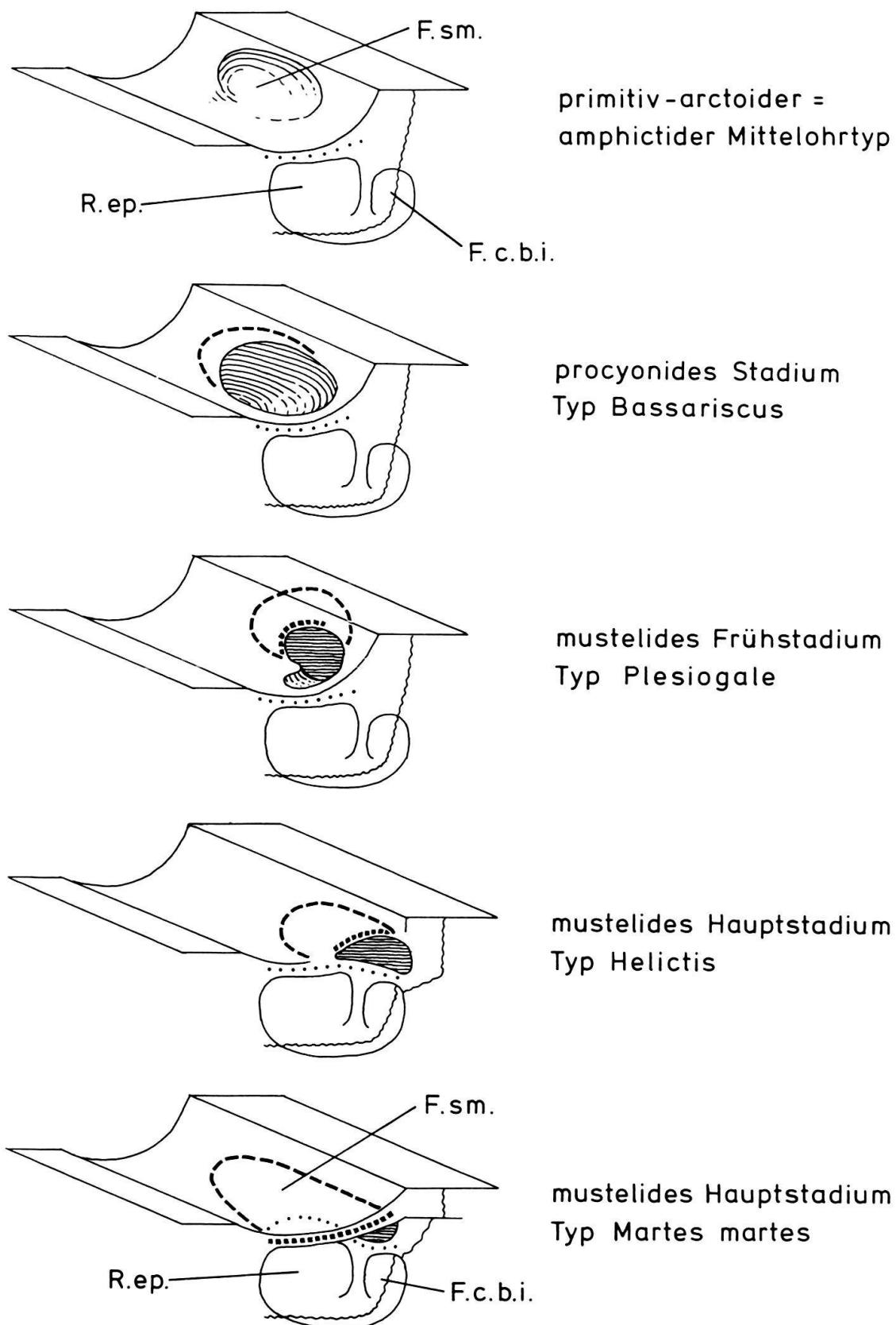


Fig. 20. Phylogenetische Entwicklung der Mittelohrstruktur innerhalb der Musteloidea; Umwandlung der Fossa suprarectale zu einer verdeckten Kaverne, schematisch; Ansicht jeweils von medioventral. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, dass der  $P^4$  der Musteliden aus dem ursprünglichen Reisszahntyp der Carnivoren nicht durch Neubildung von Elementen, sondern durch Reduktion hervorgegangen ist: Bei dem primitiven Typ des Carnivoren- $P^4$  wird der Einschnitt zwischen Paracon und Metastylschneide dadurch hervorgerufen, dass sich unmittelbar hinter der Kerbe eine Anschwellung der Metastylklinge befindet. Diese ist von dem ebenfalls verstärkten Hinterende des Metastyls durch eine flache Depression auf der Buccalwand getrennt. Die Anschwellung führt insbesondere zu einer räumlichen Einengung der Paracon-Hinterseite und damit zur Entwicklung des besagten Einschnittes.

Der Musteliden- $P^4$  ist nun durch den völligen Verlust dieser Anschwellung charakterisiert. Es resultiert daraus ein kontinuierlicher Übergang der Paracon-Hinterkante in die Metastyl-Schneide. Als weitere Folge davon wird der Querschnitt der Schneide im Bereich der ehemaligen Anschwellung, also etwa in der Mitte zwischen Paracon und Metastyl, deutlich verringert.

Die ungeteilte Schneide des Oberkieferreisszahns ist ein Merkmal, das keinerlei Entsprechung im Unterkiefergebiss, etwa in dem Verlust der Kerbe im Trigonid des  $M_1$  zwischen Protoconid und Paraconid, hat. Auch im oberen Reisszahn des Milchgebisses ist die Kerbe erhalten.

Die stratigraphisch ältesten Gattungen mit dem typischen  $P^4$  sind *Paragale* und *Plesiogale* aus dem Aquitan. *Martes laevidens* aus dem Altburdigal von Wintershof-West zeigt ebenfalls den typischen Musteliden- $P^4$ , doch ist eine Reminiszenz der ehemaligen Kerbe noch in der Unterbrechung der Usur auf der Lingualfläche der Schneide erkennbar (Fig. 21, 22).

Umgekehrt scheint aber dieses Merkmal nicht ohne Ausnahmen allen musteliden Fossilformen zuzukommen. So findet sich innerhalb des Genus *Leptarctus* und

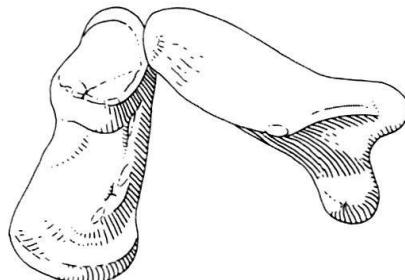


Fig. 21. *Martes laevidens* DEHM, Burdigal von Wintershof-West,  $P^4$ - $M^1$  dex von occlusal, Slg. München, Nr. 1937-II-13372.  $\times 5$ .

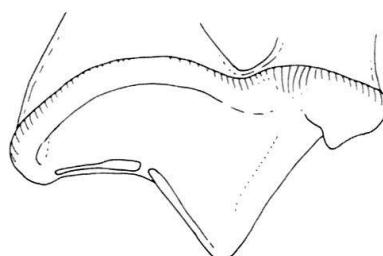


Fig. 22. *Martes laevidens* DEHM, Burdigal von Wintershof-West.  $P^4$  sin von lingual, Slg. München, Nr. 1937-II-13722.  $\times 6$ .

der verwandten Formen *Hypsoparia* und *Craterogale* der Verlust der  $P^4$ -Kerbe nur zum Teil völlig verwirklicht, im übrigen aber lediglich eine Tendenz dazu (vgl. dazu auch MATTHEW 1924, S. 142). Die miozäne Gattung *Trocharion*, die sich gebissmorphologisch und auch verwandtschaftlich sicher eng an die genannten Formen anschliesst (vgl. S. 782), verhält sich in diesem Merkmal sogar ganz wie die Vertreter der musteliden Stammgruppe. Offensichtlich ist der Verlust der  $P^4$ -Kerbe etwas später entstanden als der mustelide Mittelohr-Typ, so dass basale Musteliden mit konservativem  $P^4$  tatsächlich existiert haben.

#### 4. Die zwei Entfaltungsphasen in der Geschichte der Musteloidea

Ungeachtet der vielen Parallelentwicklungen, die in den Gebissmerkmalen und im Schädel auftreten und die in den folgenden Kapiteln näher beschrieben werden sollen, lassen sich innerhalb der Musteloidea anhand der oben charakterisierten Sondermerkmale zwei zeitlich aufeinanderfolgende radiative Phasen unterscheiden. Die erste, im Oligozän beginnende Radiation führt zur Entfaltung der primitiven Musteloidea. Eine zweite Radiation im Mittelmiozän bringt die Gruppe der Mustelidae im engeren Sinne hervor.

##### 4.0.1 Erste Radiation: Die «mustelide Stammgruppe» mit Einschluss der rezenten Procyoniden

Die primitiven Musteloidea, die man auch als Stammgruppe der Musteliden bezeichnen kann, sind nach der mitteloligozänen Einwanderungswelle der «Grande Coupure» mit primitiven Formen (*Amphictis*, *Mustelictis*, *Musteloidarum* n. gen. n. sp.) in Europa erstmals vertreten und erreichten im älteren Mittelmiozän ihren grössten Formenreichtum. Sie hatten zum Teil sehr weitreichende Spezialisierungen in hypercarnivorer (*Plesictis*), aber auch in omnivorer Richtung (*Stromeriella*, *Broiliiana*) entwickelt. Nur wenige omnivor bis herbivor spezialisierte Linien haben die Jetzzeit erreicht und treten uns heute in den neuweltlichen Procyoniden und in *Ailurus fulgens* als einem Bewohner eines südostasiatischen Reliktareals gegenüber. Die hier als mustelide Stammgruppe bezeichneten Formen besitzen keine allen gemeinsamen Spezialhomologien, die über die Unterscheidungskriterien gegenüber den Ursiden und ihren oligozänen Vorläufern (Verlust des  $M_3$ ) hinausgingen. So treten z. B. in der Mittelohrregion dieser Formen alle erdenklichen Übergangstypen zwischen dem amphictiden und dem procyoniden Evolutionsstadium auf. Wie auf Seite 783 ausgeführt wird, hat die Zuordnung der Procyoniden zur Gruppe der primitiven Musteloidea, aus welcher später die echten Musteliden hervorgingen, systematische Konsequenzen, da die Procyoniden hiermit keine holophyletische Gruppe bilden.

##### 4.0.2 Zweite Radiation: Die Musteliden sensu stricto

Gegenüber der musteliden Stammgruppe unterscheiden sich die echten Musteliden durch den auf Seite 762f. beschriebenen Typ des Mittelohrs bzw. seine weiteren Spezialisierungen und im oberen Reisszahn durch den Verlust der Kerbe zwischen

der Paraconschneide und der Metastylschneide. Diese beiden, hier als Spezialhomologien aufgefassten, voneinander unabhängigen Merkmale stützen sich gegenseitig. So werden das Mittelohr von *Meles* und den Mephitinae als abgeleitete Varianten des mustelinen Stadiums angesehen, da diese Gattungen im  $P^4$  den übrigen Musteliden gleichen. Die Problematik der weiterentwickelten mustelinen Mittelohrstruktur betrifft übrigens nur die rezenten Formen, nicht aber die Unterscheidung fossiler echter Musteliden gegenüber den Vertretern der Stammgruppe.

Ein grosser Teil der bisher allgemein den Mustelidae zugeordneten fossilen Gattungen scheidet damit aufgrund der genannten Merkmale aus dieser Familie aus. Dies gilt z. B. für alle bisher bekannten oligozänen Fossilformen und für die Genera des Untermiozäns mit Ausnahme von *Paragale* und *Plesiogale* (vgl. Klassifikation auf S. 798).

#### 4.1 *Die Radiation der musteliden Stammgruppe*

##### 4.1.1 Europa

###### 4.1.1.1 *Formen mit amphictidem Mittelohr (= Amphictis-Mustelictis-Formenkreis)*

Diese Gruppe umfasst die primitivsten Vertreter der Musteloidea. Sie stimmen in dem Besitz einer amphictiden Mittelohrregion überein und weisen ausserdem noch einen Alisphenoidkanal auf jeder Schädelseite auf. Die Hinteröffnung des Carotiskanals liegt unmittelbar vor dem Foramen jugulare. Im Gebiss entspricht der  $M^1$  dem primitivsten bei den Musteloidea überhaupt anzutreffenden Typ. Das heisst, die Trigonom-Hinterkante sowie ein Metaconulus sind häufig noch ausgebildet. Der  $M^2$  ist drei- bis zweiwurzelig. Der untere Reisszahn ( $M_1$ ) zeichnet sich ebenfalls durch besonders ursprüngliche Merkmale aus: Das Trigonid ist relativ kurz und hoch und mit einem kräftigen Metaconid ausgestattet. Das Talonid ist schüsselförmig eingesenkt, sein Rand, vom Hypoconid abgesehen, wenig gegliedert. In den Figuren 23 und 24 sind die wesentlichen Typen der Gebisspezialisierung innerhalb der musteliden Stammgruppe abgebildet.

###### a) *Amphictis* POMEL 1853

*Genotyp: Amphictis antiquus* POMEL 1853 (St-Gérand-le-Puy, Aquitan).

*Bemerkung.* – Mit der taxonomischen Stellung und Abgrenzung dieser Gattung haben sich zuletzt DE BEAUMONT (1976) und DE BONIS (1976) beschäftigt. Da der Typusunterkiefer der Nominatart *antiquus* aus dem Aquitan von St-Gérand-le-Puy nicht mehr auffindbar ist, erklärte DE BONIS die von GERVAIS (1867–1869) ebenfalls anhand eines Unterkiefers aufgestellte Art *Amphictis ambiguus* aus den Phosphoriten des Quercy zum neuen Genotyp. Nach seiner Begründung zeigt keiner der aus St-Gérand-le-Puy erhaltenen und z. T. von VIRET (1929) abgebildeten Mandibeln die entscheidenden, von POMEL hervorgehobenen Artmerkmale im  $M_2$  (DE BONIS 1973, S. 115). Dieser zeichnet sich nach den äusserst knappen Originalangaben POMELS (1853) durch seine besondere Länge und die wannenartige Aushöhlung des langgestreckten Talonids aus. Die Frage ist aber weniger, ob die von VIRET bestimmten Stücke exakt der Diagnose von POMEL entsprechen, sondern wie gross die

Variabilität der Spezies *antiquus* einzuschätzen ist. Eine Durchsicht des in Rede stehenden Materials im Muséum de la Ville Lyon ergab, dass sowohl die Länge des  $M_2$  und die Stärke des Hypoconids und Entoconids als auch die Aushöhlung des Talonids erheblichen Schwankungen unterliegen. Entsprechend muss die Pomel-sche Artcharakteristik mit einer gewissen Toleranz gehandhabt werden, und es besteht damit kein Grund, die Art *antiquus* einzuziehen. Eine andere Frage ist die, ob in St-Gérand-le-Puy eine zweite, von *antiquus* schlecht zu trennende Amphictis-art existierte. Dies wurde von VIRET (1929) verneint, von DE BEAUMONT (1976, S. 178) aber prinzipiell für möglich gehalten.

Die in DE BONIS (1976) aus den neuen Quercy-Fundstellen Pech Desse und Pech de Fraysse als *Amphictis ambiguus* GERVAIS beschriebenen Schädel- und Gebissreste stehen der Art *antiquus* morphologisch sehr nahe. Die Gervaissche Art ist wohl eher als ein stratigraphisch früheres, oberoligozänes Stadium der zu *antiquus* führenden Entwicklungslinie anzusehen, welche sich vor allem durch geringeren Größenwuchs unterscheidet. Für eine beträchtliche phylogenetische Größenzunahme in dieser Linie spricht der deutliche Unterschied in den Massen zwischen den Populationen von *Amphictis ambiguus* aus Pech Desse und der wenig jüngeren Fundstelle Pech de Fraysse (DE BONIS 1976, Diagramm S. 328).

Die von DE BONIS in Erwägung gezogene engere Beziehung zwischen *Amphictis* und *Cephalogale* bzw. *Amphicynodon* stützt sich auf gewisse Übereinstimmungen im  $M_2$  dieser Formen. Dies gilt insbesondere für den Verlust des Paraconids im Trigonid und die Streckungstendenz des Zahnes. In anderen Merkmalen, etwa im Verlust des  $M_3$  und der Verschmälerung des  $M^2$ , hat *Amphictis* aber bereits eindeutig eine musteloide Richtung eingeschlagen. Demgegenüber beschritt die *Cephalogale*-Gruppe hierin eine genau gegenläufige Entwicklung (d. h. eine Molarisierungstendenz) und verhält sich damit ursid.

*Diagnose.* – Schädel: Alisphenoidkanal vorhanden. Mittelohr amphictid (vgl. S. 758). Bulla tympanica ohne verknöcherte äussere Gehörgangsröhre und lateral weniger tief eingeschnitten als bei *Mustelictis*. Processus mastoideus und Processus paroccipitalis stärker ausgeprägt, Knochenschelf zwischen diesen und der Bulla breiter als bei *Mustelictis*. Gebiss:  $M^2$  dreiwurzelig, grösser als bei *Mustelictis*;  $M_2$  deutlich verlängert, mit rückgebildetem Paraconid und geschlossenem Trigonid.

*Stratigraphische Verbreitung.* – Oberoligozän bis Altburdigal.

*Vorkommen.* – z. B. Quercy, St-Gérand-le-Puy, Wintershof-West.

Zuordnbare Arten:

*Amphictis ambiguus* GERVAIS 1867–1869

*Bemerkungen.* – Die Art ist aus den neuen Quercy-Fundstellen mit reichem Material belegt, von DE BONIS (1976) bisher aber nur in Teilespekten beschrieben worden. Ein noch nicht publizierter Oberkieferrest aus dem Oberoligozän von Gaimersheim bildet den gegenwärtig einzigen Nachweis der Art aus dem süddeutschen Raum.

*Stratigraphische Verbreitung.* – Oberoligozän.

*Vorkommen.* – Pech Desse, Pech de Fraysse (Quercy); Gaimersheim (Süddeutschland).

### b) *Mustelictis* LANGE 1969

*Genotyp:* *Mustelictis piveteaui* LANGE 1969 (Quercy, wahrscheinlich Oberoligozän).

*Bemerkung.* – Die Typusart dieser Gattung wird durch einen Schädel aus den alten Quercy-Sammlungen repräsentiert. Er unterscheidet sich von *Amphictis* durch die viel schwächere Entwicklung des Processus paroccipitalis und des Processus mastoideus, durch das deutlich kürzere Dach des äusseren Gehörgangs (= *Superficies meatus*, vgl. Terminologie VAN KAMPEN 1905, S. 351) sowie durch den kleineren  $M^2$  im Oberkiefer. Die Merkmale des Unterkiefers können nur indirekt erschlossen werden. Jedenfalls muss sich die Gattung hierin von *Amphictis* durch einen kürzeren (nicht verlängerten)  $M_2$  unterscheiden haben. Die bisher unter *Plesictis* geführten, nur anhand von Unterkiefern beschriebenen Quercy-Arten *pygmaeus* FILHOL und *palmidens* FILHOL werden nachfolgend zu *Mustelictis* gestellt, da sie dem für *Mustelictis* zu erwartenden Merkmalsbild entsprechen.

Abweichend von den Angaben LANGES (1970, S. 86), besitzt der Typusschädel einen Alisphenoidkanal, der allerdings aufgrund des unvollständigen Erhaltungszustands der Schädelbasis nur schwer auszumachen ist. Der Carotiskanal der linken, erhaltenen Bulla ist zerquetscht, liegt aber, anders als dies LANGE (S. 79) beschrieb, gänzlich in der Bullawand.

*Diagnose.* – Schädel: Alisphenoidkanal vorhanden. Mittelohr amphictid ausgebildet. Bulla tympanica ohne verknöcherte Gehörgangsröhre und lateral tief eingeschnitten. Dach des äusseren Gehörgangs sehr kurz. Processus paroccipitalis und Processus mastoideus schwach entwickelt. Knochenschelf zwischen diesen Fortsätzen und der Bulla sehr schmal. Gebiss:  $M^2$  relativ klein, schmal und dreiwurzelig.  $M_2$  zweiwurzelig und nicht deutlich verlängert.

Zuordenbare, besser belegte Arten:

*Mustelictis pygmaeus* (FILHOL 1888/89)

*Synonym.* – *Plesictis pygmaeus*.

*Stratigraphische Verbreitung.* – Mitteloligozän.

*Vorkommen.* – Quercy (alte Fundstellen), Möhren 19, Herrlingen 1, Ronheim 1 (Süddeutschland).

*Bemerkung.* – Die von PALMOVSKI & WACHENDORF (1966, S. 273) als *Plesictis* aff. *vireti* DEHM beschriebenen Unterkieferreste gehören in Wirklichkeit der Art *pygmaeus* an.

*Mustelictis palmidens* (FILHOL 1882)

*Synonym.* – *Plesictis palmidens*.

*Stratigraphische Verbreitung.* – Mitteloligozän oder Oberoligozän.

*Vorkommen.* – Quercy (alte Fundstellen).

*Mustelictis riggsi* (POHLE 1917).

*Synonym.* – *Pseudobassaris riggsi*.

*Stratigraphische Verbreitung.* – Wahrscheinlich Oberoligozän.

*Vorkommen.* – Quercy (alte Fundstellen).

*Mustelictis robustus* (FILHOL 1977)

*Synonym.* – *Plesictis robustus*; *Viverra schlosseri* FILHOL.

*Stratigraphische Verbreitung.* – Wahrscheinlich Oberoligozän.

*Vorkommen.* – Quercy (alte Fundstellen).

### c) «*Musteloidarum*» (n. gen. n. sp., forma non descripta)

Eine bisher noch nicht beschriebene, mit Schädel- und Unterkieferresten belegte neue Gattung aus der oberoligozänen Spaltenfüllung Gaimersheim bei Ingolstadt gehört ebenfalls diesem Formenkreis an. Sie wird aus diesem Grund in den wesentlichen Merkmalen des Schädels bzw. der Schädelbasis kurz vorgeführt.

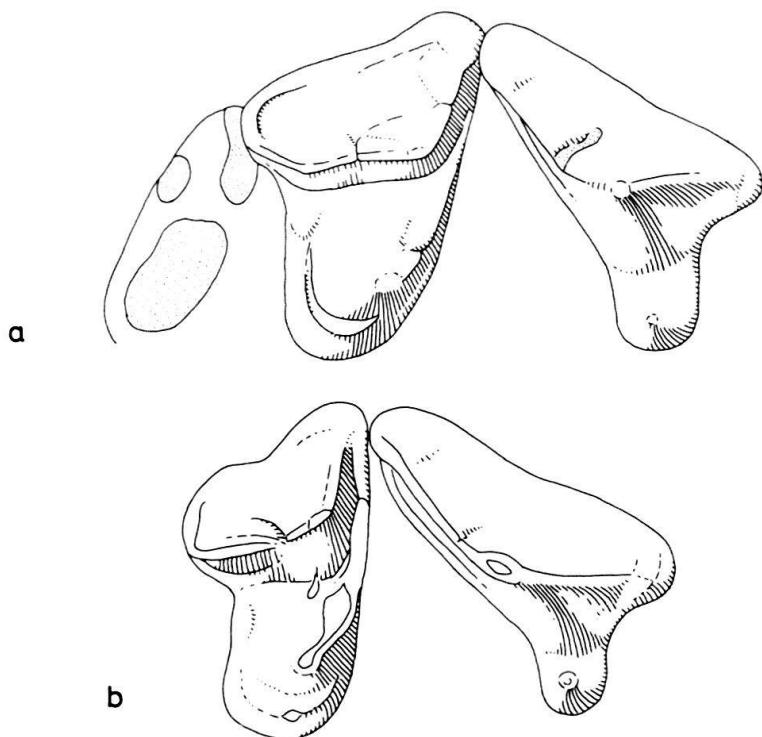


Fig. 23. Gebisspezialisierungen innerhalb der primitiven Musteloidea (= mustelide Stammgruppe).  
 a = *Mustelictis riggsi* POHLE, Oligozän, Quercy, P<sup>4</sup>-M<sup>1</sup> (invers) von occlusal. New York, AMNH, Nr. 11455. Ca.  $\times$  5. b = *Plesictis genettooides* POMEL, Aquitan, Peublanc, P<sup>4</sup>-M<sup>1</sup> dex von occlusal. New York, AMNH, Nr. 11001. Ca.  $\times$  5.

Eine ausführliche, den gut erhaltenen und vollständigen Funden gerecht werdende Beschreibung und Gattungsbennung ist in dem vorgegebenen Rahmen nicht möglich und muss einer getrennten Publikation vorbehalten bleiben.

Die neue Gattung unterscheidet sich von *Amphictis* (und noch mehr von *Mustelictis*) durch die verkürzte Schnauze und die deutlich verbreiterte Schädelbasis. Sie differiert gegenüber *Plesictis* durch das Fehlen einer tief eingegrabenen Fossa suprameatale bzw. durch die Ausbildung einer amphictiden Mittelohrregion. Gegenüber *Mustelictis*, *Amphictis* und *Plesictis* zeichnet sie sich zudem durch die fortgeschrittene Verknöcherung des äusseren Gehörgangs aus.

*Charakteristische Merkmale.* – Schädel: Alisphenoidkanal vorhanden. Mittelohr amphictid ausgebildet. Bulla tympanica kleiner als bei den oben behandelten Gattungen und mit einem kurzen verknöcherten Gehörgang versehen. Processus mastoideus und Processus paroccipitalis sehr kräftig. Knochenschelf zwischen diesen und der Bulla sehr breit. Gebiss: M<sup>2</sup> klein und zweiwurzelig. M<sub>2</sub> schmal und relativ kurz.

*Stratigraphische Verbreitung.* – Oberoligozän.

*Vorkommen.* – Gaimersheim (Süddeutschland).

#### 4.1.1.2 Formen mit abgewandeltem primitivem Mittelohr

Sie sind wahrscheinlich aus der amphictiden Ausgangsform durch den Verlust der Depression im Dach des äusseren Gehörgangs (Superficies meatus) und durch

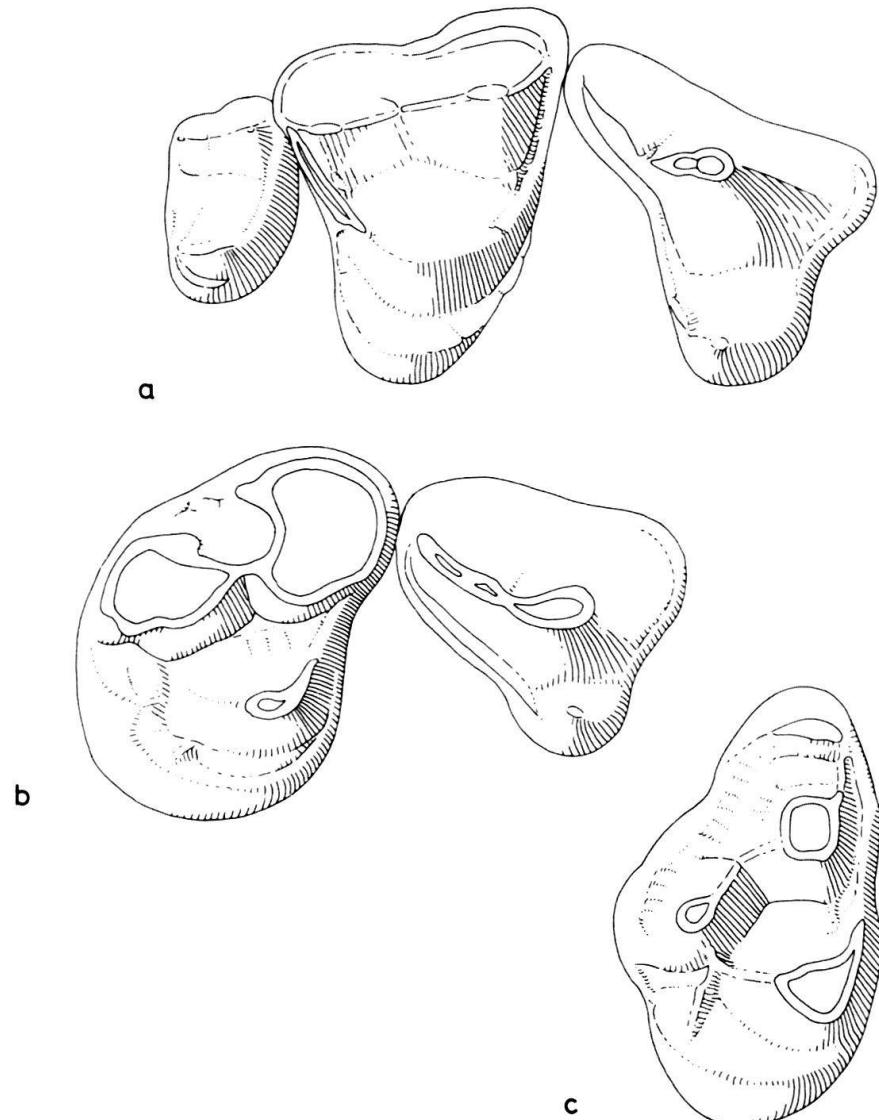


Fig. 24. Gebißspezialisierungen innerhalb der primitiven Musteloidea (= mustelide Stammgruppe).  
 a = *Stromeriella franconica* DEHM, Burdigal, Wintershof-West, P<sup>4</sup>-M<sup>2</sup> dex von occlusal. Slg. München, Nr. 1937-II-13345. Ca.  $\times$  5. b = *Miomephitis piligrimi* DEHM, Burdigal, Wintershof-West, P<sup>4</sup>-M<sup>1</sup> sin (invers) von occlusal. Slg. München, Nr. 1938-V-21. Ca.  $\times$  5. c = *Miomephitis piligrimi* DEHM, Burdigal, Wintershof-West, M<sup>1</sup> dex von occlusal. Slg. München, Nr. 1937-II-13397. Ca.  $\times$  5.

laterale Ausdehnung des Recessus epitympanicus entstanden (vgl. S. 759). Die einzige sicher zuordenbare Gattung ist *Potamotherium*, die in dieser Hinsicht eine Sonderstellung innerhalb der Musteloidea einnimmt. Das Auftreten derselben Mittelohrausbildung bei *Phoca* kann auf Parallelentwicklung beruhen, kann aber eventuell auch ein Hinweis für engere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Potamotherium* und den Phociden im Sinne TEDFORDS (1976, S. 373) sein.

#### *Potamotherium* GEOFFROY 1833

Genotyp: *Potamotherium valetoni* GEOFFROY 1833

Stratigraphische Verbreitung der Gattung. – Unter- bis Mittelmiozän.

#### 4.1.1.3 Formen mit procyonidem Mittelohr

Fossilformen mit einem weiterentwickelten, procyoniden Mittelohrtyp sind im obersten Oligozän und im Untermiozän nur durch eine einzige Gattung, nämlich *Plesictis*, belegt. Im Mittelmiozän treten neben plesictisartigen, eher hypercarnivor spezialisierten Formen auch Gattungen mit vergrösserter Molarenregion auf (*Broiliiana*, *Stromeriella*), die sich nicht auf *Plesictis* zurückführen lassen. Diese Heterogenität deutet auf eine frühzeitige Differenzierung hin, wobei eine Mehrfachentstehung des procyoniden Mittelohrtyps nicht unwahrscheinlich ist (vgl. S. 787).

##### a) *Plesictis* POMEL 1846

Genotyp: *Plesictis genettoides* POMEL 1846

*Bemerkung.* – Diese von POMEL aufgestellte Gattung ist nach unterschiedlicher und widersprüchlicher Handhabung durch FILHOL (vgl. LANGE 1970, S. 86) schliesslich zu einem Sammelbegriff für marderähnliche fossile Arten des Mitteloligozäns bis Untermiozäns geworden. Der Grund hierfür liegt letztlich in der sehr ungenügenden Charakterisierung dieser aus dem Aquitan von St-Gérand-le-Puy stammenden Fossilform durch den Erstautor. Viel später sind die Merkmale der Typusart *genettoides* durch HELBING (1930) ausführlich beschrieben worden. Eigene Vergleichsstudien an dem im American Museum in New York aufbewahrten Originalmaterial von *genettoides* sowie an Originalen benachbarter Arten zeigten, dass diese Gattung einen wohlunterschiedenen Formenkreis engstverwandter Arten bildet, der sich durch Merkmale der Molarenregion und vor allem der Schädelbasis charakterisieren lässt. Demgemäß sind verschiedene, bisher diesem Genus zugerechnete oligozäne Arten abzutrennen und zu *Mustelictis* zu stellen («*Plesictis*» *pygmaeus*, «*Plesictis*» *palmidens*, vgl. S. 777).

Die von DEHM 1950 aus Wintershof-West als *Plesictis* bzw. ?*Plesictis* neubeschriebenen Arten *vireti*, *mayri* und *humilidens* gehören nicht dieser Gattung an. Während die Arten *humilidens* und *vireti* dem Genus *Mustelictis* relativ nahestehen, ist die Spezies *mayri* enger mit *Broiliiana* verwandt. In beiden Fällen ist die Errichtung einer neuen Gattung zu fordern, was aber über die Zielsetzung der vorliegenden Arbeit hinausführt.

Das Mittelohr von *Plesictis* ist gegenüber anderen Gattungen des procyoniden Mittelohrtyps durch die niedrige Schwelle zwischen Fossa suprateverale und Recessus epitympanicus ausgezeichnet. Bei Orientierung des Schädels in Lebensstellung liegt diese Schwelle, die zugleich den medialen Rand der Suprateveralfossa bildet, viel weiter dorsalwärts als der Aussenrand dieser Grube, der zugleich den Dorsalrand des Porus acusticus darstellt.

*Diagnose.* – Schädel: Alisphenoidkanal zurückgebildet. Hintereingang des Carotiskanals deutlich vom Foramen lacerum posterior getrennt. Mittelohr procyonid, d. h. Fossa suprateverale als tiefe Höhle im Meatusdach entwickelt. Trennende Schwelle zwischen Fossa suprateverale und Recessus epitympanicus niedrig. Bulla mit kurzem, kragenförmigem äusserem Gehörgang. Schädeldach mit zwei Parietalcristae. Gebiss:  $M^2$  völlig reduziert oder einwurzelig, relikartig.  $M^1$  schmal, ohne Trigonum-Hinterkante.  $M_2$  zwei- bis einwurzelig.

Zuordenbare, besser belegte Arten:

*Plesictis genettoides* POMEL 1846

*Stratigraphische Verbreitung.* – Aquitan.

*Vorkommen.* – Peublanc.

*Plesictis lemanensis* POMEL 1853

*Stratigraphische Verbreitung.* – Aquitan.

*Vorkommen.* – Langy.

*Plesictis bransatensis* VIRET 1929

*Stratigraphische Verbreitung.* – Oberoligozän.

*Vorkommen.* – Coderet-Bransat.

*Plesictis julieni* VIRET 1929

*Stratigraphische Verbreitung.* – Aquitan.

*Vorkommen.* – St-Gérand-le-Puy.

### b) *Broiliiana* DEHM 1950

*Genotyp:* *Broiliiana nobilis* DEHM 1950

*Stratigraphische Verbreitung.* – Untermiozän (Orleanium).

*Vorkommen.* – Wintershof-West, Erkertshofen 2.

Zuordenbare Arten:

*Broiliiana dehmi* DE BEAUMONT & MEIN 1973

*Stratigraphische Verbreitung.* – Mittelmiozän.

*Vorkommen.* – Vieux-Collonges.

### c) *Stromeriella* DEHM 1950

*Genotyp:* *Stromeriella franconica* DEHM 1950

*Stratigraphische Verbreitung.* – Untermiozän (Orleanium).

*Vorkommen.* – Wintershof-West.

#### 4.1.1.4 Unsichere Zugehörige der musteliden Stammgruppe

##### a) *Miomephitis* DEHM 1950

Das von *Miomephitis piligrimi* bisher vorliegende Fossilmaterial von Wintershof-West ist nicht vollständig genug, um die Frage der Zugehörigkeit zur musteliden Stammgruppe oder aber zu den Musteliden sensu stricto zu entscheiden. So ist z.B. der für die Beurteilung unter anderem wichtige  $P^4$  tief abgekaut und damit seine ursprüngliche Schneidenform nicht mehr zweifelsfrei zu rekonstruieren. Dennoch ist aufgrund des frühen Auftretens dieser sehr spezialisierten Form die Zugehörigkeit zu der ersten Radiationsphase und damit zu der musteliden Stammgruppe wahrscheinlich. Sie kann durch die folgenden Kriterien unterstützt werden: Die belegten  $M^1$ -Exemplare leiten sich von einem sehr primitiven Vorläufertyp ab, wie er etwa für die Gattungen *Mustelictis* oder *Amphictis* charakteristisch ist (Fig. 23, 24). Beispiele für die Persistenz eines grossen und funktionell bedeutsamen  $M^1$  bei gleichzeitiger, fast völliger Reduktion des  $M^2$  liefern die beiden von Dehm 1950 zu *Plesictis* gestellten Arten *humilidens* und *vireti* aus Wintershof-West. Die

Einwurzeligkeit des unteren  $M_2$  ist vermutlich durch die unverhältnismässige Vergrösserung des unteren Reisszahns induziert.

b) *Trochotherium* FRAAS 1870

Der von HELBING (1936, Abb. 11) als *Trocharion albanense* beschriebene Hinterschädel von Steinheim am Albuch gehört nicht zu dieser Art, sondern sehr wahrscheinlich zu *Trochotherium cyamoides*. Dies ist die Konsequenz aus einer Neuuntersuchung der Gattungen *Trocharion* und *Leptarctus* (vgl. QIU ZHANXIANG & SCHMIDT-KITTNER, im Druck). Beide fallen durch Sonderentwicklungen in den Gebissmerkmalen auf, die engste Verwandtschaft ausdrücken. Da *Leptarctus* andererseits eine musteline Mittelohrstruktur aufweist, ist dies auch für *Trocharion* zu fordern. Zudem wären enge Entsprechungen zu *Leptarctus* auch in anderen Merkmalen zu erwarten. Und zwar hätte dies insbesondere für die keilförmige und mit der Schädelbasis aufs engste verwachsene Bulla tympanica sowie für den Besitz von zwei Scheitelkämmen zu gelten. Der von HELBING beschriebene Hinterschädel ist aber in allen drei wichtigen Kriterien völlig verschieden: Das Mittelohr ist eindeutig procyonid ausgebildet, der Scheitelkamm ist einfach und liegt in der Mediansagittalen, die Bulla flach und sehr wenig mit dem Schädel verwachsen. Nach der Grösse des Schädelrests kommt nur ein Vergleich mit dem in Steinheim ebenfalls reich dokumentierten *Trochotherium*, nicht aber mit *Paralutra*, in Frage.

c) *Alopecocyon-Simocyon*-Gruppe

Für einen basalen Zusammenhang dieser Gattungen mit *Amphictis*-Verwandten lassen sich einige Argumente anführen (DE BEAUMONT 1976). Sie stützen sich bisher jedoch im wesentlichen auf Gebissmerkmale. Die noch nicht völlig geklärte Frage ist hier, ob die genannten Formen überhaupt zu den Musteloidea gehören. Dazu können nur zukünftige Schädefunde bzw. die Präparation der Gehörregion von *Simocyon* eine Antwort geben.

4.1.2 Asien, Amerika

4.1.2.1 Grossmarderähnliche Vertreter der musteliden Stammgruppe

Mit dieser Bezeichnung werden hier provisorisch unter- bis mittelmiozäne Formen Nordamerikas zusammengefasst, die in den Gebissmerkmalen und insbesondere in der charakteristischen Molarenreduktion und Form des  $M^1$  enge Verwandtschaft untereinander zeigen. Damit haben sie zugleich grosse Ähnlichkeit mit den echten Mustelidae, was aber auf Parallelentwicklung beruht. Es handelt sich um die untermiozänen Gattungen *Promartes*, *Oligobunis* und *Zodiolestes* sowie um das mittelmiozäne Genus *Aelurocyon* (= *Megalictis*), die im Vergleich zu den europäischen Musteloidea der Stammgruppe besondere Grösse erreichten (MATTHEW 1907). Die Bulla dieser Formen entspricht in ihrem Bau dem der europäischen Stammgruppenvertreter. Das Mittelohr ist teils amphictid (*Oligobunis*, Amer. Mus. Nat. Hist. Nr. 54123), teils procyonid (*Zodiolestes*, Amer. Mus. Nat. Hist. Nr. 27599), wobei sich alle Übergänge zwischen beiden Typen finden. Der Alisphenoidkanal

wurde zurückgebildet. Die z.T. weit fortgeschrittene Molarenreduktion bei diesen Gattungen hat  $M^1$ -Typen hervorgebracht, die *Plesictis genettoides* oder den ältesten echten Mardern (*Paragale*, *Plesiogale*) etwa entsprechen. Darauf hat bereits HOUGH (1948, S. 92) hingewiesen. Gleichzeitig bleibt der  $M^2$  aber als Relikt erhalten. Der untere  $M_2$  ist zweiwurzelig (*Oligobunis*) bis einwurzelig (*Aelurocyon*). *Zodiolestes*, die Gattung mit der geringsten Molarenreduktion, zeigt zugleich Ähnlichkeiten zu *Bassariscus*, die engere verwandschaftliche Beziehungen nicht ganz ausschliessen. Eine eingehende Neubearbeitung dieser Funde ist dringend erforderlich.

Die untermiozänen Vertreter unter den genannten Gattungen sind zugleich die ältesten sicheren Belege der Gruppe Musteloidea auf dem amerikanischen Kontinent (vgl. Diskussion zu *Mustelavus* auf S. 785). Die Frage ihrer Herkunft ist noch ungelöst. Es könnte sich um Nachfahren einer bisher noch nicht belegten musteloiden Linie im Oligozän von Nordamerika handeln. Andererseits ist auch eine direkte Abstammung von eurasischen Einwanderern nicht unwahrscheinlich. Eine Diskussion der zoogeographischen Entfaltung der Arctoidea findet sich auf Seite 798f.

#### 4.1.2.2 *Ailurus* und die rezenten Procyoniden

Nachdem THENIUS (1979) die Zugehörigkeit des Bambusbären (*Ailuropoda*) zu den Ursiden im Sinne von POCOCK (1921) ausser Zweifel gesetzt hat, kann sich die folgende, nur die Musteloidea betreffende Betrachtung auf *Ailurus fulgens* und die Procyoniden beschränken. Bereits frühere Autoren haben die Einheitlichkeit der Procyoniden als Familie in Frage gestellt. Dies hängt mit ihrer sehr unterschiedlichen Spezialisierung zusammen, die unter anderem etwa in dem Gegensatz *Bassariscus*-*Potos* zum Ausdruck kommt. Dies liegt aber auch an der unterschiedlichen Beurteilung von *Ailurus* im Verhältnis zu den Procyonidengattungen (vgl. THENIUS 1969, S. 356f.). In der Tat lässt sich kein Merkmal angeben, das als gemeinsame Spezialhomologie dieser Gruppe aufgefasst werden könnte. Die omnivore bis herbivore Gebisspezialisierung, insbesondere die Molarenvergrösserung und die Molarisierung des  $P^4$ , ist ganz deutlich anpassungsbedingt und ausserdem nicht für alle Formen gleichermassen bezeichnend. Die Mittelohrausbildung zeigt alle Übergänge zwischen dem amphictiden Typ (*Ailurus*) und dem procyoniden Typ (am deutlichsten bei *Bassariscus*), wobei *Nasua* und *Potos* eine vermittelnde Position einnehmen.

Die vermeintliche phylogenetische Sonderstellung von *Ailurus* gegenüber den Procyoniden, ausgedrückt durch den Besitz eines Alisphenoidkanals, lässt sich nicht mehr aufrechterhalten, nachdem dieses Merkmal als ein Charakteristikum aller primitiven Musteloidea erkannt wurde (S. 775). Ausserdem lässt sich das Gebiss von *Ailurus* trotz herbivorer Spezialisierung im Prinzip vom procyoniden Gebissstyp ableiten, was bereits SCHLOSSER (1899) vermutet hat. Allerdings ist die Annahme, in *Sivanasua* (= *Schlossericyon*) einen Vorläufer von *Ailurus* vor sich zu haben, unrichtig, da diese Gattung aufgrund neuer Funde von Oberkiefergebissmaterial völlig anders zu beurteilen ist (Publikation in Vorbereitung).

Die Abspaltung von *Ailurus* als selbständige Linie konnte bereits im Oligozän erfolgt sein, d.h. zu einer Zeit, als der Alisphenoidkanal als Merkmal noch allen Musteloidea und somit auch den Procyonidenvorläufern gemeinsam war. Für eine

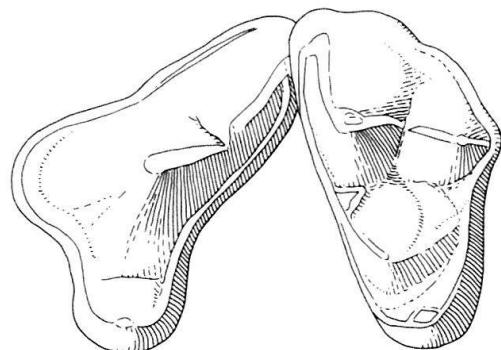


Fig. 25. *Amphicticeps shakelfordi*, MATTHEW & GRANGER, Oligozän, Hsanda-Gol-Formation.  $P^4-M^1$  sin von occlusal. New York, AMNH, Nr. 19010. Ca.  $\times 4$ .

relativ frühe phylogenetische Abtrennung sprechen auch die disjunkte Verbreitung und die von POCOCK (1921a) angeführten Unterschiede in der Weichkörperanatomie.

Sowohl die gegenwärtig als Procyoniden zusammengefassten neuweltlichen Gattungen als auch der südostasiatische *Ailurus* sind nach ihrem  $P^4$ -Typ und den Merkmalen der Gehörregion typische Nachfahren der ersten Radiation der Musteloidea, d. h. Angehörige der Stammgruppe der Musteliden.

#### 4.1.2.3 Unsichere Angehörige der musteliden Stammgruppe

##### a) *Amphicticeps*

*Amphicticeps shakelfordi* MATTHEW & GRANGER 1924 aus der oberoligozänen Hsanda-Gol-Formation der Mongolei wurde bisher in seiner phylogenetischen Stellung sehr unsicher beurteilt. Der Typusschädel fällt durch die weit nach der Seite ausladenden Mastoidfortsätze und die langen, nach hinten gerichteten Paroccipitalfortsätze auf. Beide sind deutlich von der Bulla getrennt. Ein Alisphenoidkanal auf jeder Schädelseite ist vorhanden. Das Gebiss entspricht im Grad der Molarenreduktion etwa *Mustelictis* (Fig. 25), unterscheidet sich aber von dieser Gattung und den übrigen primitiven Musteloidea durch den Zahnumriss, die Form der Aussenhügel und das höckerartige Lingualcingulum (d. h. insgesamt den ganz anderen Reduktionstyp) des  $M^1$ . Die Mittelohrregion entspricht dem amphictiden (= primitiv-arctoiden) Typ, d. h. im Dach des äusseren Gehörgangs befindet sich eine schwache Einsenkung, die sich nach caudal in eine ovale, recht tiefe Depression in der Hinterwand des Meatus (= Processus posttympanicus des Mastoids) fortsetzt und nach medial durch eine niedrige Schwelle von dem wesentlich tiefer eingegrabenen Recessus epitympanicus abgesetzt ist. Die Bullae selbst sind nicht erhalten. Sie waren ossifiziert, aber nur an wenigen Stellen mit dem Basicranium verwachsen. Auf dem Promontorium zeichnet sich der Promontoriumast der Carotis interna als flache Rinne ab.

*Amphicticeps* ist durch die deutliche Trennung des Processus mastoideus und des Processus paroccipitalis von der Bulla tympanica sowie durch die Gehörregion als ein Zugehöriger der arctoiden Raubtiere ausgewiesen. Sein Gebissstyp lässt aber, abgesehen von der konvergenten Molarenreduktion und Schnauzenverkürzung,

keine typisch musteloiden Merkmale erkennen. Am wahrscheinlichsten handelt es sich bei dieser Form um eine frühe asiatische Sonderentwicklung aus einer arctoiden Wurzel heraus.

b) *Mustelavus*

*Mustelavus priscus* CLARK 1936 (Manuskript) aus dem Unteroligozän Nordamerikas wurde bisher stets als frühester neuweltlicher Mustelide und gleichzeitig als Vorläuferform der miozänen Gattungen *Oligobunis*, *Promartes* usw. angesehen. Die systematische Zuordnung von *Mustelavus* ist deshalb von besonderer Bedeutung, als sie die gegenwärtig einzige Stütze für eine angenommene autochthone Entstehung der Procyoniden und verschiedener Musteliden in Nordamerika darstellte (vgl. S. 799). Die Merkmale des im American Museum befindlichen Typusschädelns konnten leider nicht mehr studiert werden, da das Cranium unglücklicherweise bei einem früheren missglückten Abgussversuch zerstört wurde. Die Zeichnung und Beschreibung des Typus bei SCOTT & JEPSEN (1936, S. 107) lässt eine Entscheidung der Verwandtschaftsbeziehungen zu cynodictiden oder musteloiden Formen nicht zu. So stehen gegenwärtig nur mehr die Gebissmerkmale für eine Beurteilung zur Verfügung. Sie zeigen, entgegen den Angaben von SCOTT & JEPSEN, weder enge Beziehungen zu «*Plesictis*» (= *Mustelictis*) *pygmaeus* noch zu den übrigen europäischen Musteloidea: Der erste obere Molar von *Mustelavus* (Fig. 26a) ist in seinen Merkmalen primitiver als der  $M^1$  aller bekannten europäischen Musteloidea und am besten mit *Cynodictis* vergleichbar. Der untere Reisszahn lässt keine Sondermerkmale erkennen. Der  $M_2$  weicht von *Mustelictis*, *Amphictis* und *Plesictis* in der Form des Trigonids und im Verlauf des Hypoconid-Vorderarms ab. Dieser trifft bei den genannten europäischen Musteloidea das Protoconid oder die Basis des hinteren Protoconidabhangs. Bei *Mustelavus* ist der Hypoconid-Vorderarm dagegen mehr nach labial abgelenkt und vereinigt sich mit der Querverbindung von Protoconid und Metaconid in der Mitte zwischen diesen beiden (Fig. 26b). Entsprechende Verhältnisse treten auch bei *Cynodictis*-Arten auf. Ein  $M_3$  wird von SCOTT & JEPSEN nicht erwähnt. Ob er ursprünglich vorhanden war, lässt sich an dem Originalmaterial nicht erkennen. Sein Fehlen würde aber nicht unbedingt gegen eine engere *Cynodictis*-Verwandtschaft sprechen, da Fälle von  $M_3$ -Reduktion bei nordamerikanischen Caniden des Oligozäns und auch des Miozäns mehrfach bekannt sind.

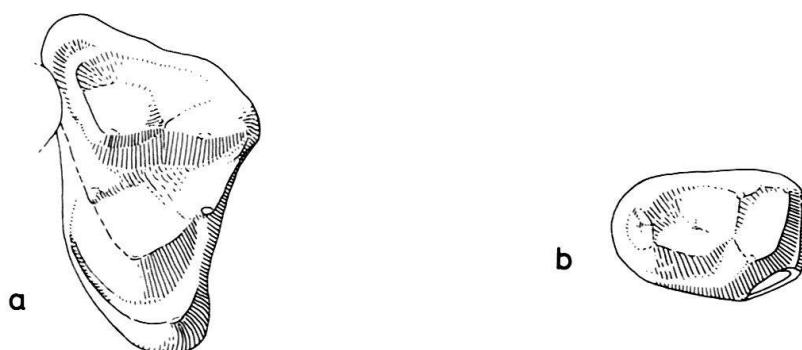


Fig. 26. *Mustelavus priscus* CLARK, Oligozän, White-River-Formation, New York, AMNH, Nr. 13776.  
a =  $M^1$  sin von occlusal; b =  $M_2$  dex von occlusal. Ca.  $\times 6$ .

*Mustelavus* ist somit wahrscheinlich kein Vertreter der Musteloidea, sondern eine *Cynodictis* nahestehende Gattung, die durch eine etwas progressivere Molarenrückbildung auffällt und in Nordamerika ohne weitere Nachfahren geblieben ist.

#### 4.1.3 Irrtümliche Zuordnungen

##### a) *Palaeogale*

Die europäische und nordamerikanische Gattung *Palaeogale* MEYER 1846 (= *Bunaelurus*) wurde bisher stets den Musteliden zugeordnet, muss aber nicht nur von dieser Familie, sondern von den arctoiden Raubtieren überhaupt abgetrennt und in die Feliformia im Sinne von TEDFORD (1976) eingereiht werden. In der Bulla verläuft, im Gegensatz zu der Darstellung bei SIMPSON (1946), kein Carotiskanal. Der Processus mastoideus und der Processus paroccipitalis sind an die Bulla angeschmiegt, wie bei den Feliformia und den Caniden. Die Mittelohrregion ist ebenfalls nicht arctoid sondern viverrid-felid gebaut: Der Recessus epitympanicus wird nach lateral durch einen Knochenwulst abgeschlossen. Dieser tritt an die Stelle des relativ langen Gehörgangdachs (= *Superficies meatus*) bei den Arctoidea. Obwohl die Bulla nicht zweikammerig ist, entspricht die Gehörregion insgesamt nicht dem arctoiden, sondern mehr dem feliformen Typ. Der Alisphenoidkanal ist bereits verlorengegangen. Der  $M^1$  besitzt kein Lingualcingulum und entspricht darin ebenfalls den Feliformia (von wenigen Ausnahmen bei Viverriden mit sekundärer Molarenvergrößerung abgesehen).

Eine detaillierte Neubearbeitung der nordamerikanischen und eurasiatischen *Palaeogale*-Arten und ein Vergleich mit den möglicherweise nahestehenden *Stenoplesictis*- und *Palaeoprionodon*-Vertretern steht noch aus. Doch lässt sich bereits sagen, dass *Palaeogale*, und mit ihr das eng verwandte Genus *Stenogale*, nicht zu den Musteloidea oder den arctoiden Raubtieren überhaupt gehören.

##### b) *Sivanasua*

Neue Funde aus dem Oligozän und dem Miozän (Publikation in Vorbereitung) zeigen, dass die von SCHLOSSER (1916, S. 27) gegebene Rekonstruktion des  $M^1$  dieser Gattung nicht zutrifft. *Sivanasua* (= *Schlossericyon*) ist aufgrund des neuen Gebissmaterials entweder in die Viverridenverwandtschaft einzuordnen oder als unabhängiger Abkömmling der miaciden Wurzelgruppe anzusprechen.

#### 4.1.4 Parallelentwicklungen in Schädel und Gebiss

Innerhalb der musteliden Stammgruppe lassen sich in mehreren Fällen Primitivmerkmale erkennen, die auch bei Ursiden bzw. Amphicyoniden auftreten und im Zusammenhang mit Adoptionsentwicklungen gleichsinnig abgewandelt wurden. Sie haben bisher zum grossen Teil in der Taxonomie Verwendung gefunden.

##### a) Bulla tympanica und Schädelbasis-Fortsätze

Bereits HUNT (1974) hat hervorgehoben, dass sich die von ihm unterschiedenen Bullatypen in recht eindeutiger Weise auf primitive respektive evoluierte Carnivo-

ren verteilen. Ein Vergleich der ursprünglichsten musteloiden Fossilformen (*Mustelictis*, *Amphictis*, *Musteloidarum* n.gen. n.sp.) sowie von juvenilen und adulten Ursidenschädeln zeigt, dass im Zusammenhang mit der Verbreiterung der Schädelbasis vielfach nicht nur eine Vergrösserung des Processus mastoideus und Processus paroccipitalis eintritt, sondern auch das Ectotympanicum der Bulla ein positives allometrisches Wachstum zeigt. Eine ähnliche Entwicklung hat auch bei Amphicyoniden (z. B. *Cynelos*, vgl. HUNT 1977, Tf. 1) stattgefunden. Damit ist die bei Ursiden und Amphicyoniden, aber auch gelegentlich innerhalb der musteliden Stammgruppe (z. B. *Aelurocyon* [= *Megalictis*]) auftretende Bullaveränderung und Vergrößerung der Schädelbasis-Fortsätze als konvergent zu betrachten und in Verbindung mit dem besonderen Größenwuchs und der Schädelbasisverbreiterung dieser Formen zu sehen.

### b) Mittelohr

Der urside Typ des Mittelohrs, der sich bei Amphicyoniden und Ursiden findet, leitet sich von dem primitiv-arctoiden (= amphictiden) Ausgangsstadium ab, in dem die Fossa suprrameatale als schwache Einsenkung im Dach des äusseren Gehörgangs und Vertiefung im Processus posttympanicus immerhin bereits angedeutet ist. Wie der Vergleich von juvenilen und adulten Schädeln der rezenten Ursidengattung *Helarctos* erweist, wird die Depression im Meatusdach im Lauf des ontogenetischen Wachstums zurückgebildet. Ein direkter Zusammenhang dieser Entwicklung mit der obenerwähnten Verbreiterung der Schädelbasis und der transversalen Streckung des Gehörgangs ist sehr wahrscheinlich, und es liegt nahe, bei der allometrischen Entwicklung der Schädelbasis in der Phylogenie der Amphicyoniden und Ursiden, jeweils unabhängig, einen ähnlichen Effekt anzunehmen. Eine konvergente Entwicklung hierzu, d. h. ein sekundärer Verlust der primär schwach ausgebildeten Fossa suprimeatale, findet sich wohl auch bei *Potamothereum*. Diese Gattung ist ebenfalls durch eine deutliche Verbreiterung und Vergrößerung der Fortsätze der Schädelbasis ausgezeichnet.

Andererseits findet sich der procyonide Mittelohrtyp, d. h. eine markante Vertiefung und höhlenartige Ausweitung der Fossa suprimeatale, innerhalb der musteliden Stammgruppe bei verschiedenen, im Gebiss sehr unterschiedlich spezialisierten Formen. Auch in diesem Fall ist eine mehrfache unabhängige Entwicklung wahrscheinlich. Dafür spricht z. B., dass die Fossa suprimeatale nicht nur bei den rezenten procyoniden Gattungen in sehr unterschiedlich starker Ausprägung kommt, sondern auch innerhalb des unabhängigen, hypercarnivor spezialisierten *Promartes-Oligobunis-Aelurocyon*-Formenkreises des nordamerikanischen Miozäns auftritt. Die schwache Entwicklung der Suprimeatalgrube bei der rezenten KleinbärenGattung *Nasua* (die sich in dieser Beziehung fast amphictid verhält) zeigt zudem, dass die ausgeprägte Form dieses Merkmals nicht als gemeinsames Kriterium aller procyoniden Raubtiere gelten kann. Eine weitere unabhängige Entwicklung der Fossa suprimeatale dürfte bei *Plesictis* aus dem Oberoligozän und Aquitan Europas vorliegen.

Letztlich gründet sich der eingeschränkte Wert der Fossa suprimeatale für phylogenetische Betrachtungen auf zwei Faktoren: Zum einen bestand sie als

«Prädisposition» auch schon bei den ursprünglichsten Musteloidea und wahrscheinlich auch Arctoidea insgesamt. Zum anderen ist sie als Merkmal zu wenig komplex, so dass homologe von analogen Entwicklungen nicht scharf getrennt werden können.

Die Ähnlichkeit von *Potamogale* und *Phoca* in der Mittelohrausbildung besteht in dem nach lateral erweiterten Recessus epitympanicus. Auch diese Struktur ist zu einfach und unspezifisch um, für sich genommen, als Sondermerkmal grosses Gewicht zu haben.

### c) *Canalis sinus petrosum inferior*

Dieser Venenkanal ist, wie HUNT (1977) zeigen konnte, bei Ursiden und Amphicyoniden stark erweitert und beherbergt bei den rezenten Bären, ausser der Vene selbst, auch eine Schleife des mittleren Asts der Carotis interna. Entsprechende Erweiterungen dieses Kanals finden sich aber auch innerhalb anderer Fossilgruppen, z. B. bei *Cynodictis* (*Cynodictis intermedius*, Quercy, Museum Paris, Nr. Qu 9007) und der zur musteliden Stammgruppe gehörenden Gattung *Zodiolestes* (American Museum, New York, Nr. 27600). Innerhalb der letztgenannten Gruppe existieren zudem Fossilformen, die graduelle Übergänge in der Erweiterung dieses Kanals zeigen (*Broiliiana*, *Stromeriella*). Somit ist insbesondere für ausgestorbene Formen kaum der Nachweis zu führen, ob und in welchen Fällen eine Carotisschleife ähnlich den rezenten Ursiden vorhanden war.

### d) Alisphenoidkanal (= *Canalis alaris*)

Der beiderseits der Schädelbasis auftretende Kanal für den Durchtritt der Arteria maxillaris interna ist ein Primitivmerkmal der Carnivoren insgesamt und wird in verschiedenen Raubtierfamilien unabhängig und zu verschiedenen Zeiten zurückgebildet. Innerhalb der Arctoidea persistiert dieses Merkmal bei allen Ursiden, bei der Fossilgruppe der Amphicyoniden und bei dem rezenten *Ailurus fulgens*, während es bei den Musteliden und den procyoniden Formen, mit Ausnahme der oligozänen Vorfäder, verlorengegangen ist. Das Vorhandensein dieses Primitivmerkmals bei *Ailurus* erlaubt damit nicht den Schluss auf einen engeren phylogenetischen Zusammenhang zwischen dieser Gattung und den Ursiden bzw. Amphicyoniden. Es kann nur festgestellt werden, dass *Ailurus*, der in der Gebissformel mit den Musteloidea übereinstimmt, sich von den übrigen Vertretern dieser Gruppe wahrscheinlich bereits im Oligozän getrennt hat, d. h. zu einer Zeit, als der Alisphenoidkanal noch allen Musteloidea gemeinsam war.

Eine Verwendung des Merkmals «Verlust des Alisphenoidkanals» für die Systematik ist aufgrund möglicher parallelaufender Reduktionsentwicklungen auch innerhalb der Musteloidea nur beschränkt vertretbar (vgl. S. 793).

### e) Gebissentwicklung

Ausgehend von einem Primitivtyp des musteloiden Gebisses mit grossem  $M^1$ , wenig reduziertem  $M^2$  und zweiwurzeligem  $M_2$ , haben sich bereits in der ersten Radiationsphase (mustelide Stammgruppe) in unabhängiger Entwicklung ausge-

sprochen hypercarnivore Reduktionsformen (*Plesictis*, *Oligobunis*) und daneben auch omnivore Spezialisierungen (*Broiliiana*, *Stromeriella*, rezente Procyoniden und *Ailurus*) herausgebildet. *Plesictis* und die Arten des *Promartes-Oligobunis-Aelurocyon*-Formenkreises verhalten sich dabei konvergent zu gewissen Vertretern der Radiation der Musteliden s.str., insbesondere zu *Martes* und *Gulo*.

Ein anderer, hypercarnivorer Reduktionstyp des Molarengebisses ist mit *Amphicticeps shakelfordi* belegt. Der  $M^1$  unterscheidet sich aber in seiner Form deutlich von den musteloiden Fossilvertretern, so dass *Amphicticeps* wohl eine getrennte Entwicklungslinie der Arctoidea repräsentiert.

Die mit der Molarenreduktion in Zusammenhang stehende Schnauzenverkürzung wurde unabhängig bei *Amphicticeps*, *Potamotherium*, *Plesictis*, *Aelurocyon* und den Musteliden s.str. erreicht.

## 4.2 Die Radiation der Mustelidae sensu stricto

### 4.2.1 Merkmalsbeziehungen

Unter Punkt 3 wurde dargelegt, dass die Musteliden durch die gemeinsamen Sondermerkmale des Mittelohrs (bei den «Melinae» und Mephitinae sekundär verändert) und des oberen Reisszahns als monophyletische Gruppe charakterisiert werden können, womit sie sich deutlich aus der grösseren Einheit der Musteloidea herausheben. Bei näherer Überprüfung der oligozänen und untermiocänen Fossilformen stellte sich heraus, dass der überwiegende Teil nicht, wie bisher geschehen, in die Familie Mustelidae einzureihen, sondern der vorausgehenden Radiation der Musteloidea und somit der Stammgruppe der Musteliden zuzuordnen ist.

Wie auf S. 762 und 773 anhand der Mittelohrrregion und des  $P^4$  gezeigt wurde, sind *Plesiogale* und *Paragale* aus dem Aquitan Europas (St-Gérand-le-Puy) die ältesten bekannten fossilen Musteliden im eigentlichen Verständnis. Beide Gattungen besitzen bereits einen  $M^1$ , der für die Unterfamilie Mustelinae bezeichnend ist: Er fällt durch eine mehr oder weniger deutliche Einschnürung des Zahnumrisses zwischen den Aussenhügeln, ferner durch eine halbkreisförmige Erweiterung des Innencingulums und durch den fast vollständigen Verlust des Protocon-Hinterarms auf. Nach der ersten Fossildokumentation der Musteliden aus aquitanen Fundstellen Europas treten im Burdigal von Wintershof-West mit *Laphictis* und *Martes laevidens* zwei weitere Gattungen der Mustelinae auf.

Entsprechend den Darstellungen von PETTER (1971) leiten sich mehrere melin spezialisierte Formen des Mittel- und Obermiocäns von dem mustelinen Gebissstyp ab. Die damit verbundene sekundäre Molarenvergrösserung (des  $M^1$ ) hat vermutlich mehrfach unabhängig stattgefunden. Ähnliche Konsequenzen ergeben sich auch aus den vorliegenden Untersuchungen: Unter den rezenten, bisher als Melinae klassifizierten Gattungen sind *Arctonyx* und *Meles* aufgrund der Mittelohrrregion zweifelsfrei auf musteline Vorfahren rückbeziehbar. Dabei verhält sich *Arctonyx* in der noch unvollständigen Reduktion der Fossa supratevertebrale etwa wie *Martes* und damit deutlich primitiver als *Meles*. Ein volliger Verlust der Supratevertebragruben lässt sich erstmals bei der ebenfalls melin spezialisierten Gattung *Parataxidea* aus dem Obermiocän (Turol) Eurasiens nachweisen. *Helictis* kann aufgrund des primitiven

$M^1$  (primärer Metaconulus, Aussenhügel relativ weit getrennt) und des sehr ursprünglichen  $M_1$  (kräftiges Metaconid) kaum von hypercarnivor spezialisierten mustelinen Vorläufern, etwa vom Typ *Plesiogale*, abgeleitet werden. Es handelt sich wahrscheinlich um eine meline Parallelentwicklung, die sich bereits sehr früh verselbständigt hat.

Mit dem Nachweis einer *Martes*-ähnlichen oder davon abgeleiteten Mittelohrstruktur bei verschiedenen «Melinae» (*Meles*, *Helictis*, *Arctonyx*) und «Lutrinae» (z.B. *Lutra*, *Pteronura*, vgl. S. 765) stellen sich diese Subfamilien als künstliche Einheiten dar (was PETTER [1971] bereits für die Melinae annahm), die zumindest teilweise mit den mustelinen Gattungen zu einer Gruppe vereinigt werden müssen.

Ebenfalls vom mustelinen Mittelohrtyp abzuleiten sind die Leptarctinae mit den miozänen Gattungen *Leptarctus* (Nordamerika, Asien), *Hypsoparia* und *Craterogale* (Nordamerika) sowie *Trocharion* (Europa) (vgl. QIU ZHANXIANG & SCHMIDT-KITTNER, im Druck). In der Ausbildung des  $M^1$  und  $M_2$ , aber auch in der keilförmigen Gestalt der stark ossifizierten und mit der Schädelbasis engstens verwachsenen Bulla tympanica, ist diese Gruppe sehr aberrant entwickelt und als solche gut definierbar. Die Zuordnung von *Trocharion albanense* aus dem Mittelmiozän von Europa zu dieser Gruppe erfolgt nach den sehr weitgehenden Übereinstimmungen in der Gebissausbildung. Der von HELBING (1936, Abb. 11) zu *Trocharion* gerechnete Hinterschädel aus dem Mittelmiozän von Steinheim ist allerdings nicht zu dieser Gattung gehörig, sondern dürfte von *Trochotherium cyamoides* der gleichen Fundstelle stammen (vgl. S. 782).

Wie in Punkt 3.2 (S. 771) erwähnt, weisen sich die Leptarctinae nur in ihrer Mittelohrstruktur als echte Mustelidae aus. Andere Merkmale, etwa die Einwurzeligkeit des  $M_2$  oder der Verlust der Kerbe in der  $P^4$ -Schneide, sind nicht oder nur unvollständig realisiert. Es dürfte sich somit bei dieser Gruppe um die Vertreter eines basalen Zweigs der Mustelidae handeln, deren Abspaltung in jedem Fall schon im Oligozän erfolgt sein muss.

Eine gewisse Sonderstellung nehmen die Mephitinae ein, da ihr  $M^1$  zu primitiven Züge aufweist, um auf musteline Formen rückbezogen werden zu können. Der erste obere Molar der Mephitinae ist durch eine lange geradegestreckte Aussenwand, zwei kräftige, weit voneinander entfernte Aussenhügel, einen deutlichen Protocon-Hinterarm (= Trigonum-Hinterkante) und ein posterolingual des Protoconus liegendes Innencingulum charakterisiert. Entsprechende mephitine  $M^1$ -Typen finden sich z.B. bei den mittelmiozänen Gattungen *Proputorius* (GINSBURG 1961, SCHMIDT-KITTNER 1976) und *Mesomephitis* (PITTER 1967) in Europa und Vorderasien. *Mydaus javanensis* und *Suillotaxus marchei* (Stinkdachse) sind als melin adaptierte Mephitinae anzusehen, die sich in südostasiatischen Reliktarealen gehalten haben. Eine enge Verwandtschaft von Stinkdachsen und Skunks vermutete bereits RADINSKY (1973) auf der Basis von Gehirnvergleichen.

Fasst man die rezenten Musteliden als eine phylogenetische Einheit auf und nimmt damit für die Mephitinae und Mustelinae einen in den entscheidenden Merkmalen typisch mustelid entwickelten gemeinsamen Vorläufer an, so muss dieser auf jeden Fall stratigraphisch älter als *Plesiogale* oder *Paragale* sein, da diese bereits eine *Martes*-artige Richtung eingeschlagen haben. Damit geht die Geschichte der Musteliden wohl mindestens bis ins Oberoligozän zurück, und die mustelide

Mittelohrstruktur ist stratigraphisch etwa gleich alt wie der procyonide Typ (zuerst bei *Plesictis branssatiensis* des obersten Oligozäns dokumentiert). Die mephitine Entwicklungsrichtung muss sich dabei kurz nach der Entstehung der ersten echten Musteliden verselbständigt haben. Ob die mephitine Variante der Mittelohrausbildung mit der frühen unabhängigen Geschichte dieser Subfamilie zusammenhängt oder eine spätere Anpassung an semiaride Klimabedingungen (HUNT 1974) darstellt, lässt sich gegenwärtig nicht sicher beurteilen. Eine andere prinzipielle Denkmöglichkeit, dass sich die Mephitinae noch vor der Entstehung der musteliden Mittelohrstruktur abgespalten haben, muss der Vollständigkeit halber zumindest erwähnt werden. Sie wird hier aber mangels gewichtiger Argumente nicht weiterverfolgt.

### 5. Probleme der Phylogenie und Klassifikation

Eine Ortsbestimmung der Musteloidea innerhalb des Systems der Carnivora hat zuletzt TEDFORD (1976, S.372) vorgenommen. Sie wird hier in ihren höheren Rängen übernommen, während die Gruppierungen auf den niedrigeren Rangstufen, vor allem was die marder- und kleinerenartigen Raubtiere betrifft, mit den eigenen Ergebnissen nicht vereinbar sind. Das System von TEDFORD ist insofern unvollständig, als die umfangreiche Fossilgruppe der Amphicyoniden nicht berücksichtigt wurde.

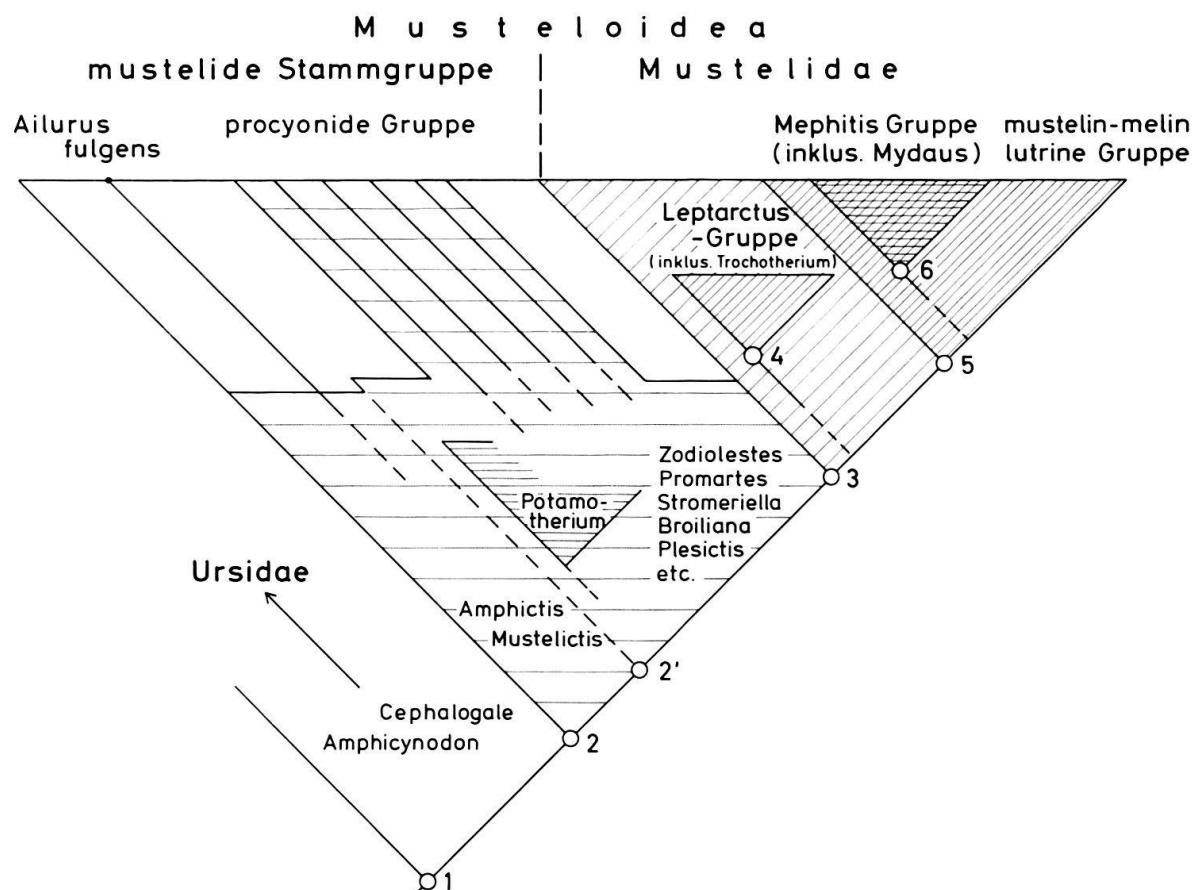


Fig. 27. Schema der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Musteloidea. Vgl. Punkt 5.

Das auf Seite 786 diskutierte Problem der irrtümlichen Einordnung von *Palaeogale* in die Arctoidea gibt Anlass, zu den von TEDFORD angeführten Unterscheidungskriterien von Feliformia und Caniformia (Cynoidea, Arctoidea) noch ein Gebissmerkmal hinzuzufügen, das sich als weitgehend zuverlässig erweist und auch bei Fossilformen leicht erkennbar ist: Es handelt sich um das Lingualcingulum des  $M^1$ , welches bei den Canoidea und Arctoidea den Protoconus als geschlossener Wulst halbkreisförmig umsäumt. Bei den Feloidea und Herpestoidea fehlt es entweder ganz, oder es ist lingual des Protoconulus unterbrochen.

### 5.1 Basale monophyletische Gruppierungen

#### a) Monophyletische Gruppierung 1 (vgl. Fig. 27)

Die Ursiden bilden vermutlich zusammen mit den Musteloidea-Vertretern eine monophyletische Entfaltungsphase, die derjenigen der Musteloidea vorausgeht. Dafür sprechen die paläozoogeographische Verbreitung und auch die weitgehenden Übereinstimmungen der oligozänen Vertreter dieser Gruppen im Schädelbau, der Gehörregion und im Gebiss. Allerdings ist es bisher nicht möglich, diese Gruppierung durch eine allen Vertretern gemeinsame Spezialhomologie abzusichern. Alle bisherigen alttertiären Funde deuten indirekt darauf hin, dass die phylogenetische Abspaltung der ursiden, procyoniden und musteliden Raubtiere aus dem arctoiden Stamm während des Obereozäns und des Unteroligozäns in Asien erfolgte, d. h. zur Zeit der faunistischen Isolation Eurasiens vom amerikanischen Kontinent. Bereits zur Zeit der Einwanderung der ersten Vertreter dieser Radiation nach Europa zu Beginn des Unterstampiums («Grande Coupure») war die Spaltung in einen ursiden und musteloiden Zweig erfolgt.

Die späteren Sondermerkmale der Ursiden sind bei den oligozänen Vorläufern (z. B. *Cephalogale*) noch nicht verwirklicht. Es sind dies der im Foramen jugulare versenkte Hintereingang des Carotiskanals, die Verbreiterung der äusseren Gehörregion (und damit Verlängerung des Meatus auditivus externus bzw. die relative Vergrösserung des Ectotympanicums), die Erweiterung des Venenkanals des Sinus petrosum inferior und die Verlängerung des  $P^4$  und der Molaren. Andererseits besitzen die ersten Musteloidea des Oligozäns noch nicht die Apomorphien, die für spätere Entwicklungsstadien bezeichnend sind. Solche nachträglichen Erwerbungen sind z. B. der Verlust des Alisphenoid-Kanals, der verkürzte Carotiskanal, der Verlust der  $P^4$ -Kerbe oder die procyonide bzw. mustelide Gestaltung des Mittelohrs.

Die Frage, in welcher verwandtschaftlichen Beziehung die hier behandelte Gruppierung zu den Amphicyoniden steht, ist nicht Gegenstand der vorliegenden Studie. Doch bilden die Amphicyoniden aufgrund ihrer alt- und neuweltlichen Verbreitung im Alttertiär offensichtlich eine noch basalere Radiation der arctoiden Raubtiere, deren Beginn noch vor der zoogeographischen Isolationsphase Eurasiens und Amerikas anzusetzen ist.

#### b) Monophyletische Gruppierung 2

Sie setzt sich aus den Vertretern der ersten musteloiden Radiation zusammen und umfasst damit die Musteliden, die Procyonidengattungen sowie *Ailurus fulgens*

und die in der vorliegenden Arbeit als primitive Musteloidea diskutierten Fossilformen. Dabei bleiben die oligozänen Gattungen *Mustelavus* und *Amphicticeps* in ihrer Zugehörigkeit unsicher, wenngleich sie weit wahrscheinlicher unabhängige Entwicklungen dokumentieren. Die Abgrenzung der musteloiden Gruppe in ihrer Gesamtheit gegenüber den übrigen arctoiden Raubtieren ist gegenwärtig letztlich nur anhand des relativ schwachen Kriteriums «Verlust des  $M_3$ » möglich. Diese Unterscheidung bezieht sich in erster Linie auf die nächstverwandte Gruppe der Ursiden. Ein gemeinsamer Vorläufer der als ursid anzusprechenden oligozänen *Cephalogale*-Verwandten und der primitiven musteloiden Fossilformen der Gruppierung 2 dürfte vor der «Grande Coupure» (Lattorf bzw. Oberes Ludien) existiert haben.

In Figur 27 ist innerhalb der Einheit 2 noch eine Gruppierung 2' ausgeschieden. Diese umfasst die Formen, welche sich durch den Verlust des Alisphenoidkanaals auszeichnen. Ihre phylogenetische Homogenität ist nicht gesichert.

### c) Monophyletische Gruppierung 3 (= Mustelidae s. str.)

Sie bildet eine Untereinheit der Gruppe 2 und hebt sich von dieser durch die besondere Ausbildung des Mittelohrs und, mit wenigen Ausnahmen (vgl. S. 774), durch den Verlust der  $P^4$ -Kerbe ab. Das Kriterium «Verlust der Kerbe in der  $P^4$ -Schneide» ist letztlich das Ergebnis eines Reduktionsvorgangs (vgl. S. 773) und hat in taxonomischer Hinsicht einen Nachteil mit anderen Reduktionsentwicklungen gemeinsam, nämlich den, dass Rückbildungen vorhandener Strukturen, sofern sie überhaupt auftreten, eine gewisse Wahrscheinlichkeit der Mehrfachrealisation haben. Das musteloide Mittelohr hat als relativ komplexe, neue Struktur einen hohen Aussagewert, ist aber, aufgrund sekundärer Weiterentwicklung, nicht mehr bei allen rezenten Musteliden präsent. Der Unsicherheitsfaktor liegt in diesem Fall in der Annahme, dass die mephitine Mittelohrausbildung eine musteline Ausgangsform hatte und aus adaptiven Gründen stark verändert wurde. Immerhin vermögen sich die beiden genannten Merkmale auch durch ihr gemeinsames Auftreten nur innerhalb der Mustelidae s. str. gegenseitig zu stützen.

Da es relativ unwahrscheinlich ist, dass beide Spezialhomologien genau zur selben Zeit entstanden sind, ist zu erwarten, dass eines der beiden Merkmale etwas weniger umfassend verbreitet und damit etwas jünger ist.

Im vorliegenden Fall, d.h. innerhalb der Mustelidae s. str., erweist sich die Sonderentwicklung im Mittelohr als wirklich basal. Der Verlust der  $P^4$ -Kerbe muss etwas später erfolgt sein, da es Fossilformen gibt, die zwar im Mittelohr eine kavernenartig verdeckte Suprameatal-Fossa besitzen, aber die Kerbe im oberen Reisszahn noch nicht oder nicht vollständig verloren haben. Dies gilt z.B. für die Gattung *Leptarctus* und wahrscheinlich auch für *Trocharion* und *Craterogale*, d.h. für die Angehörigen des leptarctinen Formenkreises. Durch die Zugehörigkeit dieser Formen zu den Musteliden s. str. ergibt sich für die primitivsten fossilen Musteliden ein von den rezenten Formen stark abweichendes Bild. Insbesondere muss für die frühen Fossilvertreter noch ein relativ grosser  $M^1$  mit langer Aussenwand, ein  $P^4$  mit geteilter Schneide sowie ein zweiwurzeliger  $M_2$  angenommen werden.

## 5.2 Untergruppen innerhalb der Mustelidae und ihre Verwandtschaftsbeziehungen

Die im folgenden besprochenen Gruppierungen besitzen als basale Synapomorphie eine nach ventral verdeckte, kavernenartige Fossa supratevertebrale im Mittelohr oder stammen, wie angenommen werden darf (S. 793), von Vorläufern ab, die dieses Merkmal realisiert besaßen.

### a) Leptarctide-Gruppe (Einheit 4 in Fig. 27)

*Phylogenetische Beurteilung.* – Monophyletisch.

*Spezialhomologien.* – Bulla tympanica keilförmig und nach ventral verlängert. Vorderrand der Bulla eng mit dem Processus postglenoideus verwachsen.

*Primitivmerkmale.* –  $M_2$  zweiwurzelig.  $M^1$  mit langer Aussenwand.

*Parallelentwicklungen.* –  $P^4$ -Schneide zweigeteilt (*Trocharion*), aber mit der Tendenz zum Verlust der Kerbe (*Leptarctus*, *Craterogale*). Auftreten zweier knöcherner Scheitelkämme ähnlich *Plesictis*.  $P^4$  z. T. mit akzessorischem Innenhügel und darin den melinen Formen gleichend.

*Gattungsvertreter.* – *Trocharion*, *Leptarctus* (= *Hypsoparia*), *Craterogale*.

### b) Mustelide Untergruppe (Einheit 5)

*Phylogenetische Beurteilung.* – Monophyletisch.

*Spezialhomologien.* –  $M_2$  einwurzelig;  $P^4$ -Schneide ungeteilt.

*Primitivmerkmale.* –  $M^1$  teils noch mit langer Aussenwand;  $M_1$  z. T. noch mit hohem Metaconid.

*Parallelentwicklungen.* – Der Verlust der Kerbe in der  $P^4$ -Schneide hat sich offenbar unabhängig von der *Leptarctus*-Gruppe realisiert. Möglicherweise war die Prädisposition zu dieser Entwicklung aber schon bei dem gemeinsamen Vorläufer vorhanden.

### c) Mephitine Gruppe (Einheit 6)

*Phylogenetische Beurteilung.* – Monophyletisch.

*Spezialhomologien.* –  $M_2$  einwurzelig;  $P^4$ -Schneide ohne Kerbe. Fossa supratevertebrale resorbiert. Recessus epitympanicus zu einer grossen Mittelohr-Nebenhöhle erweitert.

*Primitivmerkmale.* –  $M^1$  mit langer Aussenwand; Gehirn sehr ursprünglich (vgl. RADINSKY 1973).

*Gattungsvertreter.* – *Mephitis*, *Spilogale*, *Conepatus*, *Mydaus* (inkl. *Suillotaxus*), *Promephitis*, *Proputorius*.

### d) Mustelin-melin-mellivorin-lutrine Gruppierung

*Phylogenetische Beurteilung.* – Es handelt sich um eine Gruppierung, die die Synapomorphien der Musteliden s.str. (monophyletische Einheit 5) besitzt. Eigene, für alle Gattungsvertreter bezeichnende Sondermerkmale fehlen. Stammesgeschichtlich wahrscheinlich heterogen.

*Parallelentwicklungen.* –  $M^1$  z.T. verschmälert, ähnlich verschiedenen primitiven Musteloidea (z.B. *Plesictis*, *Oligobunis*, *Aelurocyon*);  $M^1$  z.T. sekundär wieder vergrössert (z.B. *Arctonyx*, *Meles*, *Melodon*, *Promeles*, *Parataxidea*); Tendenz zur Resorption der Supratevertebral-Fossa bei «melineen» und aquatischen Formen (z.B. *Arctonyx*, *Meles*, *Plesiogulo*, *Parataxidea*, *Lutra*, *Pteronura*).

*Gattungsvertreter.* – Alle rezenten Mustelidae, ausgenommen die oben unter «mephitine Gruppe» (monophyletische Einheit 6) zusammengefassten Formen. Die ältesten Fossilformen sind *Plesiogale* und *Paragale*.

#### e) Verzweigungsfolge

Geht man davon aus, dass die Tendenz zum Verlust der  $P^4$ -Schneide bei den leptarctinen Formen eine Parallelentwicklung bedeutet und die Reduktion des  $M_2$  zur Einwurzeligkeit innerhalb der Musteliden nicht mehrmals erfolgt ist, so ergibt sich eine basale Aufteilung in zwei phylogenetisch gleichwertige Einheiten.

Die eine Gruppierung enthält nur die Angehörigen des leptarctinen Formenkreises. Die zweite Gruppierung umfasst dagegen die mephitinen, mustelin, mellivorinen, melinen und lutrinen Gattungen, zu denen insbesondere auch alle rezenten Vertreter der Familie Mustelidae gehören.

Ein zweites Abspaltungsereignis führte zur Verselbständigung der mephitinen Gruppe gegenüber dem mustelin-mellivorin-melin-lutrinen Gattungskomplex. Die Mephitinen sind durch die ihnen gemeinsame Sonderentwicklung im Mittelohr als phylogenetisch einheitlich ausgewiesen. In vielen Merkmalen, etwa der Gehirnentwicklung und der Gebissausbildung (lange Aussenwand des  $M^1$ , grosses Metaconid des  $M_1$ ), weisen sie primitivere Züge auf als die Formen der Alternativgruppe (mit Ausnahme von *Helictis*). Diese, die Mustelinae, «Melinae», Mellivorinae und Lutrinae umfassende Formenmannigfaltigkeit lässt sich bisher nicht durch eine gemeinsame Spezialhomologie charakterisieren. Mit dem Nachweis, dass die bisher als Melinae klassifizierten Gattungen teils den Mephitinen angehören, teils von mustelin Formen abzuleiten sind, kann diese Unterfamilie keine taxonomische Existenz mehr beanspruchen. Die Berechtigung der Mellivorinae als systematische Gruppe und die Frage der phylogenetischen Einheitlichkeit der aquatisch spezialisierten Musteliden (Lutrinae) können nur durch weitere Detailuntersuchungen entschieden werden.

#### 5.3 Apomorphieschema der Musteloidea und Serumverwandtschaft

Vergleicht man das in Figur 27 gezeigte Verzweigungsschema arctoider Raubtiere mit dem von SEAL, PHILLIPS & ERICKSON (1970) erarbeiteten Phänogramm der serologischen Ähnlichkeit innerhalb der Carnivoren, so fällt ein deutlicher Unterschied auf. Er betrifft die Beziehungen der ursiden, musteliden und procyoniden Formen zueinander. Während nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit die

Musteliden der jüngste Zweig der Arctoidea sind und die procyoniden Gattungen und Ursiden phylogenetisch basaleren Verwandtschaftskomplexen angehören, kommen SEAL et al. hierin genau zu der entgegengesetzten Darstellung. Der Widerspruch löst sich auf, wenn man beachtet, dass das Verzweigungsschema von Figur 27 auf der Basis von neu auftretenden Merkmalen (Apomorphien) erstellt wurde. Das Phänogramm der Immundistanz beruht hingegen auf der abnehmenden serologischen Ähnlichkeit und damit letztlich auf der Abnahme plesiomorpher Eigenschaften. Die in dem Phänogramm von SEAL et al. enthaltene Aussage aber, dass die Ursiden und Procyoniden in Primitivmerkmalen einander näherstehen als gegenüber den Musteliden, deckt sich ohne weiteres mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit und auch mit der Darstellung in Figur 27.

#### 5.4 Ist eine Klassifikation der Musteloidea gegenwärtig möglich?

Einer befriedigenden taxonomischen Auswertung der sich abzeichnenden phylogenetischen Differenzierungen stehen gegenwärtig verschiedene Schwierigkeiten entgegen. Einige davon begründen sich aus dem noch immer unvollkommenen Kenntnisstand, während andere mehr prinzipiellen Charakter haben:

a) Innerhalb der arctoiden Raubtiere finden sich neben Gruppen, die sich mit Hilfe von Spezialhomologien in ihrem Umfang gut abgrenzen lassen, auch solche, deren Charakterisierung letztlich typologisch ist oder auf einer negativen Definition basiert.

Dies gilt in erster Linie für die mustelide Stammgruppe (vgl. Fig. 27). Sie lässt sich bei genauer Betrachtung nur als eine Gruppierung von Gattungen ansehen, welche zwar die Synapomorphie der Musteloidea aufweist, nämlich den Verlust des  $M_3$ , nicht aber das besondere Merkmal der Musteliden, d.h. die nach ventral verdeckte Fossa suprameatale. Dass der musteliden Stammgruppe keine taxonomische Identität zukommen kann, wird insbesondere im Zusammenhang mit der Frage der Herkunft der Pinnipedier verständlich. Sollte sich die Vermutung TEDFORDS (1976) bestätigen, dass die Seehunde (Phocidae) aus der näheren Verwandtschaft von *Potamotherium*, und damit der musteliden Stammgruppe, herstammen (vgl. folgenden Punkt b), so verliert diese damit weiter an Umfang.

Auch dem Gattungskomplex der «Procyoniden» kann im strengen Sinn keine taxonomische Identität zukommen. Er umfasst ähnliche, nämlich omnivor spezialisierte rezente Nachfahren der musteliden Stammgruppe. Sondermerkmale, welche innerhalb dieser Gruppierung auftreten, sind jeweils auf eine Gattung beschränkt oder in nicht eindeutig interpretierbarer Weise verteilt (siehe POCOCK 1921a) und deuten zumeist auf eine bereits lange unabhängige Geschichte hin.

Eine weitere, unabhängige, bis zur Jetzzeit reichende Linie der musteliden Stammgruppe ist die Gattung *Ailurus*. Sie zeigt durch die Persistenz des Alisphe-noidkanals und die noch geringe Entwicklung von dorsalen Mittelohrgruben (Recessus ephitympanicus, Fossa muscularis major) noch ursprünglichere Züge als die «Procyoniden» und nähert sich hierin den oligozänen Stammgruppenvertretern sowie den ebenfalls primitiv gebliebenen ursiden Formen an.

Innerhalb der Musteliden sind die bisher als Mustelinae, Lutrinae und Mellivrinae klassifizierten Formen und ein Teil der «Melinae» (ausgenommen *Mydaus*,

und *Suillotaxus*) mangels Spezialhomologien und aufgrund wahrscheinlicher Parallelentwicklungen schwer zu beurteilen. Ihnen stehen die *Leptarctus*-Gruppe und die *Mephitis*-Gruppe als homogene phylogenetische Einheiten gegenüber.

b) Auch in dem Falle, dass sich die in Punkt 5.1 unterschiedenen monophyletischen Gruppen in ihrem Umfang und ihrer hierarchischen Aufeinanderfolge durch weitere Untersuchungen bestätigen lassen, muss doch die Frage der absoluten Rangeinstufung in einem taxonomischen System zunächst offenbleiben. Der Grund liegt vor allem in der noch unsicheren phylogenetischen Position der «Pinnipedia» innerhalb der Arctoidea, deren Klärung eine unmittelbare Auswirkung auf die Ranghöhe aller arctoiden Gruppen hat. TEDFORD (1976) zufolge sind die Pinnipedier polyphyletischer Herkunft und wären teils aus den Ursiden (Otariidae), teils von den Musteloidea abzuleiten (Phocidae). Nach den vorliegenden Untersuchungen der Gehörregion können aber nicht die Musteliden selbst, sondern allenfalls bestimmte Vertreter der musteliden Stammgruppe der Wurzel der Phociden (Robben) nahestehen. Die Argumente TEDFORDS zur Ableitung der Phociden aus der Nähe von *Potamotherium* haben allerdings nur beschränkte Gültigkeit, da die von ihm angeführten Übereinstimmungen aus dem stark adaptiv geprägten Bereich des Bewegungsapparats stammen (Schulterblatt). Die in der vorliegenden Arbeit aufgezeigten Ähnlichkeiten von *Phoca* und *Potamotherium* in der Mittelohrregion sind zu wenig charakteristisch, um die Auffassung TEDFORDS nachhaltig unterstützen zu können.

c) Bereits jetzt lässt sich absehen, dass die «klassischen» taxonomischen Rangstufen von der Superfamilie abwärts nicht ausreichen, um die phylogenetische Differenzierung innerhalb der Arctoidea (inklusive Amphicyoniden) auszudrücken. Abhilfe ist nur möglich, wenn die arctoiden Carnivoren insgesamt auf einen höheren Rang gehoben oder aber neue taxonomische Zwischenstufen zugelassen werden.

d) Die in der vorliegenden Studie als Apomorphien behandelten Merkmale der Gehörregion sind Teile eines komplexen Funktionszusammenhangs, dessen Differenzierung einen längeren Zeitraum beansprucht hat und über eine Folge von Zwischenstadien abgelaufen ist. So muss für die Herausbildung des musteliden Mittelohrtyps aus einer primitiven, procyoniden Vorform wahrscheinlich eine beträchtliche Zeitspanne mit entsprechenden Übergangsformen veranschlagt werden. Es ist damit eher der geringen Dichte der Fossildokumentation zuzuschreiben, dass gegenwärtig keine Abgrenzungsschwierigkeiten der Musteliden gegenüber der musteliden Stammgruppe bestehen.

e) Die in den vorausgehenden vier Punkten angeführten Schwierigkeiten erklären, warum eine Systematik der Bären- und Marderartigen, die eine gewisse Aussicht auf Bestand hat, gegenwärtig nicht geliefert werden kann. In jedem Falle sollte aber in einem Klassifikationsversuch zum Ausdruck kommen, inwiefern er sich auf gesicherte oder weniger gut gesicherte Gruppierungen stützt, da sonst ein grösserer Informationsgehalt vorgetäuscht wird, als dem tatsächlichen Wissensstand entspricht. In der folgenden Gliederung sind daher neben den phylogenetisch wahrscheinlich homogenen Einheiten auch die übrigen Gattungskomplexe in Form

einer offenen Nomenklatur berücksichtigt. Die Zuteilung taxonomischer Rangstufen hat gemäss Punkt b dieses Unterkapitels vorläufigen Charakter. Ausserdem sind innerhalb der unterschiedenen musteloiden Gruppen nur diejenigen fossilen Gattungen einzeln aufgeführt, deren Zuordnung gegenwärtig schon mit ausreichender Wahrscheinlichkeit möglich ist.

## 6. Vorläufige Klassifikation der Musteloidea ohne Berücksichtigung der Pinnipedia

### I. Superfamilie Ursoidea

### II. Superfamilie Musteloidea

- A. mustelide Stammgruppe (bisher nur typologisch fassbar und gliederbar)
  - 1. Fossilformen mit amphictidem Mittelohr und Alisphenoidkanal: *Amphictis*, *Mustelictis* (S. 775f.).
  - 2. Rezente Formen mit amphictidem Mittelohr und Alisphenoidkanal: *Ailurus* (S. 783f.).
  - 3. Formen mit abgewandeltem amphictidem Mittelohr: *Potamotherium* (S. 779).
  - 4. Formen mit procyonidem Mittelohr: *Plesictis*, *Broiliiana*, *Stromeriella*, (?)*Miomephitis*, (?)*Trochotherium*, (?)*Alopecocyon*, (?)*Simocyon* (S. 780f.).
  - 5. Neuweltliche Fossilformen mit amphictid-procyonidem Mittelohr: *Promartes*, *Oligobunis*, *Aelurocyon* (= *Megalictis*), *Zodiolestes* (S. 782).
  - 6. Die rezenten amerikanischen Procyoniden: *Procyon*, *Nasua*, *Potos*, *Bassaris-cus*, *Bassaricyon*.

### B. Familie: Mustelidae

- 1. «Infrafamilie: Leptarctidi» *Leptarctus* (= *Hypsoparia*), *Craterogale*, *Trocharion* (vgl. S. 794).
- 2. «Infrafamilie: Mustelidi»
  - a) Mustelin-melin-mellivorin-lutrine Gruppierung (interne Verwandtschaftsbeziehungen noch wenig bekannt): alle Mustelidae im Sinne von SIMPSON (1949), ausgenommen die nachfolgend unter IIB 2b genannten Gattungen, ausgenommen die Formen der musteliden Stammgruppe (IIA 1-5), ausgenommen *Palaeogale* und *Sivanasua* (vgl. S. 786f.), ausgenommen *Mustelavus* und *Amphicticeps* (vgl. S. 784f.).
  - b) Mephitinae: rezente Gattungen *Mephitis*, *Conepatus*, *Spilogale*, *Mydaus* (inklusive *Suillotaxus*); fossile Gattungen, z. B. *Promephitis*, *Proputorius*.

## 7. Zur Verbreitungsgeschichte der Musteloidea

Vertreter primitiver Arctoidea (Amphicyoniden) waren bereits im höheren Eozän und Oligozän in der Alten und Neuen Welt verbreitet. Wahrscheinlich schon im frühen Oligozän entwickelte sich in Asien ein arctoider Zweig, der sich früh in eine ursoide und eine musteloide Entwicklungsrichtung auf trennte. Die Aufspaltung muss bereits vor der grossen Einwanderungsphase asiatischer Faunenelemente in Europa erfolgt sein (d.h. im Obereozän nach dem Verständnis französischer Autoren bzw. Unteroligozän im Sinne der westdeutschen und österreichischen

Stratigraphen). Die frühe Verselbständigung der beiden letztgenannten Gruppen geht aus der Tatsache hervor, dass sie bereits zum Zeitpunkt ihres ersten Erscheinens in Europa einige unterschiedliche Merkmale und Entwicklungstendenzen aufwiesen (z. B. der Verlust des  $M_3$  bei den Musteloidea und die Tendenz zur Vergrößerung des  $M^2$  bei den Ursoidea).

Die radiative Entfaltung der Musteloidea begann im höheren Oligozän und hatte bereits eine beträchtliche Formenvielfalt erreicht, als im Aquitan erste Vertreter nach Nordamerika einwanderten. Die Gattungen *Palaeogale* und *Mustelavus*, die bisher allgemein als oligozäne Mustelidenvertreter in Nordamerika betrachtet wurden, gehören wohl nicht zu dieser Gruppe noch zu den Musteloidea überhaupt. *Palaeogale* gehörte der feloiden Verwandtschaft an (vgl. S. 786), während der sehr unvollkommen dokumentierte *Mustelavus* nach seinen Gebissmerkmalen bestenfalls ein sehr basaler Angehöriger der Arctoidea, viel wahrscheinlicher aber ein *Cynodictis*-Verwandter mit fortgeschrittenen Molarenreduktion ist (vgl. S. 785).

In Nordamerika entfalteten sich zunächst die marderähnlichen Gattungen *Promartes*, *Oligobunis* und *Zodiolestes*. *Aelurocyon* (= *Megalictis*) stellt eine stratigraphisch jüngere Grossform dieses Formenkreises dar. Deutliche omnivore Spezialisierungen nach Art der rezenten Procyoniden waren im Miozän noch nicht entwickelt.

Europäische Fossilformen der ersten Radiation sind vor allem im Untermiozän (Aquitän-Burdigal) reich vertreten. Neben marderartigen (*Plesictis genettoides*) und mauswieselartigen Spezialisierungen («*Plesictis*» *mayri*) existierten bereits omnivore Typen wie *Stromeriella* und *Broiliiana*. Letzte wahrscheinliche Vertreter der primitiven Musteloidea (= mustelide Stammgruppe) in Europa sind *Alopecocyon* und *Simocyon* (vgl. DE BEAUMONT 1964). Die aus der musteliden Stammgruppe hervorgegangenen Musteliden haben sich wahrscheinlich schon im ausgehenden Oligozän verselbständigt. Dafür spricht der Umstand, dass die mustelide Gehörregion, als gemeinsames Basismerkmal dieser Gruppe, auch bei Gattungen auftritt, die noch einen zweiwurzeligen  $M_2$  besitzen (*Leptarctus*-Gruppe). Sowohl die leptarctiden Formen als auch die etwas später entstandenen Mephitinen sind altweltlichen Ursprungs. Die *Leptarctus*-Gruppe war im Miozän mit dem sehr primitiven Genus *Trocharion* in Europa verbreitet und mit spezialisierten Vertretern in Asien und Nordamerika.

Entgegen der bisherigen Meinung, dass die Mephitinae (Skunk-Verwandte) heute ganz auf die Neue Welt beschränkt seien, wird hier die Gattung *Mydaus* (der Stinkdachs), die gegenwärtig in Ostasien noch zwei Reliktareale (Java-Malaya) bewohnt, als weiterer Angehöriger dieser Gruppe angesehen. Für die hier vertretene Auffassung sind vor allem die auf S. 765 besprochenen Kriterien der Gehörregion massgebend.

Wann die Mustelidae Afrika besiedelt haben, ist noch nicht eindeutig zu beantworten. Einzelzähne eines lutrin spezialisierten Carnivoren finden sich in dem neuen Material der wahrscheinlich untermiozänen Fundstelle Songhor in Kenia. Ausser diesen spärlichen Belegen sind Musteliden bisher weder aus dem Untermiozän noch aus dem tieferen Mittelmiozän nachgewiesen. Möglicherweise sind sie erst spät, nämlich zur Zeit des vindobonischen Faunenaustausches mit Kleinasien oder als Elemente der eurasiatischen Hipparionfauna, nach Afrika gelangt.

### Verdankungen

Die vorliegenden Untersuchungen machten umfangreiche Vergleiche an fossilem und rezentem Schädel- und Gebissmaterial notwendig. Im Lauf der Arbeit wurden die Sammlungen zahlreicher Museen und Universitätsinstitute besucht. Mein besonderer Dank für ihre hilfreiche Unterstützung beim Studium von Vergleichsmaterial gilt daher den Damen und Herren Prof. Louis de Bonis, Paris, Dr. Hans de Bruijn, Utrecht, Prof. Chiu Changsiang, Peking, Prof. Chow Min-chen, Peking, Dr. Burkart Engesser, Basel, Dr. Henry Galiano, New York, Prof. Léonard Ginsburg, Paris, Dr. Elmar Heizmann, Ludwigburg, Dr. Marguerite Hugueney, Lyon, Dr. Johannes Hürzeler, Basel, Dr. Richard Kraft, München, Dr. Brigitte Lange-Badré, Paris, Dr. Pierre Mein, Lyon, Dr. Richard Tedford, New York, Dr. Ingrid Weigel, München.

Frau Hella Lang, Mainz, danke ich herzlich für das Schreiben des mehrmals umgearbeiteten und veränderten Manuskripts. Herrn Manfred Schmicking, Mainz, bin ich für die Herstellung der Figuren 20 und 27 zu Dank verpflichtet.

### LITERATURVERZEICHNIS

- BEAUMONT, G. DE (1964): *Essai sur la position taxonomique des genres Alopecocyon Viret et Simocyon Wagner (Carnivora)*. - Eclogae geol. Helv. 57/2, 829-836.
- (1968): *Note sur la région auditive de quelques Carnivores*. - Arch. Sci. (Genève) 21/2, 213-224.
- (1968a): *Note sur l'ostéologie crânienne de Plesiogale Pomel (Mustelidae, Carnivora)*. - Arch. Sci. (Genève) 21/1, 27-34.
- (1976): *Remarques préliminaires sur le genre Amphictis Pomel (Carnivore)*. - Bull. Soc. vaud. Sci. Nat. 73/350, 171-180.
- BONIS, L. DE (1973): *Contribution à l'étude des Mamifères de l'Aquitaniens de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Perissodactyles*. - Mém. Mus. nat. Hist. nat. (Paris) (C) 28, 1-192.
- (1976): *Découverte d'un crâne d'Amphictis (Mammalia, Carnivora) dans l'Oligocène supérieur des Phosphorites du Quercy (Lot)*. - C.R. Acad. Sci. (Paris) 283, 327-330.
- DEHM, R. (1950): *Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern*. - Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. [N.F.] 58, 1-141.
- GERVAIS, P. (1867-1869): *Zoologie et Paléontologie générales*. - Paris.
- GINSBURG, L. (1961): *La faune des Carnivores miocènes de Sansan Gers*. - Mém. Mus. nat. Hist. nat. (Paris) (C) 9, 1-187.
- (1966): *Les Amphicyons des Phosphorites du Quercy*. - Ann. Paléont. (Vertébrés) 52, 23-64.
- HELBLING, H. (1930): *Zwei oligocaene Musteliden (Plesictis genettoides Pomel - Palaeogale angustifrons Pomel)*. - Abh. schweiz. paläont. Ges. 50, 1-35.
- (1936): *Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. Teil V: Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. A. Mustelidae*. - Palaeontographica, Suppl.-Bd. 8, 1-56.
- HOUGH, J. R. (1948): *The Auditory Region in some Members of the Procyonidae, Canidae, and Ursidae*. - Bull. amer. Mus. nat. Hist. 92/2, 67-118.
- HUNT, R. M., Jr. (1974): *The Auditory Bulla in Carnivora: An Anatomical Basis for Reappraisal of Carnivore Evolution*. - J. Morph. 143, 21-76.
- (1977): *Basicranial Anatomy of Cynelos Jourdan (Mammalia: Carnivora), an Aquitanian Amphicyonid from the Allier Basin, France*. - Paleont. 51/4, 826-843.
- KAMPEN, P. V. VAN (1905): *Die Tympanalgegend des Säugetierschädels*. - Gegenbaurs morphol. Jb. 34, 321-720.
- LANGE, B. (1969): *Un nouveau Musteliné des Phosphorites du Quercy, Mustelictis piveteaui*. - C.R. Acad. Sci. (Paris) 268, 2870-2872.
- (1970): *Mustelictis piveteaui Mustélidé nouveau des phosphorites du Quercy*. - Ann. Paléont. (Vertébrés) 56/1, 75-88.
- LAVOCAT, R. (1952): *Sur les Affinités de quelques carnassiers de l'Oligocène d'Europe, notamment du Genre Plesictis Pomel et du Genre Proailurus Filhol*. - Mammalia 16, 62-73.
- MATTHEW, W. D. (1907): *A Lower Miocene Fauna from South Dakota*. - Bull. amer. Mus. nat. Hist. 23/9, 169-219.

- (1924): *Third contribution to the Snake Creek Fauna*. — Bull. amer. Mus. nat. Hist. 50, 59–210.
- MATTHEW, W. D., & GRANGER, W. (1924): *New Carnivora from the Tertiary of Mongolia*. — Amer. Mus. Novitates 104, 1–9.
- PALMOWSKI, J., & WACHENDORF, H. (1966): *Eine unteroligozäne Wirbeltierfauna aus einer Spaltenfüllung in Herrlingen/Blau (Württ.)*. — Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 6, 229–245.
- PETTER, G. (1967): *Paragale härzeleri nov. gen. nov. sp. Mustélidé nouveau de l'Aquitaniens de l'Allier*. — Bull. Soc. géol. France (7), 9, 19–23.
- (1971): *Origine, Phylogenie et Systematique des Blaireaux*. — Mammalia 35/4, 567–597.
- POCOCK, R. I. (1921a): *The External Characters and Classification of the Procyonidae*. — Proc. zool. Soc. London 1921, 389–422.
- (1921b): *The Auditory Bulla and other Cranial Characters in the Mustelidae*. — Proc. zool. Soc. London 1921, 437–486.
- POHLE, H. (1917): *Pseudobassaris riggsi, gen. nov. spec. nov. für Amphictis spec. Riggs*. — Sitzber. Ges. natf. Freunde Berlin 1917/6, 403–411.
- POMEL, A. (1846): *Mémoire pour servir à la géologie paléontologique des terrains tertiaires du département de l'Allier*. — Bull. Soc. géol. France (2), 3, 353–373.
- (1853): *Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier*. — Paris.
- QIU ZHANXIANG & SCHMIDT-KITTLER, N. (im Druck): *On the phylogeny and zoogeography of the leptarctines (Carnivora, Mammalia)*.
- RADINSKY, L. (1973): *Are stink badgers Skunks? Implications of Neuroanatomy for Mustelid Phylogeny*. — Mammalogy 54/3, 585–593.
- SCHLOSSER, M. (1899): *Über die Bären und bärenähnlichen Formen des europäischen Tertiärs*. — Paläontographica 46, 95–148.
- (1916): *Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend*. — Abh. k. bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Kl. 28/6, 1–78.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1976): *Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasiens*. — Palaeontographica (A) 155/1–4, 1–131.
- SCOTT, W. B., & JEPSEN, G. L. (1936): *The mammalian fauna of the White River Oligocene-Part I. Insectivora and Carnivora*. — Trans. amer. Phil. Soc. [n.s.] 28, 1–153.
- SEAL, U. S., PHILLIPS, N. I., & ERICKSON, A. W. (1970): *Carnivora systematics: immunological relationship of bear serum albuns*. — Compar. Biochem. Physiol. 32, 33–48.
- SIMPSON, G. G. (1946): *Palaeogale and allied early Mustelids*. — Amer. Mus. Novitates 1320, 1–14.
- (1949): *The principles of classification and a classification of mammals*. — Bull. amer. Mus. nat. Hist. 85, 1–350.
- TEDFORD, R. H. (1976): *Relationship of Pinnipeds to other Carnivores (Mammalia)*. — Syst. Zool. 25, 363–374.
- THENIUS, E. (1969): *Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden)*. — Handb. Zool. 8/2. Berlin.
- (1979): *Zur systematischen und phylogenetischen Stellung des Bambusbären: Ailuropoda melanoleuca David (Carnivora, Mammalia)*. — Z. Säugetierk. 44, 286–305.
- VIRET, J. (1929): *Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise*. — Ann. Univ. Lyon 1/47, 1–299.

