

Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 74 (1981)
Heft: 3

Artikel: Zur Stammesgeschichte der marderverwandten Raubtiergruppen (Musteloidea, Carnivora)
Autor: Schmidt-Kittler, Norbert
Kapitel: 3: Die Entwicklung von Sondermerkmalen innerhalb der Musteloidea
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-165130>

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: 17.04.2026

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

Masse 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 verfolgbare.

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 evolutierteren 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

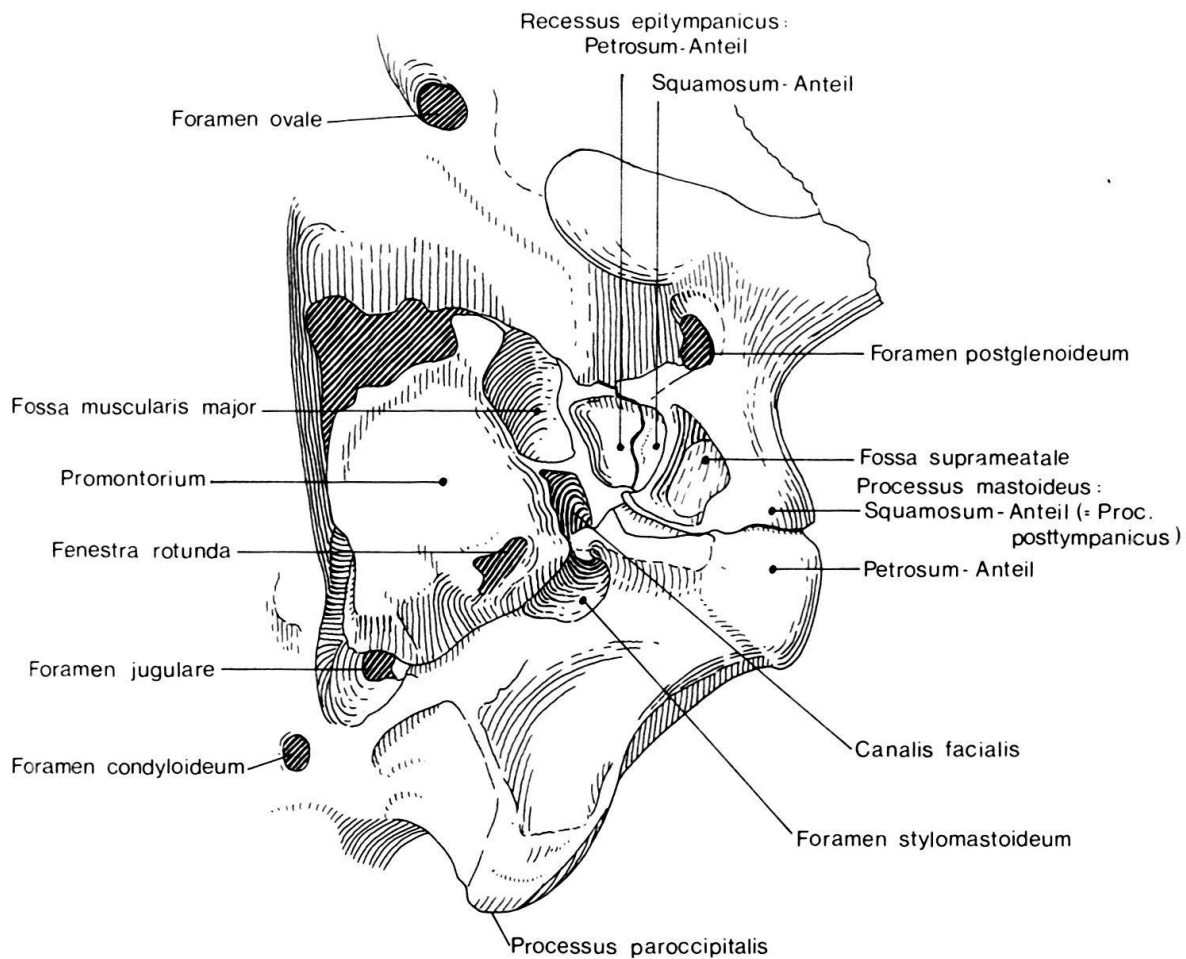


Fig. 1. Benennung der Elemente der Schädelbasis und der Gehörregion am Beispiel von *Bassariscus astutus*; Bulla tympanica entfernt.

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 (P⁴) 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 suprameatale) 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 suprameatale der Procyoniden gleichzusetzen sei, blieb aber im Zweifel. LAVOCAT (1952, S.65 und Abb. 1) vermutete zwar eine Fossa suprameatale 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 Knochen- schuppe in zwei Gruben gegliedert ist (Fig. 15 und S. 765). Die der Fossa suprameatale in Wirklichkeit entsprechende Kaverne ist bei den rezenten 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 suprameatale 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 *Amphicynodon* (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 Petrosium 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 verlorenght.

3.1.2 Abgewandeltes Primitivstadium

Vertreter: *Potamotherium valetoni*, 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), *Broiliana*, *Stromeriella* (DE BEAUMONT 1968, Fig. 1), *Zodiolestes* (Miozän Europas bzw. Nordamerikas).

Die Fossa suprimeatale 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 suprimeatale 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 Petrosium und Squamosum. Die laterale

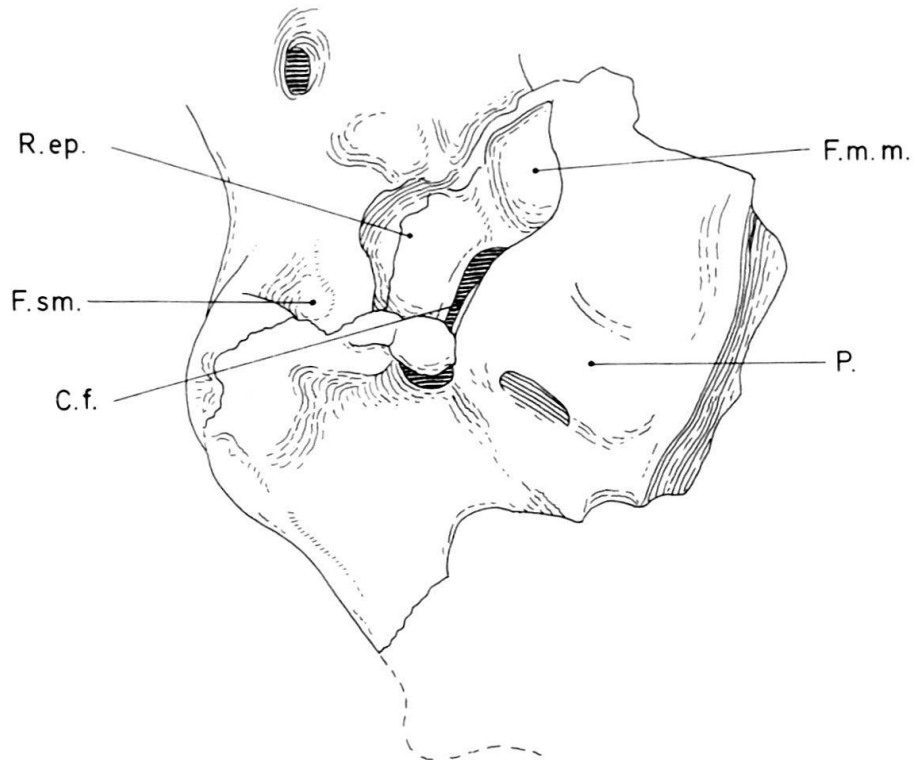


Fig.2. Gehörregion von *Amphicyonodon leptorhynchus*, Mitteloligozän von Fonbonne I, Quercy, Slg. Universität Utrecht. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

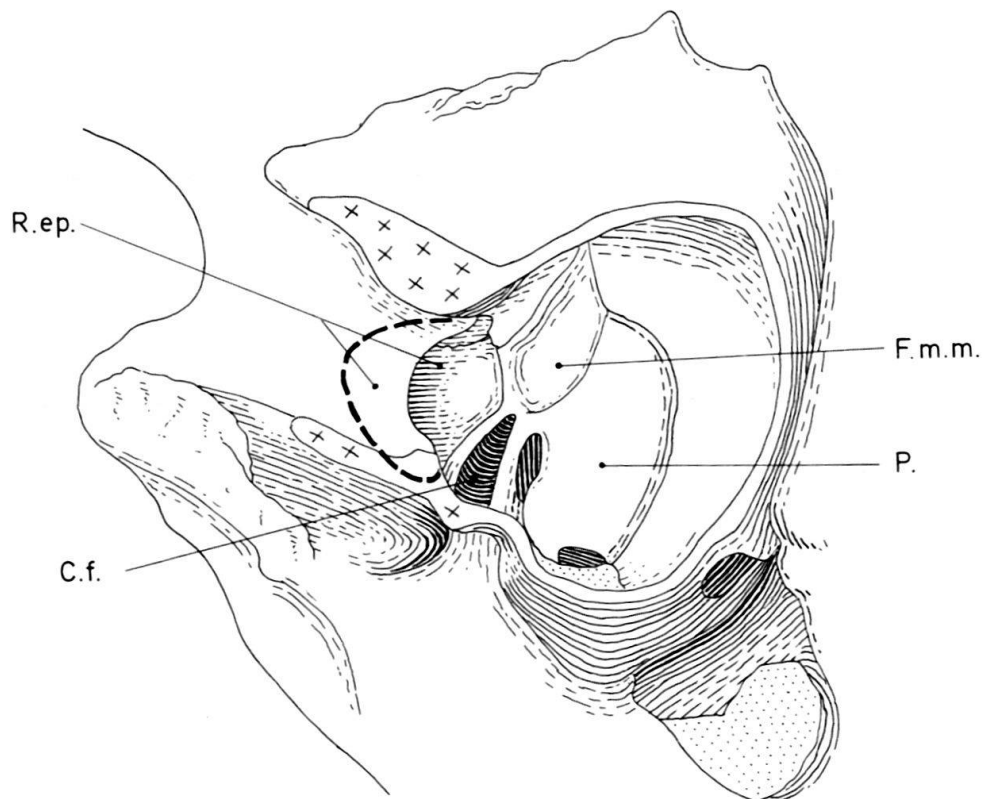


Fig.3. Gehörregion von *Potamotherium valetoni*, Untermiozän von St-Gérard-le-Puy, Slg. München, Nr. 1885-I-13. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

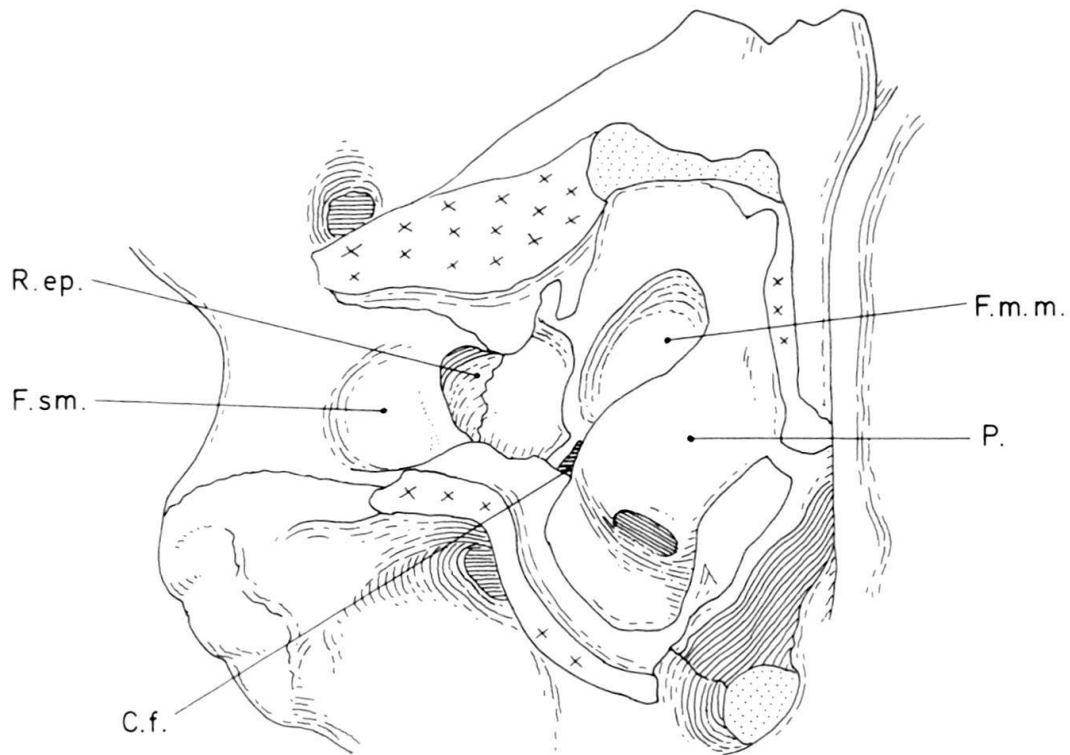


Fig. 4. Gehörregion von *Musteloidarum* n. gen. n. sp., Oberoligozän von Gaimersheim, Slg. München, Nr. 1952-II-5. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

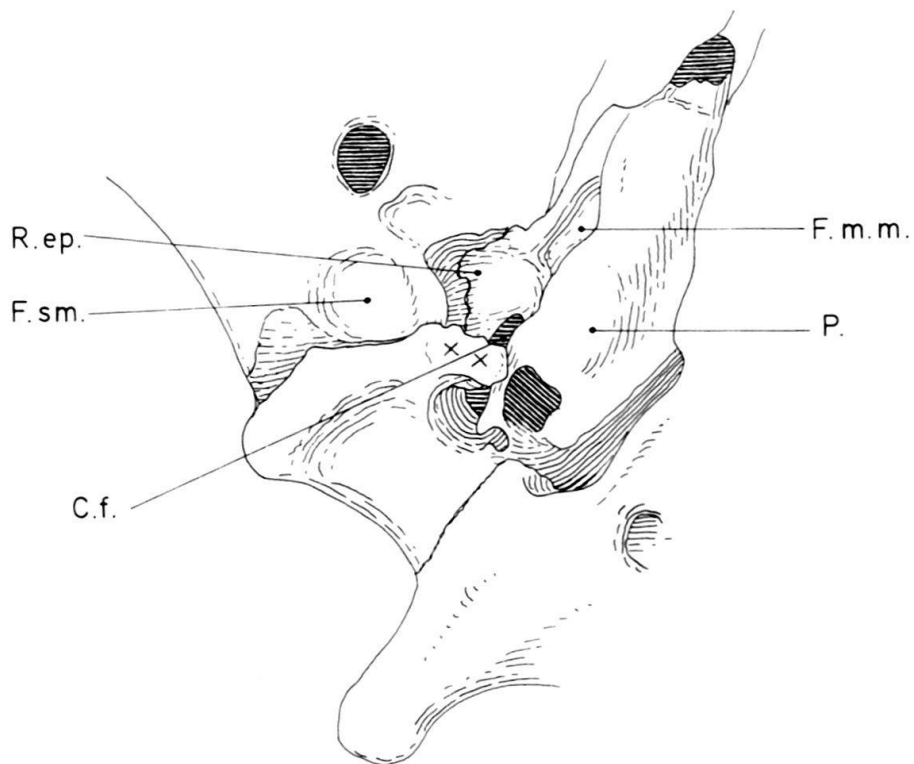


Fig. 5. Gehörregion von *Ailurus fulgens*, rezent. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

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* (Mittelmiozän 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 ausge dehnt 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 Suprameatalgrube 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 nemeinguen-sis* eine mit *Paragale* vergleichbare, nach ventral und anterior nicht ganz abgeschlos-

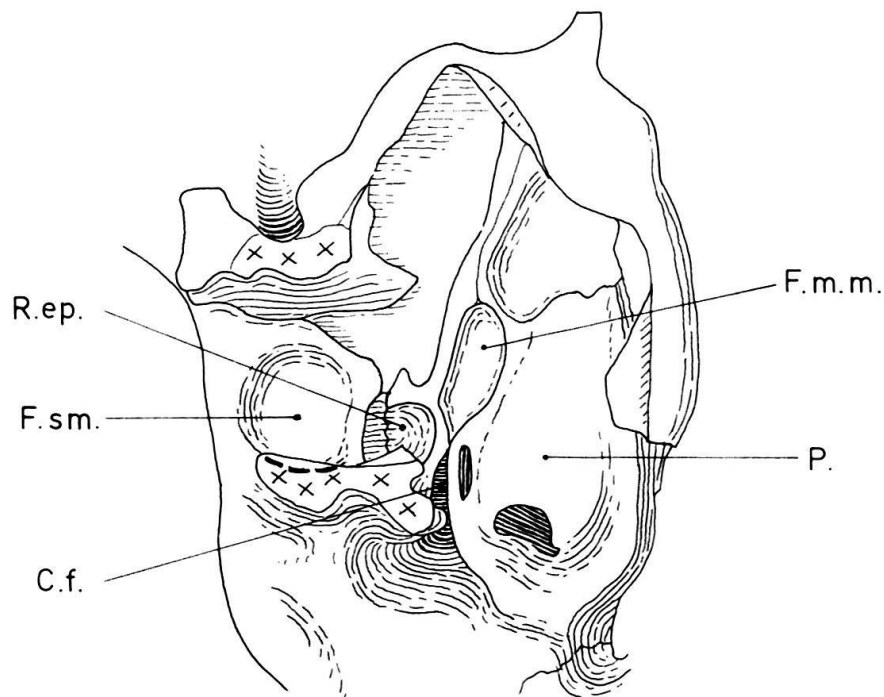


Fig. 6. Gehörregion von *Plesictis genettoides*, Untermiozän von Peublanc, Amer. Mus. New York, Nr. 11001. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

sene Suprameataalkaverne. Diese ist jedoch sehr klein (vgl. QIU ZHANGXIANG & SCHMIDT-KITTLER, 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 Suprameataalkaverne 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 Suprameataalkaverne eingegraben. Damit hat sich die ehemals vertikal orientierte Begrenzungswand zwischen dem Recessus epitympanicus und der Suprameatalgrube in ein horizontales Knochenseptum umgewandelt, und die vormalige Suprameataalfossa 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 suprameatale damit in ventraler Ansicht

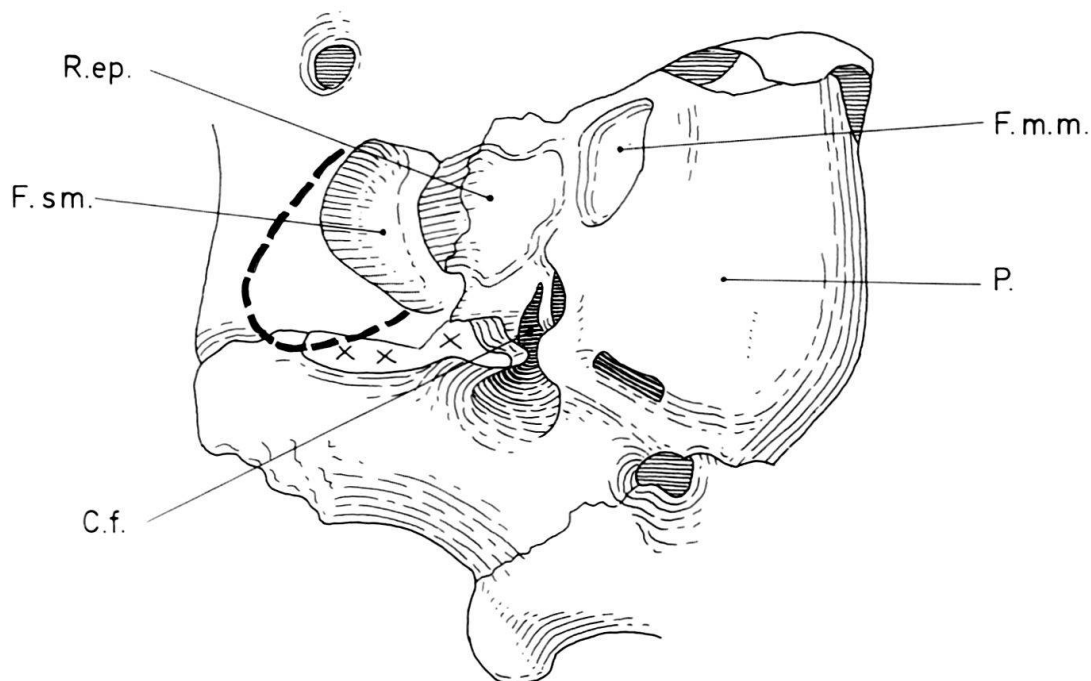


Fig. 7. Gehörregion von *Bassariscus astutus*, rezent. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

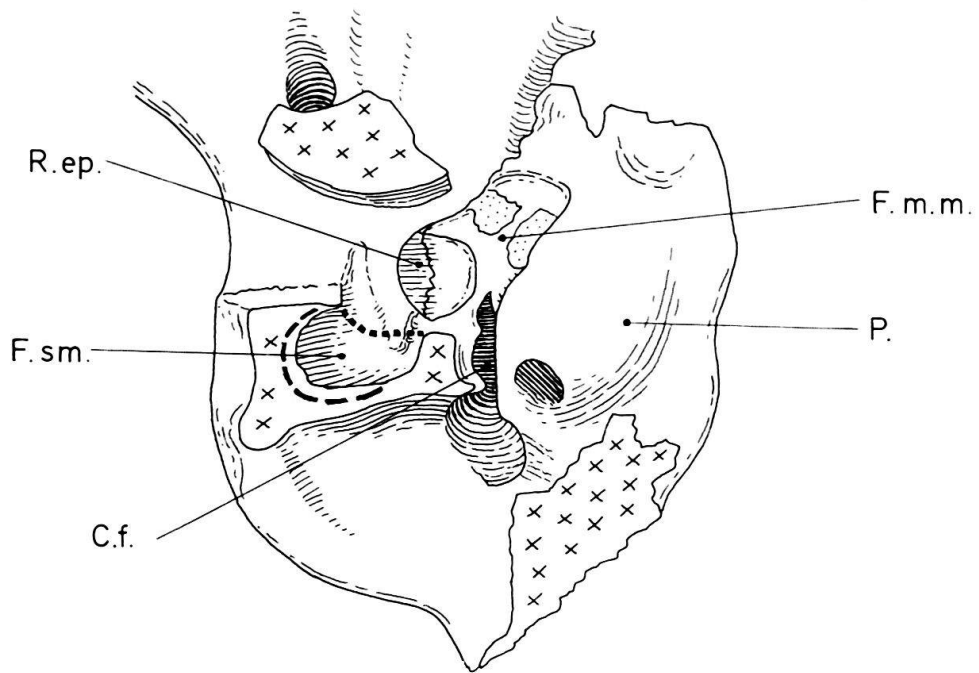


Fig.8. Gehörregion von *Plesiogale angustidens*, Untermiozän von Montaigu-le-Blin, Slg. Basel, Nr.S.G. 2894. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S.770.

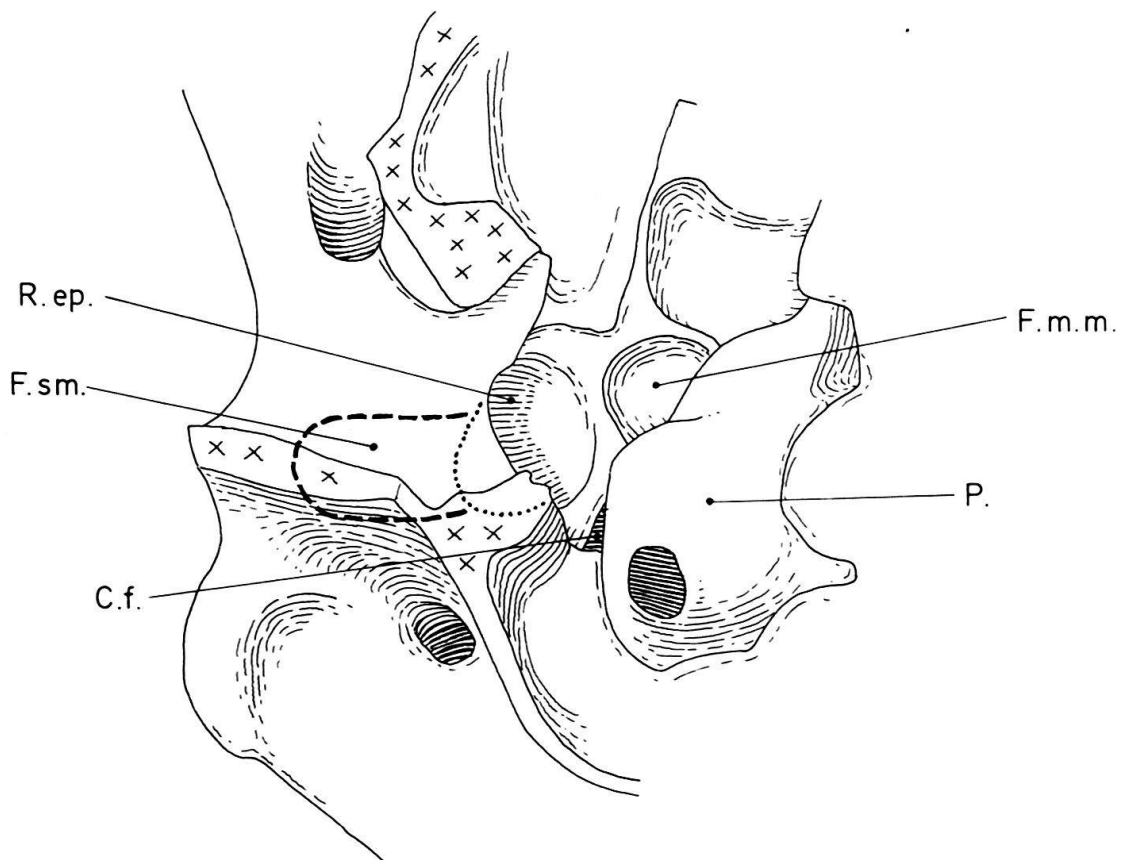


Fig.9. Gehörregion von *Martes martes*, rezent. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S.770.

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 Suprameatalkaverne 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 epitympanicus und der ventral davon gelegenen, dorsoventral eingeengten Suprameatalkaverne 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 epitympanicus in sich noch einmal zweigeteilt. Dies ist auf den Umstand zurückzuführen, dass der vom Squamosum gebildete, laterale Anteil des Recessus epitympanicus an der Grenze zum Petrosom eine steil aufgestellte Schuppe bildet (Fig. 14–16). Die Zweiteilung des Recessus epitympanicus hat LAVOCAT (1952, Abb. 1) dazu geführt, die laterale Hälfte irrtümlich mit der Fossa suprameatale 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 epitympanicus von der umgewandelten Suprameatalfossa trennte, ist völlig zurückgebildet und damit der letzte Rest der Suprameatalfossa endgültig in dem stark erweiterten Recessus epitympanicus 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 epitympanicus 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 epitympanicus, d. h. zwischen dem an das Promontorium angeschweissten 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-

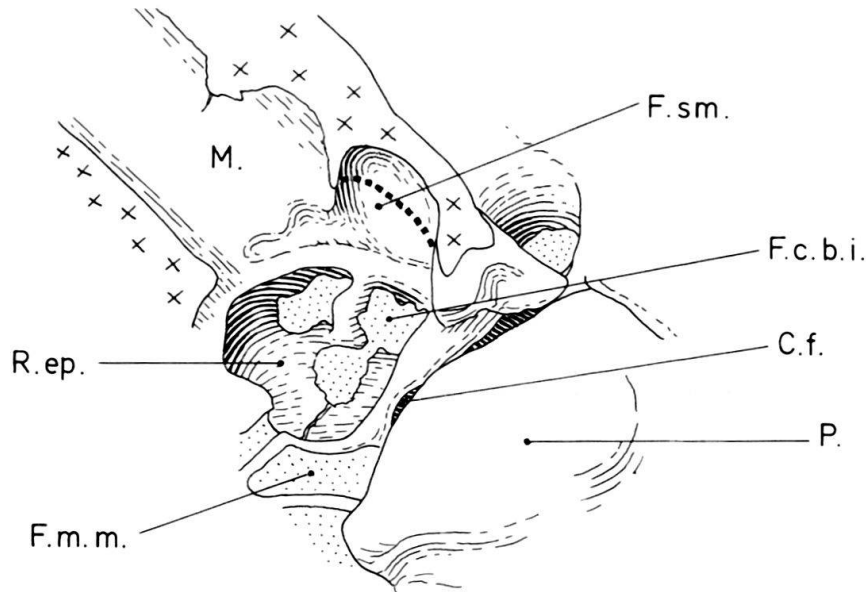


Fig. 10. Mittelohr von *Paragale hürzeleri*, Untermiozän von Montaigu-le-Blin, Basel, Nr.Ph 3638, medioventrale Ansicht. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

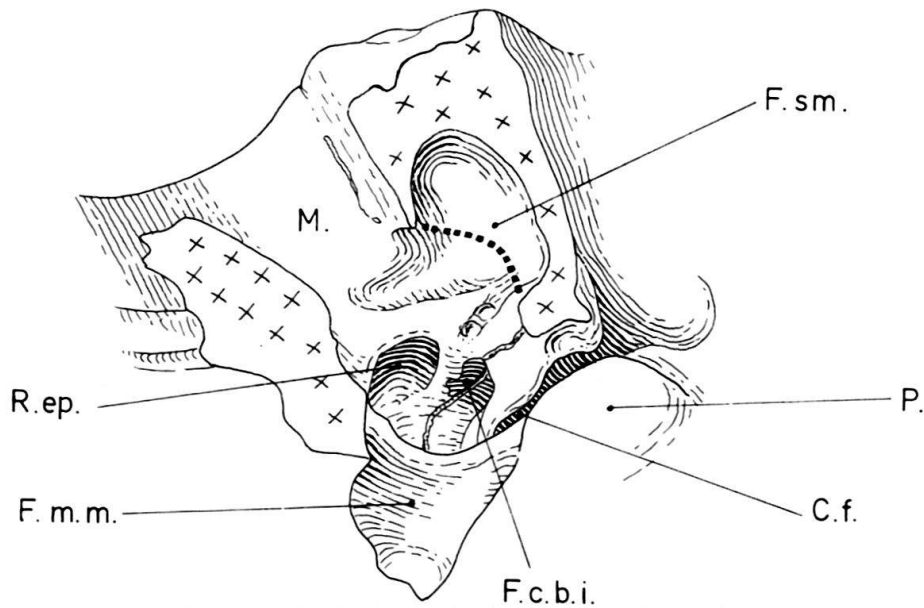


Fig. 11. Mittelohr von *Plesiogale angustidens*, Untermiozän von Montaigu-le-Blin, Basel, Nr.S.G. 2894, medioventrale Ansicht. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

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 supra-meatale mit aufgelöst wurde.

Die bereits von PETER (1971, S. 590) geäußerte Vermutung, dass *Mydaus javanensis* näher mit den Mephitinen 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 mephitinen Gattungen festgestellt und daraus auf engste Verwandtschaft geschlossen.

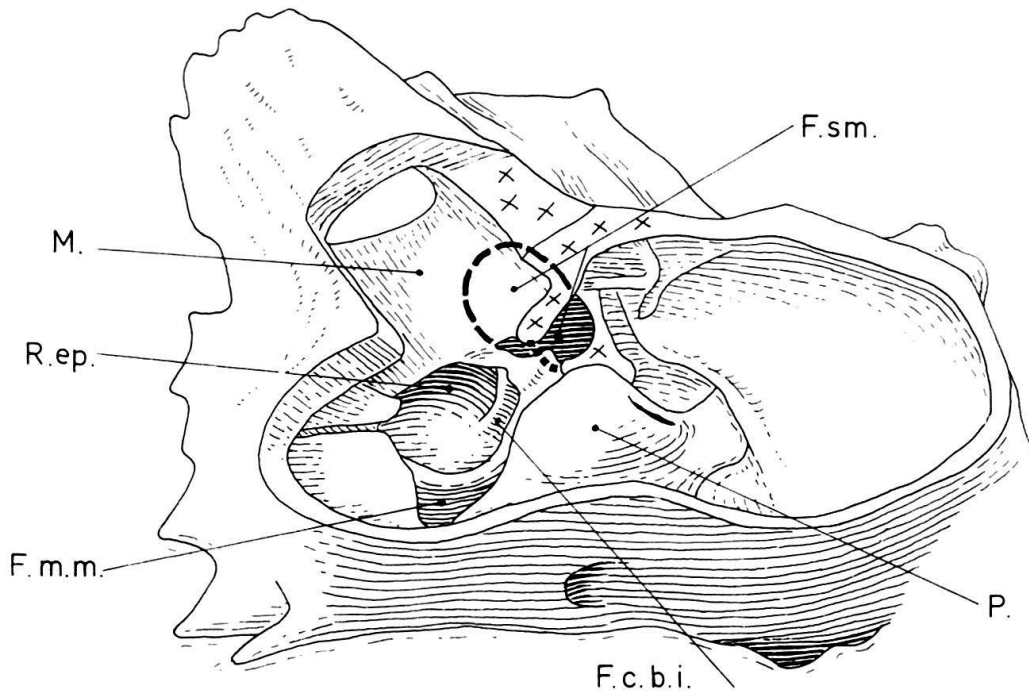


Fig. 12. Mittelohr von *Helictis mochata*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

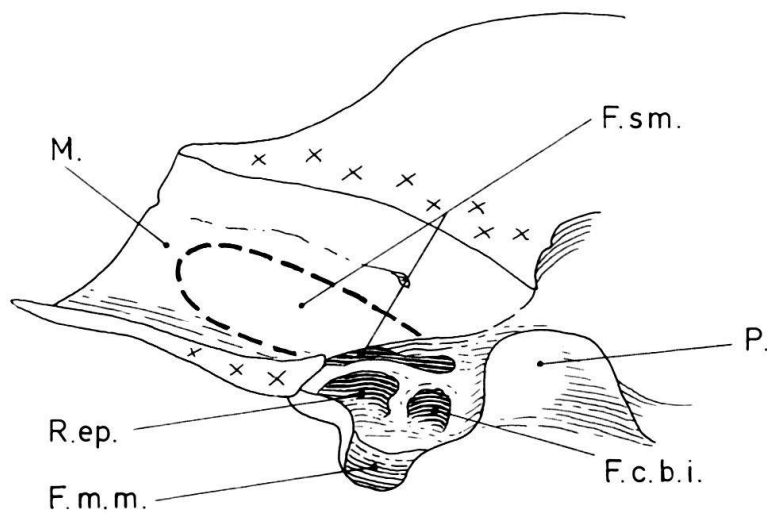


Fig. 13. Mittelohr von *Mustela putorius*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

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 arctoïden Raubtiere insgesamt (primitiv-arctoïder = 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 suprêmeatale 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 Suprêmeatalgrube 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 suprêmeatale 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

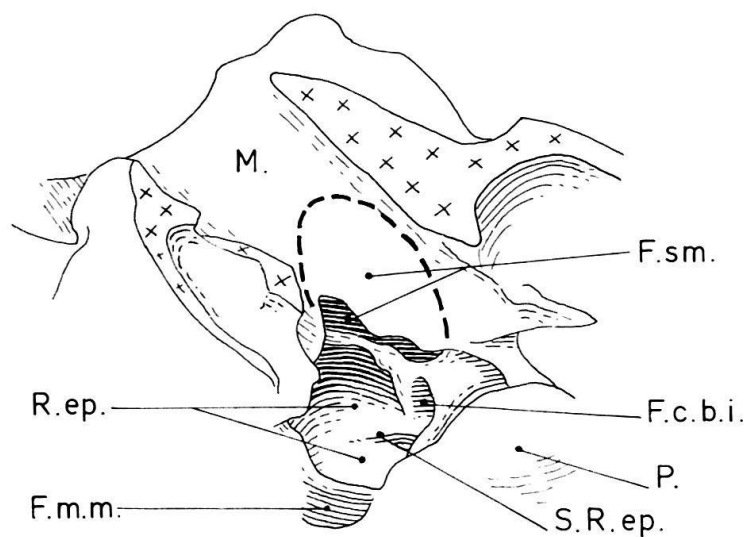


Fig. 14. Mittelohr von *Vormela peregusna*, rezent, medioventrale Ansicht, Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

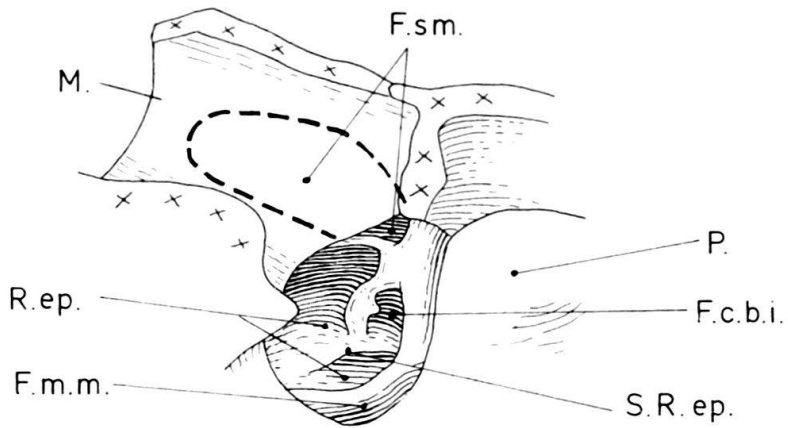


Fig. 15. Mittelohr von *Martes martes*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

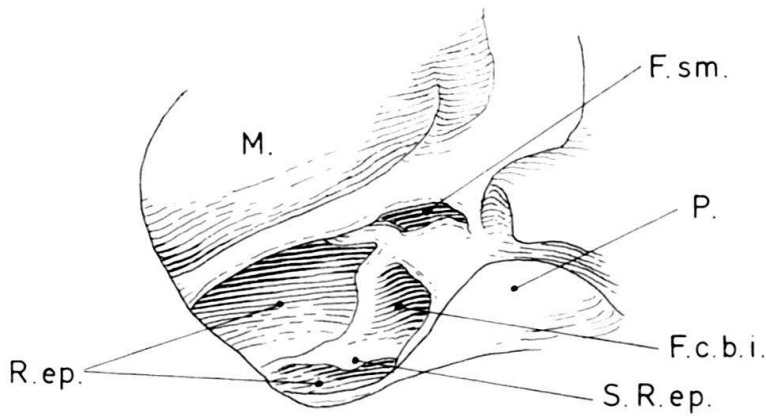


Fig. 16. Mittelohr von *Arctonyx collaris*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

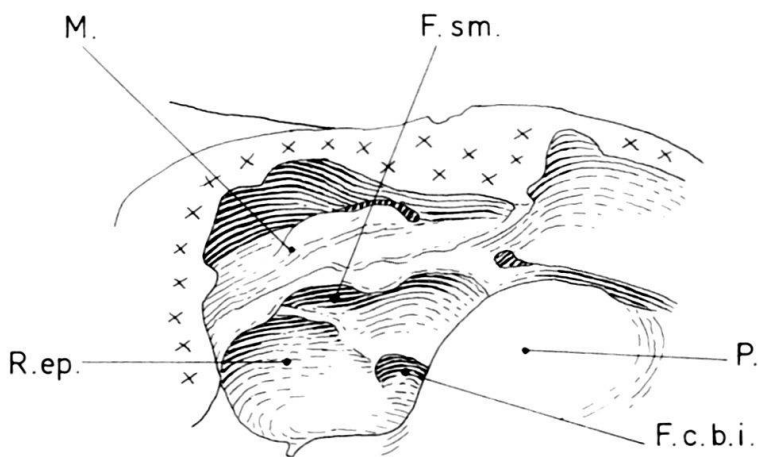


Fig. 17. Mittelohr von *Lutra provocax*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

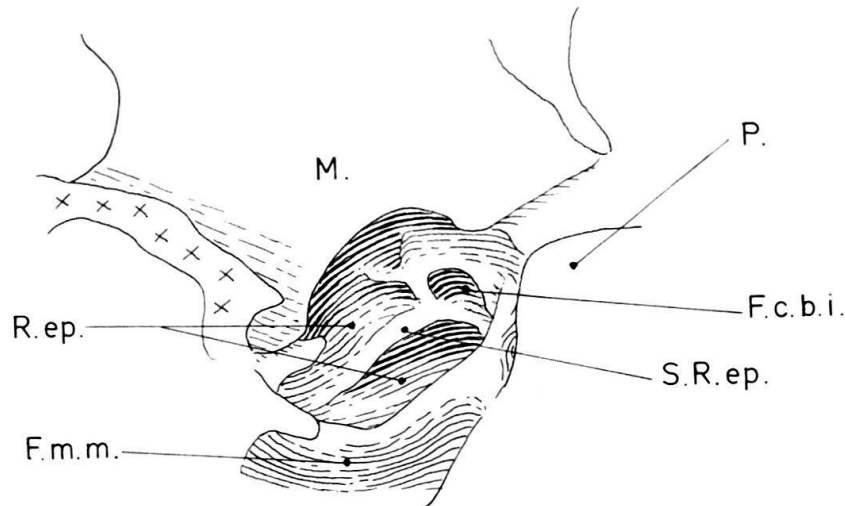


Fig. 18. Mittelohr von *Meles meles*, rezent, medioventrale Ansicht. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

Helictis gehören in diesen Verwandtschaftskreis. Nach neuen Untersuchungen sind auch die Leptarctinae diesem Typ zuzuordnen (vgl. QIU ZHANXIANG & SCHMIDT-KITTLER, 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 Backenzahnes (M_2) aus. Bereits die ältesten bisher bekannten echten Musteliden *Paragale* und *Plesiogale* weisen einen mustelinen Gebisstyp 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-

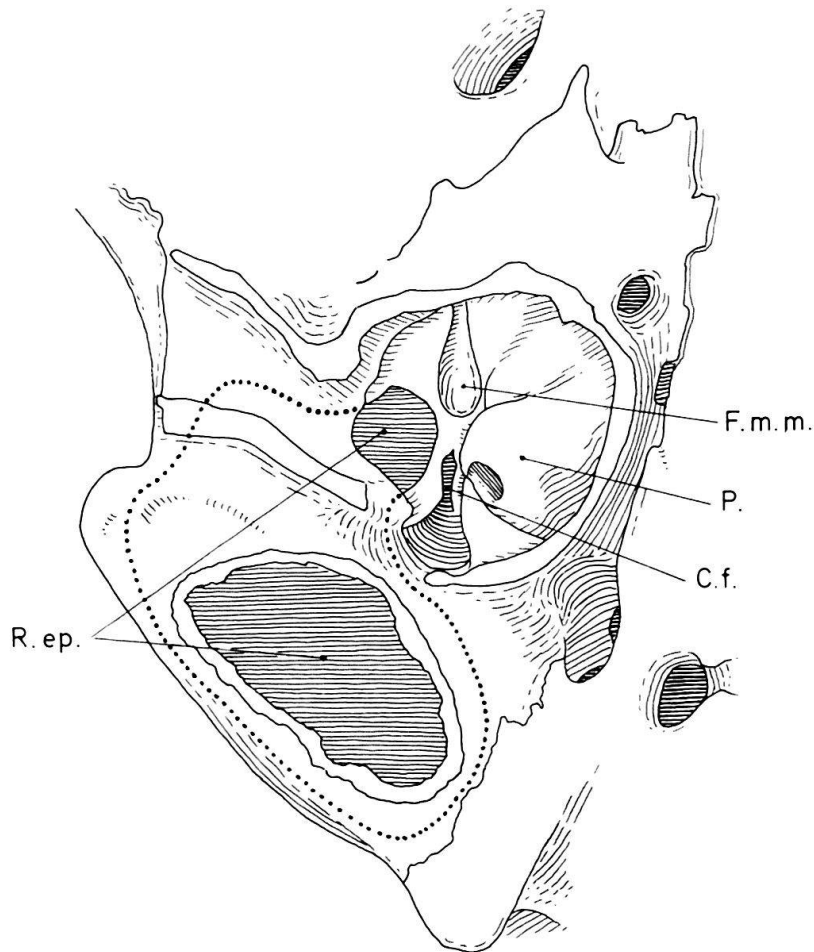


Fig. 19. Gehörregion von *Mephitis mephitis*, rezent. Ca. $\times 6$. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

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 fissipeden Carnivoren durch den Verlust der Einkerbung in der Schneide zwischen Paracon und Metastyl (bzw. Metacon; dies ist eine Frage der Terminologie) auffällt.

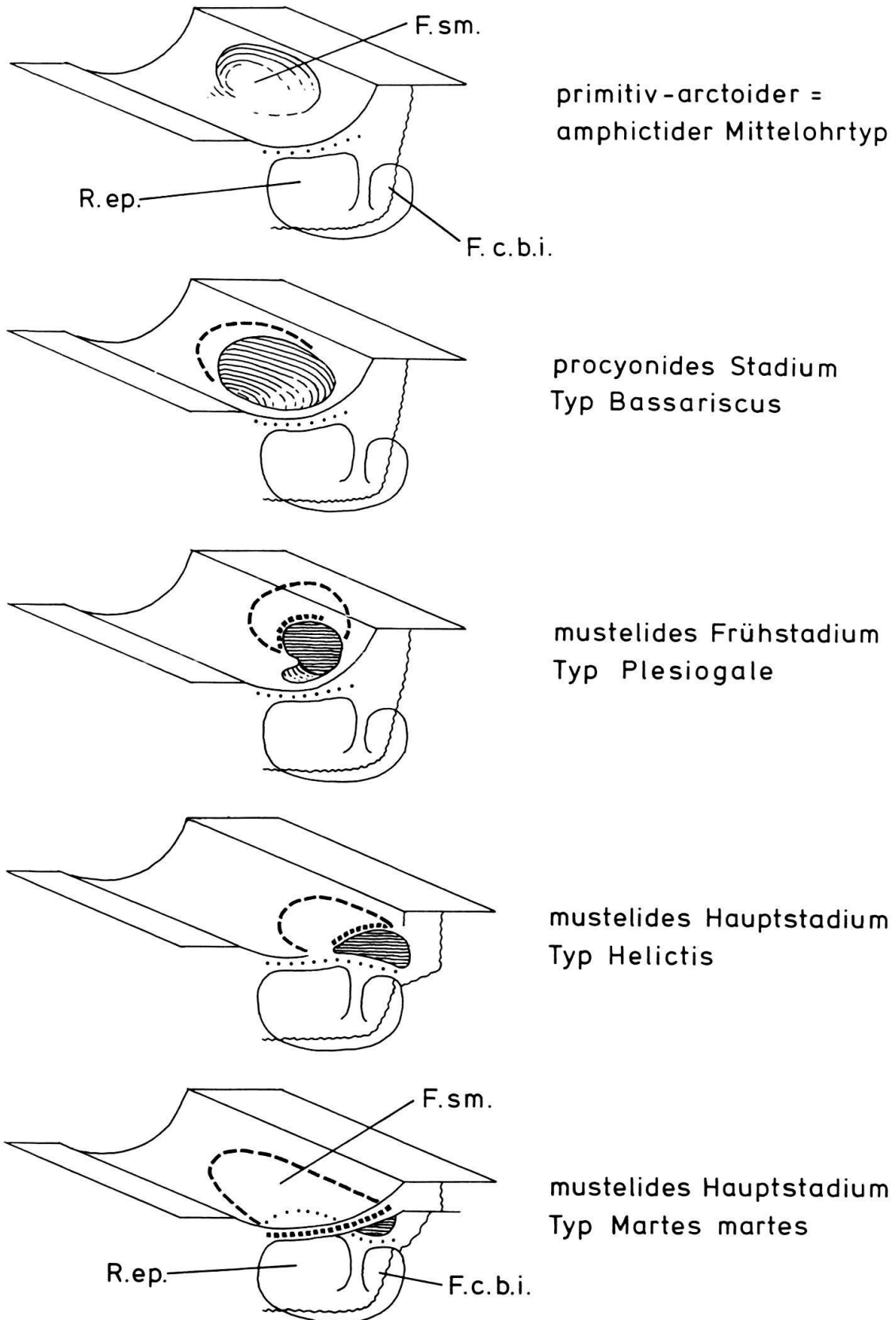


Fig. 20. Phylogenetische Entwicklung der Mittelohrstruktur innerhalb der Musteloidea; Umwandlung der Fossa supra-meatale zu einer verdeckten Kaverne, schematisch; Ansicht jeweils von medioventral. Abkürzungserläuterungen siehe S. 770.

Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, dass der P⁴ der Musteliden aus dem ursprünglichen Reisszahntyp der Carnivoren nicht durch Neubildung von Elementen, sondern durch Reduktion hervorgegangen ist: Bei dem primitiven Typ des Carnivoren-P⁴ 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-P⁴ 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 M₁ zwischen Protoconid und Paraconid, hat. Auch im oberen Reisszahn des Milchgebisses ist die Kerbe erhalten.

Die stratigraphisch ältesten Gattungen mit dem typischen P⁴ sind *Paragale* und *Plesiogale* aus dem Aquitan. *Martes laevidens* aus dem Altburdigal von Wintershof-West zeigt ebenfalls den typischen Musteliden-P⁴, 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

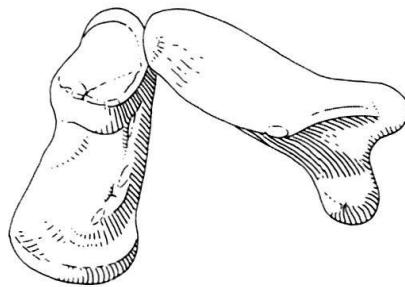


Fig. 21. *Martes laevidens* DEHM, Burdigal von Wintershof-West, P⁴-M¹ dex von occlusal, Slg. München, Nr. 1937-II-13372. $\times 5$.

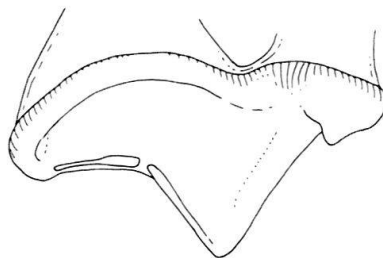


Fig. 22. *Martes laevidens* DEHM, Burdigal von Wintershof-West. P⁴ sin von lingual, Slg. München, Nr. 1937-II-13722. $\times 6$.

der verwandten Formen *Hypsoparia* und *Craterogale* der Verlust der P⁴-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 P⁴-Kerbe etwas später entstanden als der mustelide Mittelohr-Typ, so dass basale Musteliden mit konservativem P⁴ 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 mittelloligozänen 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*, *Broiliana*) entwickelt. Nur wenige omnivor bis herbivor spezialisierte Linien haben die Jetztzeit 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 M₃) 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