

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: 4: Die zwei Entfaltungsphasen in der Geschichte 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>

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 mitteloigozänen 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

der Paraconschneide und der Metastylschneide. Diese beiden, hier als Spezialhomologien aufgefasst, 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 P⁴ 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 M¹ dem primitivsten bei den Musteloidea überhaupt anzutreffenden Typ. Das heisst, die Trigonum-Hinterkante sowie ein Metaconulus sind häufig noch ausgebildet. Der M² ist drei- bis zweiwurzelig. Der untere Reisszahn (M₁) 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 Gebiässpezialisierung innerhalb der musteliden Stammgruppe abgebildet.

a) *Amphictis* POMEL 1853

Genotyp: *Amphictis antiquus* POMEL 1853 (St-Gérard-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-Gérard-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-Gérard-le-Puy erhaltenen und z. T. von VIRET (1929) abgebildeten Mandibeln die entscheidenden, von POMEL hervorgehobenen Artmerkmale im M₂ (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 Pomelsche 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 Amphictisart 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 Gervaisische 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 beschrift 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 Gehörgangröhre 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.

Zuordenbare 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 Teilaspekten 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.

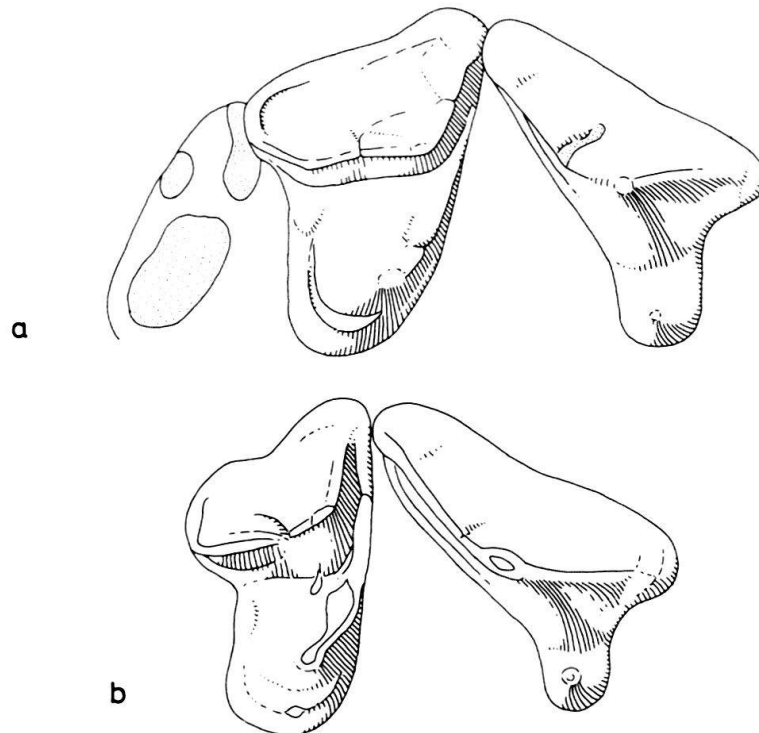


Fig. 23. Gebißspezialisierungen innerhalb der primitiven Musteloidea (= mustelide Stammgruppe). a = *Mustelictis riggsi* POHLE, Oligozän, Quercy, P⁴-M¹ (invers) von occlusal. New York, AMNH, Nr. 11455. Ca. $\times 5$. b = *Plesictis genettoides* POMEL, Aquitan, Peublanc, P⁴-M¹ dex von occlusal. New York, AMNH, Nr. 11001. Ca. $\times 5$.

Eine ausführliche, den gut erhaltenen und vollständigen Funden gerecht werdende Beschreibung und Gattungsbennennung 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: M² klein und zweiwurzellig. M₂ 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

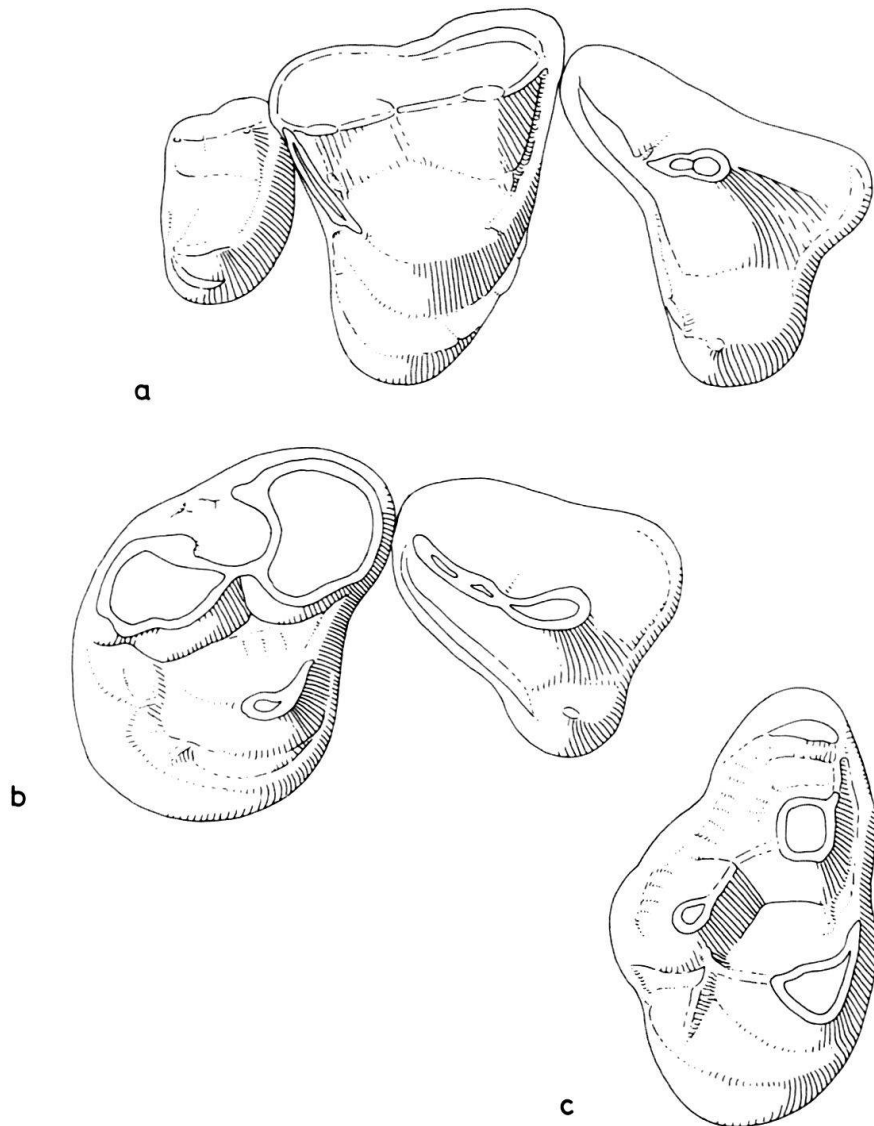


Fig. 24. Gebißspezialisierungen innerhalb der primitiven Musteloidea (= mustelide Stammgruppe). a = *Stromeriella franconica* DEHM, Burdigal, Wintershof-West, P⁴-M² dex von occlusal. Slg. München, Nr. 1937-II-13345. Ca. $\times 5$. b = *Miomephitis pilgrimi* DEHM, Burdigal, Wintershof-West, P⁴-M¹ sin (invers) von occlusal. Slg. München, Nr. 1938-V-21. Ca. $\times 5$. c = *Miomephitis pilgrimi* DEHM, Burdigal, Wintershof-West, M¹ 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, *procyonidem* Mittelohrtyp sind im obersten Oligozän und im Untermiozän nur durch eine einzige Gattung, nämlich *Plesictis*, belegt. Im Mittelmiozän treten neben *plesictis*artigen, eher hypercarnivor spezialisierten Formen auch Gattungen mit vergrößerter Molarenregion auf (*Broiliana*, *Stromeriella*), die sich nicht auf *Plesictis* zurückführen lassen. Diese Heterogenität deutet auf eine frühzeitige Differenzierung hin, wobei eine Mehrfachentstehung des *procyonidem* 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 *Broiliana* 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 *procyonidem* Mittelohrtyps durch die niedrige Schwelle zwischen Fossa suprêmeatale und Recessus epitympanicus ausgezeichnet. Bei Orientierung des Schädels in Lebensstellung liegt diese Schwelle, die zugleich den medialen Rand der Suprêmeataalfossa 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 suprêmeatale als tiefe Höhle im Meatusdach entwickelt. Trennende Schwelle zwischen Fossa suprêmeatale und Recesses epitympanicus niedrig. Bulla mit kurzem, kragenförmigem äusserem Gehörgang. Schädeldach mit zwei Parietal-cristae. Gebiss: M² völlig reduziert oder einwurzelig, reliktiertig. M¹ schmal, ohne Trigonum-Hinterkante. M₂ 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 branssatensis VIRET 1929

Stratigraphische Verbreitung. – Oberoligozän.

Vorkommen. – Coderet-Branssat.

Plesictis julieni VIRET 1929

Stratigraphische Verbreitung. – Aquitan.

Vorkommen. – St-Gérard-le-Puy.

b) *Broiliana* DEHM 1950

Genotyp: Broiliana nobilis DEHM 1950

Stratigraphische Verbreitung. – Untermiozän (Orleanium).

Vorkommen. – Wintershof-West, Erkertshofen 2.

Zuordenbare Arten:

Broiliana 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 pilgrimi* 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 P⁴ 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 M¹-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 M¹ bei gleichzeitiger, fast völliger Reduktion des M² 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-KITTLER, 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 Schädelreste 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 verwandtschaftliche 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 eurasiatischen 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 POCK (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 Gebißspezialisierung, 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 Gebisstyp 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

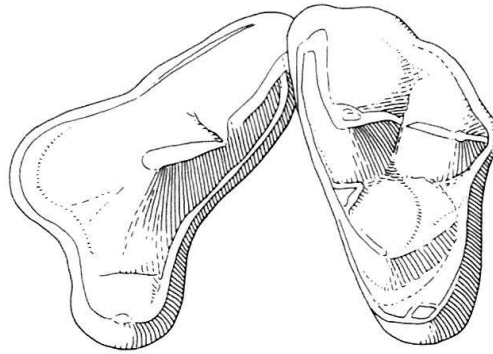


Fig. 25. *Amphicticeps shakelfordi*, MATTHEW & GRANGER, Oligozän, Hsanda-Gol-Formation, P⁴-M¹ sin von occlusal. New York, AMNH, Nr. 19010. Ca. $\times 4$.

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

Sowohl die gegenwärtig als Procyoniden zusammengefassten neuweltlichen Gattungen als auch der südostasiatische *Ailurus* sind nach ihrem P⁴-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 M¹. 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 Gebisstyp 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 arctoïden 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 Typusschädels 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.

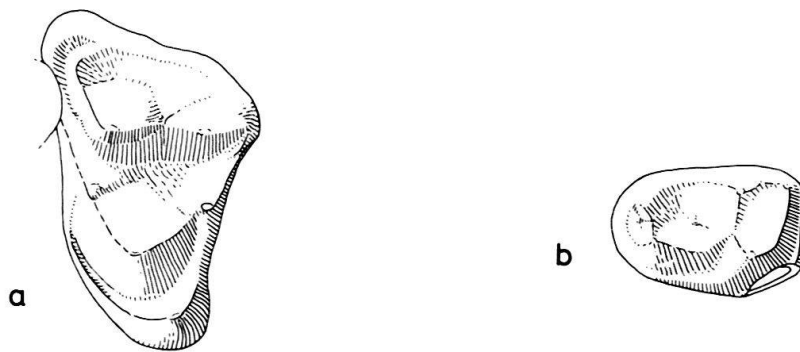


Fig. 26. *Mustelavus priscus* CLARK, Oligozän, White-River-Formation, New York, AMNH, Nr. 13776. a = M^1 sin von occlusal; b = M_2 dex von occlusal. Ca. $\times 6$.

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 Adaptionentwicklungen 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 suprameatale 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 suprameatale, findet sich wohl auch bei *Potamotheurium*. 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 suprameatale, 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 suprameatale nicht nur bei den rezenten procyoniden Gattungen in sehr unterschiedlich starker Ausprägung vorkommt, sondern auch innerhalb des unabhängigen, hypercarnivor spezialisierten *Promartes-Oligobunis-Aelurocyon*-Formenkreises des nordamerikanischen Miozäns auftritt. Die schwache Entwicklung der Suprameatalgrube bei der rezenten Kleinbären-gattung *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 suprameatale dürfte bei *Plesictis* aus dem Oberoligozän und Aquitan Europas vorliegen.

Letztlich gründet sich der eingeschränkte Wert der Fossa suprameatale 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 petrosus 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 (*Broiliana*, *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 Vorläufer, 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 parallellaufender Reduktionsentwicklungen auch innerhalb der Musteloidea nur beschränkt vertretbar (vgl. S. 793).

e) Gebissentwicklung

Ausgehend von einem Primitivtyp des musteloiden Gebisses mit grossem M¹, wenig reduziertem M² und zweiwurzeligem M₂, haben sich bereits in der ersten Radiationsphase (mustelide Stammgruppe) in unabhängiger Entwicklung ausge-

sprochen hypercarnivore Reduktionsformen (*Plesictis*, *Oligobunis*) und daneben auch omnivore Spezialisierungen (*Broiliana*, *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 untermiozänen 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 Mittelohrregion 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 Obermiozäns von dem mustelinen Gebisstyp 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 Mittelohrregion zweifelsfrei auf musteliner Vorfahren rückbeziehbar. Dabei verhält sich *Arctonyx* in der noch unvollständigen Reduktion der Fossa suprameatale etwa wie *Martes* und damit deutlich primitiver als *Meles*. Ein völliger Verlust der Suprameatalgrube lässt sich erstmals bei der ebenfalls melin spezialisierten Gattung *Parataxidea* aus dem Obermiozän (Turol) Eurasiens nachweisen. *Helictis* kann aufgrund des primitiven

M¹ (primärer Metaconulus, Aussenhügel relativ weit getrennt) und des sehr ursprünglichen M₁ (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-KITTLER, im Druck). In der Ausbildung des M¹ und M₂, 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 M₂ oder der Verlust der Kerbe in der P⁴-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 M¹ zu primitive 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 M¹-Typen finden sich z.B. bei den mittelmiozänen Gattungen *Proputorius* (GINSBURG 1961, SCHMIDT-KITTLER 1976) und *Mesomephititis* (PETTER 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 branssatensis* des obersten Oligozäns dokumentiert). Die mephitine Entwicklungsrichtung muss sich dabei kurz nach der Entstehung der ersten echten Musteliden verselbständigen 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 kleinbärenartigen Raubtiere betrifft, mit den eigenen Ergebnissen nicht vereinbar sind. Das System von TEDFORD ist insofern unvollständig, als die umfangreiche Fossilgruppe der Amphicyoniden nicht mitberücksichtigt wurde.

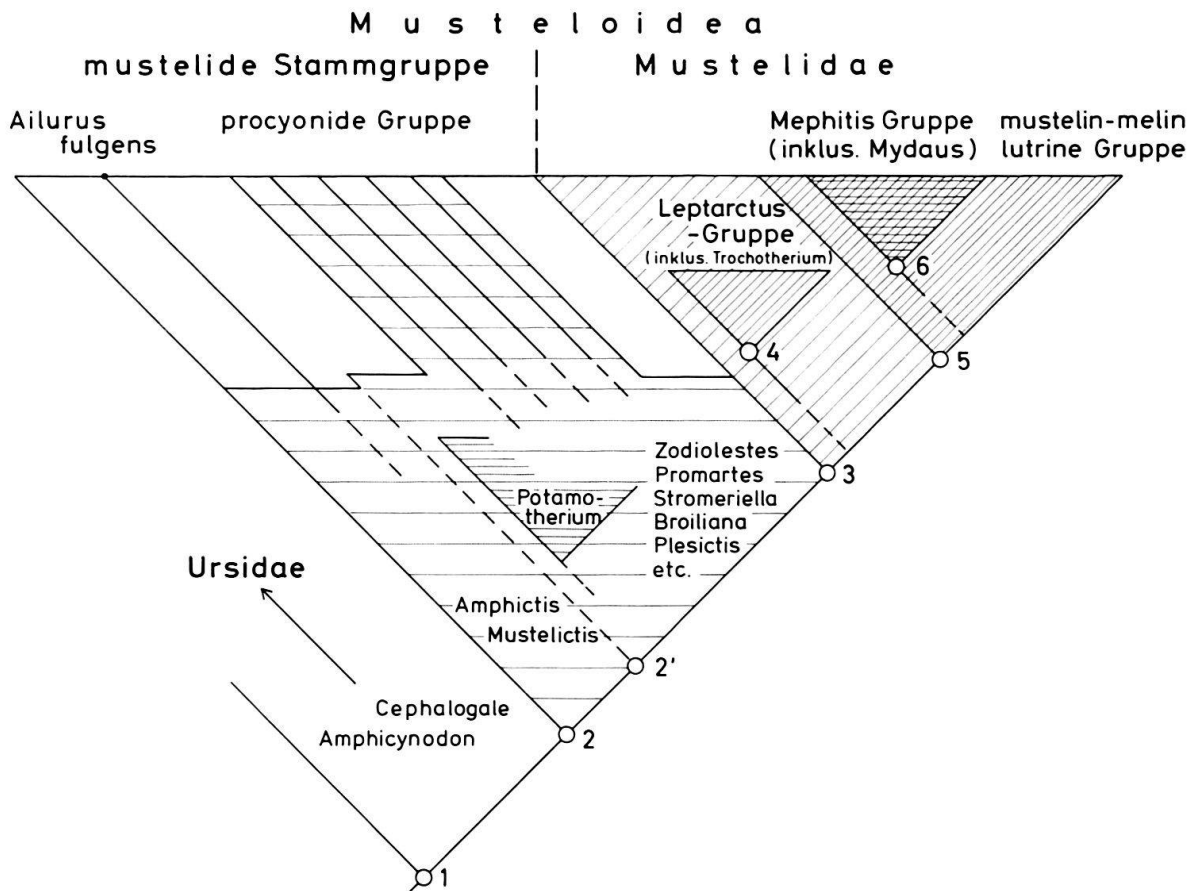


Fig. 27. Schema der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Musteloidea. Vgl. Punkt 5.