

Problematische Caniden des europäischen Tertiärs

von

Siegfried E. Kuss, Freiburg i. Br.

Mit 16 Abbildungen und 1 Tabelle

Inhalt

| | Seite |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| I. Einleitung | 124 |
| II. Subfamilie Thaumastocyoninae HÜRZELER 1940 | 125 |
| Genus <i>Agnotherium</i> KAUP 1832 | 126 |
| Vergleich von <i>Agnotherium</i> KAUP und <i>Tomocyon</i> VIRET | 128 |
| Vergleich von <i>Agnotherium</i> KAUP und <i>Thaumastocyon</i> STEHLIN & HEL- BING | 128 |
| Taxionomie und Synonymie der Thaumastocyoninae | 131 |
| Neue Belege von <i>Agnotherium antiquum</i> KAUP | 135 |
| <i>Agnotherium</i> aus dem Burdigalium von Baigneaux-en-Beauce (Eure-et- Loire) | 143 |
| III. Subfamilie Amphicyonodontinae SIMPSON 1945 | 146 |
| <i>Dinocyon thenardi</i> JOURDAN 1861 | 146 |
| IV. Canidae incertae subfamiliae | 149 |
| Genus <i>Lycotherium</i> JÄGER 1850 | 149 |
| Genus indet. I | 153 |
| Genus indet. II | 156 |
| Genus indet. III | 161 |
| Genus indet. IV | 164 |
| Genus <i>Haplocyon</i> SCHLOSSER 1901 | 165 |
| Genus <i>Haplocyonoides</i> HÜRZELER 1940 | 166 |
| Genus <i>Gobicyon</i> COLBERT 1939 | 167 |
| V. Schluß | 167 |
| VI. Angeführte Schriften | 168 |

Z u s a m m e n f a s s u n g

Es wird ein erster Versuch unternommen, die in der Literatur verstreuten Dokumente problematischer Caniden zusammenzustellen und ihre überwiegend falsche Bestimmung zu verbessern. Einige neue Materialien werden hinzugefügt, die insbesondere die Kenntnis vom Genus *Agnotherium* KAUP erweitern.

I. Einleitung

Die Beschäftigung mit den europäischen tertiären Amphicyoninae brachte mich zwangsläufig in Berührung mit einer Reihe von problematischen Caniden, denen frühere Autoren in dieser Gruppe Asyl gewährt hatten. Es würde nun der Aufklärung der Gesamtheit aller Caniden wenig Nutzen gebracht haben, wenn solche Formen einfach ihres bisherigen Platzes verwiesen worden wären, weil sie dadurch um so leichter der Vergessenheit hätten anheimfallen müssen. Eine Umschau in verschiedenen deutschen und ausländischen Sammlungen brachte mich bald zu der Überzeugung, daß ihre Anzahl im europäischen Tertiär weit größer ist, als man der Literatur nach hätte annehmen können. Der Grund dafür ist höchst einfach: Selten noch hat jemand Geschmack daran gefunden, Fossilien zu publizieren, die sich sowohl der Bestimmung als auch der taxionomischen Beurteilung beharrlich widersetzen.

Aus der Überlegung heraus, daß die Nichtveröffentlichung solcher Dokumente den größeren Schaden stiftet als eine ungenügende Beurteilung, weil dadurch das Faunen-Inventar subjektiv verfälscht würde, unternehme ich — nicht ganz leichten Herzens — den Versuch, die spröde Materie zusammenzutragen und soweit als möglich zu ordnen. Es ist zu erwarten, daß sich im Laufe der Zeit dieser „taxionomische Schuttplatz“ noch vergrößern wird, andererseits aber auch, daß er um so schneller abgetragen werden kann.

„Problematische Caniden“ sind für mich im Rahmen des Themas alle diejenigen Hundeartigen, die entweder noch nicht exakt bestimmbar sind oder aber mit den ihnen verliehenen Namen im System „schwimmen“. Für die Problematik der ersten trägt vor allem ihre mangelhafte individuelle Dokumentation die Schuld. Für die zweiten scheint mir mehr unsere Unkenntnis ihrer Abstammung verantwortlich zu sein. Solche Formen hat man auch als „aberrante“ Caniden bezeichnet. Allen gemeinsam ist ihre relative Seltenheit.

Um spätere Wiederholungen zu vermeiden, verzichte ich auf umschweifige Begründungen, wenn es sich darum handelt, einzelne „Arten“ aus der Gruppe der Amphicyoninae ausschließen zu müssen. Dies wird in einer monographischen Bearbeitung jener Kategorie später nachgeholt werden.

Aber schon heute möchte ich meinen Dank abstaten gegenüber der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT und dem NATURWISSENSCHAFTLICHEN VEREIN KARLSRUHE, von denen mir durch finanzielle Unterstützung die Durchführung einiger Studienreisen ermöglicht wurde.

Wärmstens danke ich auch jenen Sammlungsvorständen, die mir in freundschaftlicher Weise nicht nur ihr Material zur Verfügung stellten, sondern mir auch sachlich und persönlich zu raten und zu helfen wußten. Mein Dank gilt den Herren Dr. ADAM (Stuttgart), Prof. Dr. AUGUSTA (Prag), Prof. Dr. BACHMAYER (Wien), Prof. Dr. DEHM (München), Dipl.-Geol. FISCHER (Halle), Dr. GINSBURG (Paris), Prof. Dr. HÖLDER (Tübingen), Prof. Dr. HÜRZELER (Basel), Prof. Dr. LEHMAN (Paris), Kurator STADELMANN (Mainz), Prof. Dr. TOBIEN (Darmstadt), Prof. Dr. VIRET (Lyon), Prof. Dr. ZAPFE (Wien).

II. Subfamilie Thaumastocyoninae HÜRZELER 1940

In einer vorläufigen Mitteilung „über felinoide Caniden des europäischen Miocaens“ schlug HÜRZELER (1940 a) die Bezeichnung Thaumastocyoninae vor für eine Caniden-Gruppe, „die unter den hundeartigen Carnivoren eine seltsame Parallelerscheinung zu den Feliden darstellt“ Obwohl ihre (in Aussicht gestellte) Bearbeitung leider ausgeblieben ist, bleibt es HÜRZELERS Verdienst, Zusammenhänge erkannt zu haben, die anderen Autoren vor ihm entgangen waren.

Im einzelnen zählte HÜRZELER zu dieser Gruppe:

1. *Agnotherium antiquum* KAUP aus dem Pontium von Eppelsheim,
2. *Thaumastocyon bourgeoisi* STEHLIN & HELBING aus dem Helvetium von Pontlevoy,
3. *Tomocyon grivensis* VIRET aus dem Oberen Vindobonium von La Grive-Saint-Alban,
4. einige von JÄGER, QUENSTEDT und SCHLOSSER publizierte Amphicyoniden-Reste aus süddeutschen Bohnerzen (Frohnstetten),
5. zwei auf *Tomocyon* bzw. *Agnotherium* zu beziehende inedite Funde im Basler Museum aus dem Burdigalium von Baigneaux-en-Beauce und dem Pontium von Charmoille (Berner Jura).

Nach HÜRZELER zeichnen sich die Thaumastocyoninae aus durch:

1. weitgehende Rückbildung ihres Prämolarengebisses,
2. feliden Abkautungsmodus,
3. erste untere Molaren ohne Metaconid, aber mit deutlich entwickeltem Entoconid.

Die extremste Prämolarenreduktion soll im Falle des inediten „*Agnotherium*“ von Charmoille vorliegen, bei dem alle P bis auf den verstärkten P₁ (in unserer Bezeichnungsweise P₄) reduziert sind. Ich habe dieses Stück in Basel gesehen, doch stand es mir zur Bearbeitung nicht zur Verfügung, da Herr Kollege Dr. SCHAEFER (Basel) gerade mit der Publikation der Fauna von Charmoille befaßt ist. Ich darf erwähnen, daß ich den sehr merkwürdigen Carnivoren nicht mit dem pontischen *Agnotherium*-Fund von Ep-

pelsheim identifiziere. Wenn er überhaupt noch zu den *Thaumastocyoninae* gestellt werden darf, so würde er doch allen anderen Angehörigen dieser Gruppe vereinzelt gegenüberstehen.

Für unsere Betrachtung bleiben demnach übrig die Genera

Agnotherium KAUP 1832,

Tomocyon VIRET 1929 und

Thaumastocyon STEHLIN & HELBING 1925.

Ihre Abgrenzung gegeneinander ist bisher nur ungenügend erarbeitet.

Genus *Agnotherium* KAUP 1832

Das Genus *Agnotherium* galt bisher als nur durch einen einzigen unteren rechten Molaren belegt¹ (Abb. 1). Dieser Zahn wurde schon 1832 durch KAUP unter dem Namen *Ag. antiquum* beschrieben und abgebildet. 1861 schlug KAUP eine Umbenennung in *Agnocyon pomeli* vor, weil ihm sein erster Name für

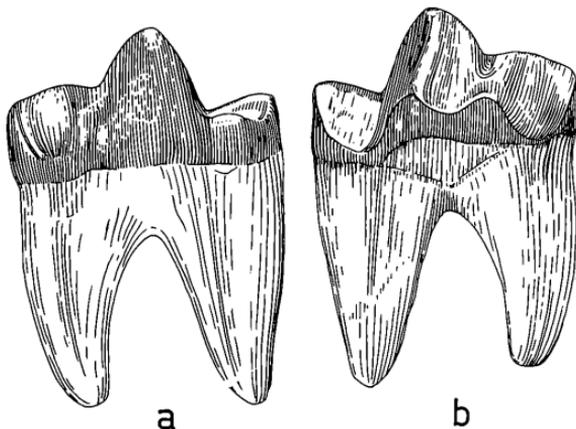


Abb. 1. M_1 dext. von *Agnotherium antiquum* KAUP (Holotypus) aus dem Pontium von Eppelsheim. Im Besitz des Hessischen Landesmuseums Darmstadt. a Innenseite, b Außenseite. 1 1

ein Raubtier nicht passend gewählt erschien. Leider können diese berechtigten Bedenken nach den Nomenklaturregeln keine Berücksichtigung finden, so daß am ersten Namen festgehalten werden muß.

In der jüngeren Arbeit von 1861 setzte sich KAUP auch mit der Frage der Unterscheidung von *Agnotherium* und *Amphicyon* auseinander, weil POMEL

¹ KAUP hatte 1832 unter demselben Namen zusammen mit dem Holotypus einen Caninus abgebildet. Er nahm später nicht mehr Bezug auf ihn, da ihm die Zusammengehörigkeit selbst zweifelhaft erschienen sein mag. Die Ähnlichkeit mit dem Homologen von „*Tomocyon*“ *grivensis* VIRET spricht aber durchaus für KAUPs ursprüngliche Ansicht. — Insofern könnte auch ein mittleres Kronenfragment von Meßkirch, das JÄGER (1850, S. 24 u. Taf. LXIX, Fig. 29) auf *Ag. antiquum* bezog, tatsächlich hierher gehören.

(1853) den Fund inzwischen unter dem Namen *Amphicyon agnotus* in dieses Genus gestellt hatte. Deshalb gab KAUP jetzt folgende Charakteristik:

„Hunde, welchen der Dorn nach innen zu an dem unteren Fleischbackenzahn am mittleren Lappen fehlt, welcher letzterer zwei konisch zugeschärfte Höcker auf dem Enddrittel besitzt, die wie bei *Hemicyon* durch kein Thal vom Mittellappen sich trennen. Der vordere Lappen ist in seinem Längsdurchmesser fast so bedeutend als der mittlere. Die Wurzel unter dem mittleren Lappen bis zum Winkel, wo beide Wurzeln sich verbinden, viermal so hoch, als bei den übrigen Verwandten.“

Da KAUP nur einen Zahn zur Verfügung hatte, stand er vor der unlösbaren Aufgabe, Zufälliges vom Typischen sowie individuelle und spezifische Merkmale von generischen zu trennen. Deshalb hätte seine Charakteristik niemals ohne die gebotene kritische Überprüfung Anwendung finden sollen. In späterer Zeit hat man aber mehrfach Altersmerkmale mit taxionomischen Merkmalen verwechselt.

Insbesondere gilt dies für das Längenverhältnis von Para- und Protoconid, das nach KAUP etwa gleich groß sein soll. Hier ließ KAUP sich durch die extreme Abkautung täuschen, denn in Wahrheit ist der Vorderhügel in frischem Zustand kürzer als der Haupthügel — wie es bei Caniden normalerweise der Fall ist (vgl. Abb. 2). Ich werde anschließend Fragmente jüngerer Zähne vorlegen, aus denen klar zu ersehen ist, daß sich das ausgeglichene Längenverhältnis zwischen beiden Kronenelementen erst mit fortschreitender Abrasion langsam einstellt.

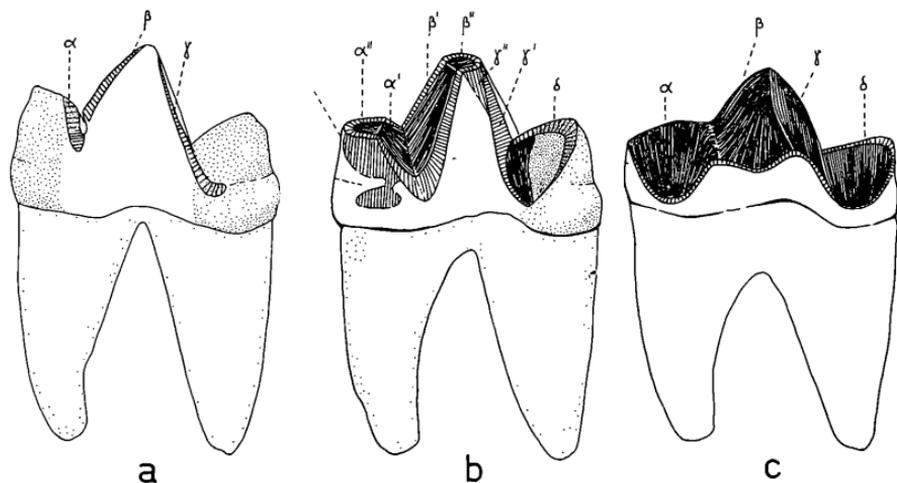


Abb. 2. Schematische Darstellung der Abkautung am M_1 von *Agnotherium antiquum* KAUP in drei Phasen. a beginnende, b mittlere, c weit fortgeschrittene Abkautung (Stadium des Holotypus). Punktierte Teile sind frei ergänzt. Facetten im Schmelz gestrichelt, im Dentin schwarz dargestellt. Griechische Buchstaben bezeichnen idente Usurflächen.

Neben der Charakteristik haben auch die beiden Abbildungen KAUPS Anlaß zu Irrtümern gegeben — vor allem die erste von 1832. Ihre schlechte Qualität mußte den Betrachter in die Irre führen. Wahrscheinlich ist es so zu erklären, daß v. KÖNIGSWALD (1929) den taxionomischen Ort von *Agnotherium* bei *Lychyaena* vermutete und daß VIRET (1951) sich auf Unterschiede gegenüber *Tomocyon* berief, die in Wirklichkeit gar nicht existieren. — Um diese Irrtümer endgültig aus der Welt zu schaffen, gebe ich eine neue Abbildung (Abb. 1) des Holotypus.

Vergleich von *Agnotherium* und *Tomocyon*

VIRET (1951, S. 36) hat sich mit der Frage der Abgrenzung beider Genera erst lange nach Aufstellung des Genus *Tomocyon* beschäftigt:

„La dent figurée par KAUP, paraît cependant aberrante par rapport au *Tomocyon*: le talonide est plus court, le paraconide est curieusement projeté en avant; le protoconide, malgré sa facette d'abrasion postérieure, montre un profil postérieur convexe au lieu du profil concave de *Tomocyon*. La dent de Eppelsheim montre un bourrelet basal antérieur bien développé qui enveloppe le paraconide. Les racines sont plus court, plus massives. L'identité des deux formes est donc très douteuse.“

Nach diesen Ausführungen habe ich den Eindruck, daß VIRET das Original von *Agnotherium* nicht in der Hand gehabt haben kann, denn sonst wäre kaum wieder von einem nach vorn gezogenen Paraconid die Rede gewesen, wie es die ungeschickte Zeichnung KAUPS glauben macht. Ebenso steht es mit dem angeblich gut entwickelten Basalband, von dem am Holotypus kaum noch eine Spur zu entdecken ist. Schließlich ist das aborale Protoconid-Profil nicht „ t r o t z seiner Facette“ („malgré sa facette“) konvex, sondern vielmehr w e g e n seiner Facette. Ursprünglich hat der Holotypus von *Agnotherium* ohne Zweifel am Haupthügel ebenso einen konkaven Hinterhang besessen wie *Tomocyon*. Beweise dafür werde ich später vorlegen (Abb. 5 e, f).

Nach Eliminierung der Irrtümer aus dem Typenvergleich VIRETS bleibt als einziges differenzierendes Merkmal das relativ kürzere Talonid von *Agnotherium* übrig. Insgesamt ist jedoch die Übereinstimmung so groß, daß mindestens die generische Trennung aufgehoben werden muß. Im weiteren Verlauf der Untersuchung werde ich zeigen, daß dies auch für die übrigen Zahnelemente gilt, soweit wir sie kennen. Einzig der chronologische Abstand und die unvollständige Dokumentation lassen es einstweilen geraten erscheinen, an einer Arttrennung noch festzuhalten. *Tomocyon grivensis* VIRET wäre demnach künftig unter dem Namen *Agnotherium grivense* (VIRET) zu führen.

Vergleich von *Agnotherium* und *Thaumastocyon*

STEHLIN & HELBING sind auf das Verhältnis ihres *Thaumastocyon bourgeoisi* zu dem fast hundert Jahre vorher bekannt gewordenen *Agnotherium antiquum* überhaupt nicht eingegangen. Sie begnügten sich vielmehr, festzu-

stellen, daß der durch *Thaumastocyon* repräsentierte Typus im europäischen Tertiär isoliert stünde und man sich bei einigen amerikanischen Formen nach Parallelen umsehen müsse.

Dieses Versäumnis ist heute leider nur noch unter Schwierigkeiten nachzuholen, weil — nach freundlicher Auskunft von Herrn Prof. HÜRZELER — die Sammlung BOURGEOIS im Kriege vollständig verlorenging und mit ihr das Belegmaterial für *Thaumastocyon*. So wären wir denn allein auf die Publikation der beiden Autoren angewiesen, wenn sich nicht im Basler Museum einige Abgüsse der *Thaumastocyon*-Materialien erhalten hätten. Sie zeigen, daß die in der Arbeit von STEHLIN & HELBING gegebene Abbildung 5 b hinsichtlich der Abkaunungsverhältnisse des M_1 durchaus irreführend ist. Die Autoren bilden zwar eine seitliche Facette zwischen Proto- und Ectoconid ab, unterlassen es aber, die Facetten der vorderen Zahnhälfte darzustellen. Man würde daraus den Schluß ziehen müssen, daß *Thaumastocyon* allenfalls einen weitgehendst reduzierten oberen P 4 besessen habe, der zur Ausbildung einer eigenen Kaumarke nicht ausreichte.



Abb. 3. Außenseite des M_1 und M_2 dext. von *Thaumastocyon bourgeoisi* STEHLIN & HELBING aus dem Helvetium von Pontlevoay, Holotypus. Nach einem Abguß im Museum Basel. 1 : 1

Die Abgüsse zeigen aber die Usuren so, wie ich sie in Abbildung 3 wiedergebe: Neben der erwähnten hinteren Marke gibt es zwei weitere auf der vorderen Außenseite des 1. Molaren. Die größere entspringt an der Spitze des Protoconides, läuft an seiner vorderen Außenseite herab und biegt zur vorderen Spitze des Paraconides herum. Unterhalb der Schneide des Vorderhügels ist der größeren noch eine kleinere Facette aufgesetzt. Die größere Usur läßt auf einen hohen Hauptzacken des oberen P 4 schließen, während die kleinere auf einen kräftig entwickelten und relativ weit zurückgestellten Deuteroconus hinweist.

Es gibt also keinen Zweifel, daß *Thaumastocyon* einen wohlentwickelten oberen P 4 besessen hat, dem auch ein ebensowenig reduzierter unterer P 4 entsprochen haben dürfte. Den schlecht überlieferten Alveolen dieses Prämolaren ist wohl kein großes Gewicht beizulegen, denn dem Abguß nach scheint es so, als ob vorn am M_1 der Kontakt mit dem Vordermann in einer deutlichen Usur manifestiert wäre.

STEHLIN & HELBING gaben die Länge des M_1 von *Thaumastocyon* mit 31 mm an. Der von ihnen ebenfalls erwähnte einzelne M_1 (Nr. 5 der Suite) mißt aber im Abguß $26,2 \times 11,3$ mm. Am M_1 des abgebildeten Unterkieferastes (Nr. 69) messe ich $27 \times 11,8$ mm. Seine Maße hatte VIRET (1929 a, S. 218) schon korrigiert (26×11 mm). Damit ist der M_1 des *Th. bourgeoisi* wesentlich kleiner als sein Homologon von *Agnotherium* bzw. „*Tomocyon*“ (= 31 mm). Dies ist der erste Unterschied zwischen beiden Genera.

Für die weitere Unterscheidung kann ich mich auf VIRET (1929 a) berufen, der bezüglich seines „*Tomocyon*“ schon früher dieser Frage nachgegangen ist. *Agnotherium grivense* ist auch insofern besser für den Vergleich geeignet, als hier vier Zahnelemente konfrontiert werden können: M_1 , M_2 , M^1 und C.

M_1 erwies sich in der Untersuchung VIRETS als nicht grundlegend verschieden. Zwei bei *Ag. grivense* sichtbare Kanten, von denen die eine an der Umbiegung zwischen Innen- und Hinterwand des Protoconus sitzt und deutlich krenuliert ist, während die andere median der Hinterwand des Haupthügels anliegt, könnten bei *Thaumastocyon* evtl. vorhanden gewesen und der Abtragung zum Opfer gefallen sein.

M_2 ließ sich deutlich unterscheiden. „Während der Innenhügel bei *Thaumastocyon* unscharf ist und der Außenhügel des Talonides sich im stumpfen Basalband verliert“, ist bei *Ag. grivense* „der Innenhügel sehr markant, der Außenhügel des Talonides erhöht und als schneidende Kante ausgebildet.“ Trotzdem, gesteht VIRET, hätte er aufgrund der unteren Molaren allein seinen Carnivoren wohl zu *Thaumastocyon* gestellt. Entscheidend seien für ihn die Unterschiede im oberen M^1 gewesen.

M^1 von *Ag. grivense* besitzt — im Gegensatz zu *Thaumastocyon* — Zwischenhügel. Das innere Basalband umgibt den Protoconus als breiten Wulst und schließt eine ebenso umfassende Furche ein. Bei *Thaumastocyon* ist es schmal und kurz, und die Furche ist hier nur als isolierte Grube am hinteren Inneneck ausgebildet. Ferner weicht der Gesamtumriß des M^1 von *Ag. grivense* durch die tiefe Ausbuchtung auf der Hinterseite erheblich ab.

Alle genannten Merkmale scheinen die generische Trennung von *Agnotherium* und *Thaumastocyon* vollauf zu rechtfertigen. Doch bleibt unverkennbar die enge Verbundenheit in einer übergeordneten taxonomischen Kategorie. Das erwähnte „*Agnotherium*“-Dokument von Charmoille würde aus diesem engen Rahmen ganz erheblich herausfallen.

Auf einen Gesichtspunkt sei noch aufmerksam gemacht, der in der Diskussion bisher keine Würdigung gefunden hat: *Th. bourgeoisi* läßt im Unterkiefer nur eine Incisiven-Alveole mit Sicherheit erkennen. Der entsprechende Zahn — nach STEHLIN & HELBING I_3 — wäre für einen Caniden ungewöhnlich groß. Am Abguß vermag ich allenfalls noch eine weitere — allerdings sehr kleine — Alveole zu erkennen. (Die Abbildung von STEHLIN & HELBING ist hier arg verzeichnet!) — Vergleichbare Incisiven-Gestaltung findet sich m. W. allein noch bei *Pseudocyon*, dessen

äußerer I ebenfalls gewaltig vergrößert ist. Daneben steht — nach innen zu — nur noch ein kleiner Schneidezahn. Das Anschwellen des äußeren I hat hier eine Auswärtsdrehung des C hervorgerufen. Da diese in gleicher Weise bei *Thaumastocyon* zu beobachten ist, spricht einiges dafür, daß man auch für diesen Caniden nur mit zwei Incisiven rechnen darf. — Weitere Anklänge an *Pseudocyon* ergeben sich aus der Gestalt des Mandibel-Knochens und der unteren Molaren. Für die letzteren hat VIRET (1929 a) schon auf gewisse Ähnlichkeiten hingewiesen. Mancherlei Hinweise legen es deshalb nahe, *Thaumastocyon* als einen divergenten Abkömmling von *Pseudocyon* zu betrachten.

Taxionomie und Synonymie der *Thaumastocyoninae*

Familie Canidae GRAY 1821

Subfamilie *Thaumastocyoninae* HÜRZELER 1940

Diagnose Canidae mit felider Abkautung und \pm reduziertem Prämolarengebiß. M_1 ohne Metaconid, aber stets mit Entoconid.

Genus *Agnotherium* KAUP 1832 (= *Tomocyon* VIRET 1929)

Diagnose: *Thaumastocyoninae* mit wohlentwickeltem M_2 -Metaconid; M_2 -Ectoconid schneidend. M^1 mit Zwischenhügeln, breitem innerem Basalband und an der Hinterseite stark konkavem Umriß.

Agnotherium antiquum KAUP 1832

(Genotypus monotypicus)

- 1832 *Agnotherium antiquum*. — KAUP, Ossements fossiles, S. 28, Atlas, Carnivora, Taf. I, Fig. 4 a, 4 b (M_1 dext.).
- v 1835 *Agnotherium antiquum* KAUP. — JÄGER, Die foss. Säugethiere, Taf. V, Fig. 15 u. 16 (P^4 , M_1 fragm.), Taf. IX, Fig. 48 u. 49 (P^4 — M^2 fragm.).
- 1853 *Amphicyon agnotus* NOB. — POMEL, Catal. meth., S. 73.
- v 1885 *Amphicyon major*. — QUENSTEDT, Handbuch, Abb. 5 (M^3), Atlas Taf. II, Fig. 3 (P^4 , seitenverkehrt), Fig. 4 (P_4 , non M, seitenverkehrt), Fig. 5 (C sup.).
- 1861 *Agnocyon Pomeli*, KAUP. — KAUP, Beiträge, H. 5, S. 17, Taf. II, Fig. 3 (M_1 , Holotypus).
- v 1902 *Pseudocyon* sp. — SCHLOSSER, Böhnerz, Taf. III, Fig. 18, 22, 23, 28 (P^4 , M_1 fragm.).
- Amphicyonide* gen. indet. — SCHLOSSER, l. c. Taf. III, Fig. 7 u. 12 (P^4 , M_1 fragm.), Fig. 13 u. 17 (P^4 — M^2 fragm.), Fig. 8 u. 11 (M^1 , nec M_1 , kop. JÄGER 1835; non vidi), Fig. 14 u. 16 (M^3).
- 1929 *Agnocyon pomeli* KAUP („gehört wohl zu *Lychnyaena*“). — v. KÖNIGSWALD, Bem. z. Säugetierfauna.
- 1930 *Agnotherium* KAUP. — FRICK, The Hemicyoninae, S. 50.

- 1930 *Agnocyon pomeli* K. („kommt sehr nahe dem *Thaumastocyon bourgeoisi* St.“). — WEITZEL, Neue Amphicyoniden, S. 95.
 1935 *Agnotherium antiquum* KAUP. — HAUPT, Oberrhein. Fossilkatalog.
 1940 *Agnotherium antiquum* KAUP (= *Agnocyon Pomeli* KAUP). — HÜRZELER, Felinoide Caniden.
 1951 *Agnotherium antiquum* KAUP. — VIRET, Catalogue critique, S. 36.
 1955 *Agnotherium antiquum* KP. — TOBIEN, Neue Carnivoren, S. 28.
 1960 *Agnotherium antiquum* KAUP. — KUSS, *Haplocyonoides ponticus* n. sp., S. 249.

Diagnose Größe des *Amphicyon major* DE BLAINV.; M₁-Talonid kürzer als bei *Ag. grivense* (VIRET).

Holotypus: Stark usierter M₁ dext. im Hessischen Landesmuseum Darmstadt (unter dem Sammlungsetikett *Agnocyon Pomeli* KP.). Schlechte Abbildungen bei KAUP 1832 und 1861.

Locus typicus Eppelsheim in Rheinland-Pfalz.

Stratum typicum Rheinhessische Dinotheriensande. Pontium.

Vorkommen Pontium von Eppelsheim, Frohnstetten und Ebingen.

Agnotherium grivense (VIRET) 1929

- 1892 *Dinocyon göriachensis*, TOULA. — DEPÉRET, Mamm. miocènes, S. 38 ff., Taf. I, Fig. 21 (M₁).
 1929 *Tomocyon grivensis* n. gen. n. sp. — VIRET, *Tomocyon grivensis*, S. 217—221, Taf. XIX, Fig. 1—9 (div. I³, C sup., P₄, M₁, M¹, M₂).
Pseudocyon sansaniensis? LART. — VIRET, l. c., S. 223, Abb. 1 (M²).
 1940 *Tomocyon grivensis*. — HÜRZELER, Felinoide Caniden.
 1944 *Tomocyon grivensis*. — HÜRZELER, Europ. Hemicyoniden, S. 141.
 1951 *Tomocyon grivensis* VIRET. — VIRET, Catalogue critique, S. 35—37.
 1959 *Tomocyon*. — PAVLOVIĆ & THENIUS, *Gobicyon macrognathus*, S. 4.
 1960 *Tomocyon*. — THENIUS, Stammesgeschichte d. Säugeriere, S. 154.

Diagnose: Von der Größe des *Agnotherium antiquum* KAUP, M₁-Talonid länger als bei diesem.

Holotypus Fast frischer M₁ sin. mit fragmentarischen Wurzeln. Museum Lyon. Abb. VIRET 1929 a, Taf. XIX, Fig. 5 a, b, c.

Locus typicus La Grive Saint-Alban (Isère).

Stratum typicum: Ob. Vindobonium.

Vorkommen Bisher nur in La Grive nachgewiesen.

Bemerkung: VIRET (1929 a) diagnostizierte den in seiner Abb. 1 dargestellten Molaren als M². Daran gibt es wohl keinen ernsthaften Zweifel. Er bezog ihn ferner — wenn auch unter Vorbehalt — auf *Pseudocyon sansaniensis* LARTET. Bestimmend war dabei die Überlegung, daß der Zahn morphologisch die größte Ähnlichkeit mit *Ps. gerardianus* VIRET (1929 b,

Taf. VII, Fig. 2) zu haben schien. Größenmäßig erforderte er aber den Anschluß an eine größere Art, für die sich *Ps. sansaniensis* anbot.

Mit Sicherheit kann ich heute sagen, daß *Ps. gerandianus* generisch nicht mit *Ps. sansaniensis* ident ist. Infolgedessen kann auch eine Ähnlichkeit der oberen Molaren nicht ohne weiteres erwartet werden, zumal solche von der letzten Art bisher überhaupt nicht bekannt sind.

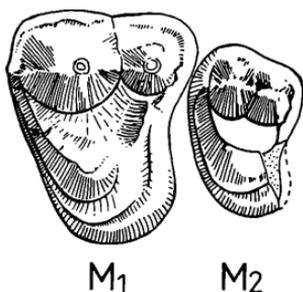


Abb. 4. Kombination isolierter M^1 und M^2 von *Agnotherium grivense* (VIRET) aus dem Oberen Vindobonium von La Grive-Saint-Alban (Isère). M^1 nach einem Abguß im Museum Basel. M^2 in spiegelbildlicher Darstellung nach einer Abbildung VIRETS (1929 a, Abb. 1), bei der er auf „*Pseudocyon sansaniensis* LART.“ bezogen wurde.

1 : 1

Es verwundert eigentlich, daß die nächstliegende Möglichkeit, nämlich den M^2 auf *Ag. grivense* zu beziehen, überhaupt nicht erwogen wurde. Die konkave Hinterwand von M^1 erfordert doch wohl einen M^2 , der sich diesem Umriß anpaßt. Dies tut M^2 von La Grive in vollkommener Weise (vgl. Abb. 4). Auch von der Größe her ergeben sich keine Bedenken. Seine Maße betragen nach VIRET 13 x 20 mm. M^1 mißt 21,5 x 32,5 mm. Bilden wir die Quotienten von $M^2:M^1$ in Länge und Breite, so ergeben sich folgende Werte:

$$\text{Länge} (= 13:21,5 \text{ mm}) = 0,605.$$

$$\text{Breite} (= 20:32,5 \text{ mm}) = 0,615.$$

Beide Zähne entsprechen sich proportional also ziemlich genau. Aber das ist nicht entscheidend, weil bei Caniden keineswegs die Regel. Wichtig ist vielmehr, daß *Ag. antiquum*, wie ich auf Seite 140 zeigen werde, im — leider einzig vergleichbaren — Längenverhältnis dieser Molaren mit 0,595 ausgezeichnet übereinstimmt. Um im Vergleich dazu die abweichenden Verhältnisse bei Amphicyoniden zu charakterisieren, zwei Beispiele:

Amphicyon major (Holotypus), Länge 22 : 27 = 0,815; Breite 32,3 : 34,5 = 0,936.
A. lemanensis (FIHOL 1879, Taf. X, Fig. 2), Länge 12 : ca. 14,5 = 0,828; Breite 16 : ca. 17 = 0,941.

Amphicyon verhält sich in den Proportionen also ganz anders als *Agnotherium*, und vermutlich wird das auch für *Pseudocyon* zutreffen.

Vielleicht darf man mehr als einen Zufall in der Tatsache erblicken, daß der M^2 von La Grive altersmäßig den übrigen *grivense*-Zähnen sehr genau entspricht.

Ein Widerspruch zur vorgetragenen Deutung könnte möglicherweise in dem Hinweis VIRETS enthalten sein, der M^2 stecke in einem Maxillenfragment, das zwar auf einen vorhergehenden, aber keinen folgenden Zahn hindeute. Wie ihm scheine, seien also keine Spuren von M^3 -Alveolen vorhanden, allerdings sei die Knochenerhaltung schlecht.

Für *Ag. antiquum* glaube ich indessen den Nachweis von 3. Molaren erbringen zu können. Sie sollten demnach auch bei *Ag. grivense* vorhanden sein.

Es bleibt abzuwarten, ob der Widerspruch begründet ist.

Genus *Thaumastocyon* STEHLIN & HELBING 1925

Diagnose: Thaumastocyoninae mit nur 3 P und (?) 2 I. Metaconid des M_2 schwach, sein Ectoconid stumpf. M^1 ohne Zwischenhügel, mit schwachem innerem Basalband.

Thaumastocyon bourgeoisi STEHLIN & HELBING 1925

(Genotypus monotypicus)

*1925 *Thaumastocyon Bourgeoisi* gen. nov., spec. nov. — STEHLIN & HELBING, Catalogue, S. 38—44, Abb. 5 a, b, c (Mand. dext.), Abb. 6 (M^1).

1929 *Thaumastocyon Bourgeoisi* STEHLIN & HELBING. — VIRET, *Tomocyon grivensis*, S. 217 ff.

1930 *Thaumastocyon Bourgeoisi* St. — WEITZEL, Neue Amphicyoniden, S. 95.

1940 *Thaumastocyon Bourgeoisi* STEHLIN und HELBING. — HÜRZELER, Felinoide Caniden.

1945 *Thaumastocyon* STEHLIN and HELBING. — SIMPSON, *Classific. of. Mamm.*, S. 110.

1951 *Thaumastocyon*. — VIRET, *Catalogue critique*, S. 35/36.

1960 *Thaumastocyon*. — THENIUS, *Stammesgeschichte*, S. 154.

Diagnose Etwas kleiner als *Agnotherium grivense* VIRET.

Holotypus Rechte Mandibel mit M_2 - M_1 , C, Alv. von 3 P und ? 2 I. Collection BOURGEOIS (im Kriege vernichtet). Abb. 5 a, b, c bei STEHLIN & HELBING.

Locus typicus Pontlevoiy.

Stratum typicum Helvetium.

Vorkommen Bisher nur in Pontlevoiy nachgewiesen.

Neue Belege von *Agnotherium antiquum* KAUP

Neben den vorstehend besprochenen vagabundieren in der europäischen Fachliteratur seit vielen Jahrzehnten Caniden-Dokumente herum, die zwar zu *Agnotherium* gehören, als solche jedoch — mit teilweiser Ausnahme von JÄGER und HÜRZELER — nicht erkannt worden sind. Man hat sie in verschiedener Weise gedeutet, überwiegend aber den Genera *Pseudocyon* und *Amphicyon* angeschlossen. So trugen sie nicht unwesentlich dazu bei, insbesondere die Gattung *Pseudocyon* in völlige Konfusion zu stürzen.

Zunächst gehe ich die bereits publizierten *Agnotherium*-Funde durch und schließe dann ein inedites Stück an.

1. Unterer linker M 1 fragm. und oberer linker P 4 aus dem Pontium von Frohnstetten.

Slg. Tübingen, Nr. Ma 1201/1 und 1201/2. Abb. 5, Fig. a—f.

Literatur: JÄGER (1835, S. 16, Taf. V, Fig. 15, 16), QUENSTEDT (1885, Taf. II, Fig. 3), SCHLOSSER (1902, Taf. III, Fig. 18, 22, 23, 28).

Das M₁-Fragment (Abb. 5, Fig. d—f) repräsentiert das Para- und Protoconid. Vom Ectoconid blieb die Ansatzstelle am Hinterhang des Haupt-
hügels erhalten.

Gegenüber seinem Homologen des Holotypus erweist sich das Paraconid als höher und kürzer. Es zeigt nicht die geringste Tendenz, nach vorn überzuhängen, sondern bildet eine konkave Stirnfläche. Hier ist auch ein Rest des schwachen und zugleich breiten Basalbandes erhalten, das auf der Außenseite bereits weitgehend der Abtragung zum Opfer gefallen ist. (Kein Wunder also, wenn man beim stark usierten Holotypus vom Cingulum fast nichts mehr sieht.)

Das Protoconid zeigt eine konvexe Vorder- und eine schwach konkave Hinterfront. Oben wurde schon darauf hingewiesen, daß diese Kontur als die bei *Agnotherium* ursprüngliche anzusehen und der Erwerb eines konvexen Hinterhanges als Ergebnis der progressiven Abtragung aufzufassen ist. — Die hintere Innenkante des Protoconides ist scharf markiert. In der oberen Hälfte hat die Abkautung eine schmale Dentinbahn freigelegt. Die untere Hälfte bildet einen Buckel aus, den man als — freilich ungewöhnlich tief sitzendes — Rudiment des Metaconides betrachten darf.

Soweit erkennbar, muß die Ansatzstelle des Ectoconides am Haupthügel höher und weiter außen gestanden haben als am Holotypus. Auch dieser Unterschied läßt sich zwanglos durch die verschiedenen Usurstadien deuten.

Am M₁-Fragment von Frohnstetten zeigt sich klar, in welcher Weise die Abtragung vor sich geht. Anfangs wird sowohl horizontal wie auch vertikal abgeschliffen. Dabei überwiegt die vertikale Usur und überholt die horizontale schließlich soweit, daß diese am Ende gänzlich verschwindet und nur noch klingenartige Resthügel verbleiben (vgl. Abb. 2).

Obwohl dem Stück die Wurzeln fehlen, kann man eben noch erkennen, daß die Fusion beider Äste unter der Kronenmitte nahe der Schmelzbasis stattgefunden hat. Ich halte diese Abweichung vom Holotypus nur für ein Altersmerkmal.

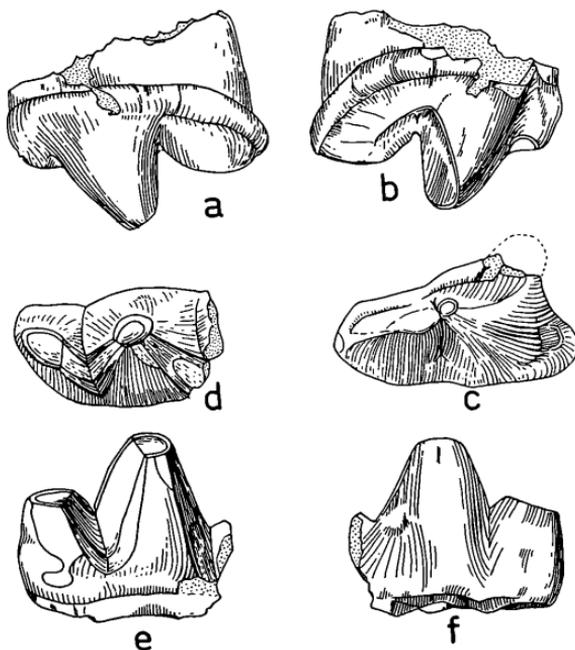


Abb. 5. P^4 sin. und M_1 sin. fragm. von *Agnotherium antiquum* KAUP aus dem Pontium von Frohnstetten. Im Besitz der Sammlung Tübingen. Fig. a—c: P^4 (a Außenseite, b Innenseite, c Aufsicht). Fig. d—f: M_1 sin. fragm. (d Aufsicht, e Außenseite, f Innenseite). 1:1

P^4 (Abb. 5, Fig. a—c) kann allein auf mittelbare Weise auf *Agnotherium* bezogen werden. Zwar ist über die Fundumstände nichts bekannt, doch ähneln sich dieser und der vorherige M_1 in Größe, Erhaltung und Usurgrad so weitgehend, daß ihre Herkunft vom selben Individuum mit hohem Wahrscheinlichkeitsgrad angenommen werden darf. Auch SCHLOSSER, der die Stücke in der Hand hatte, äußerte darüber keinen Zweifel.

Die Kronenbasis wird von einem kräftigen Basalband umgeben, das sich nur im Bereich des Protoconus etwas ausdünt. Versucht man, den am vorderen Inneneck beschädigten Umriß zu ergänzen, so bleibt man im Zweifel, ob ein in Höckerindividualität ausgebildeter Deuteroconus vorhanden war oder nicht. Er könnte allenfalls sehr niedrig gewesen sein. Mit Sicherheit reichte er aber weiter zurück als bei echten Amphicyoninen, nämlich bis in die Höhe des Quertals zwischen Proto- und Tritoconus, wo er dann in das

Basalband übergeht. Insgesamt ergibt sich ein viel ausgeprägter triangulärer Grundriß als bei *Amphicyon*, zu dem QUENSTEDT diesen Zahn gestellt hatte.

Von der Außenseite her gesehen, erweist sich der Protoconus als schmaler und spitzer gegenüber *Amphicyon*. Das Hauptquertal reicht tiefer herab und ist vergleichsweise kürzer, weil der Umriß hier kräftig eingeschnürt wird.

Als besonderes Element, das *Amphicyon* fast vollständig fehlt, tritt ein Protostyl in Höckergestalt auf. In Seitenansicht bildet es infolge der Abkautung eine flache Stufe.

Am Proto- und Tritoconus verschmelzen die ausschließlich vertikalen Facetten der Innenseite im Bereich des Quertals zur einheitlichen Fläche. Eine weitere Facette folgt in Verlängerung gegen die Basis und trifft hier das Basalband. Vorn ist der Schmelz zwischen Deuteroconus und Protostyl aufgeschnitten.

Es scheint, daß P⁴ drei getrennte Wurzeln besaß. Ihre Vereinigung muß in etwas größerem Abstand von der Kronenbasis erfolgt sein als beim M₁-Fragment.

| Maße in mm: | M ₁ | P ⁴ |
|-----------------------|-----------------|-----------------|
| Gesamtlänge | über 25,5 (32?) | 29 |
| Breite | 14,0 | über 16,3 (17?) |
| Höhe des Protoconides | über 18,0 (20?) | über 17,5 (19?) |

Beide Zähne von Frohnstetten glaube ich mit Sicherheit auf *Agnotherium* beziehen zu dürfen. Damit würden wir dann P⁴ als zweites Gebißelement dieses Tieres kennen.

Auf einen Irrtum sei gleich noch hingewiesen. SCHLOSSER hielt die in Rede stehenden Zähne für ident mit jenen, die DEPÉRET & RÉROLLE (1885) als „*Amphicyon major* var. *pyrenaicus*“ aus dem Pontium der Cerdagne publiziert haben. Sie gehören mit Bestimmtheit nicht hierher, haben andererseits aber auch nichts zu tun mit dem Tier gleichen Namens, das ROMAN (1927) beschrieb. Es stammt aus den Argiles pontiques von Libros in Spanien. Von diesem wird später noch die Rede sein.

2. Krone des rechten P₄ und Fragment des rechten M₁ aus dem Pontium von Frohnstetten.

Slg. Tübingen, Nr. Ma 1201/7 (nur P₄). Das M₁-Fragment soll nach SCHLOSSER ebenfalls in Tübingen liegen. Ich fand es im Museum Basel unter falschem Etikett (Abb. 6, Fig. c—e).

Literatur: QUENSTEDT (1885, Taf. II, Fig. 4), SCHLOSSER (1902, Taf. III, Fig. 7, 12), VIRET (1951, S. 36).

Beide Zähne sind noch nahezu frisch, dürften aber bereits ausgewachsene Wurzeln gehabt haben. Für P₄ scheint mir dies wegen seiner vollentwickelten Wurzelansätze völlig sicher, zumal auch die Abkautung bereits eingesetzt hat. Es handelt sich also nicht um einen Zahnkeim (*bourgeon dentaire*), wie VIRET meinte. Aufgrund gleichen Alters, gleicher Seitenzugehörigkeit und gleichartiger Fossilisation darf man sie auch dem gleichen Individuum zuschreiben.

Im Fragment des M_1 glaube ich den frischen Zustand des Protoconus von *Agnotherium* zu erkennen, denn ergänzt man den in Abschnitt 1 geschilderten M_1 sinngemäß, so kann eigentlich gar kein anderes Bild entstehen als es hier gezeigt wird. Die am Vorder- und inneren Hinterhang des Protoconus ausgebildeten Schneiden sind nach dem Bild des älteren Homologons durchaus zu erwarten.

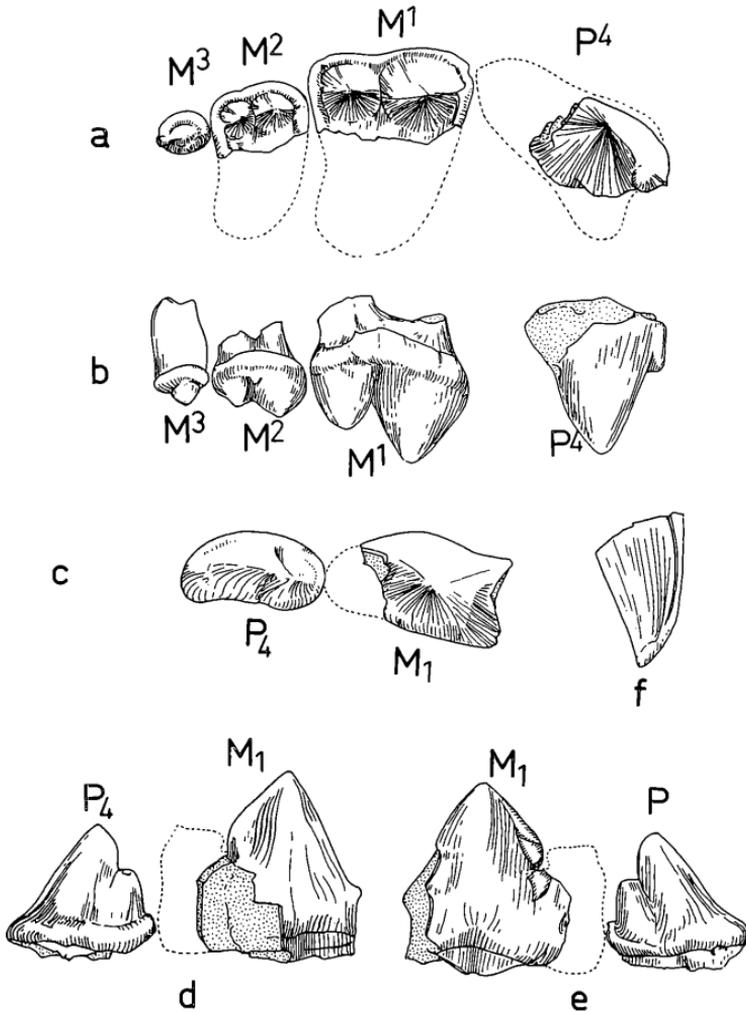


Abb. 6. Zahnfragmente von *Agnotherium antiquum* KAUP aus dem Pontium von Frohnstetten. Im Besitz der Sammlungen in Tübingen und Basel. — Fig. a und b: Kombination von P_4 bis M_3 dext. (a Aufsicht, b Außenseite). Fig. c—e: Kombination von P_4 bis M_1 dext. (c Aufsicht, d Innenseite, e Außenseite). Fig. f: Spitze des C sup. sin. — Wahrscheinlich stammen alle Elemente vom gleichen Individuum. 1 1

Um die Gestalt des fragmentären *Paraconides* richtig zu deuten, sollte man SCHLOSSERS Figur 12 genau beachten. Sie zeigt unmißverständlich, daß die Vorderfront weggebrochen ist. VIRET hatte angenommen, das *Paraconid* sei ungewöhnlich kurz. Es ist aber interessant, daß VIRET sonst den Typus des „*Tomocyon*“ vollauf bestätigt fand: „La fragment de carnassière... dans le style de *Tomocyon*“

Dem nun schon in drei Altersstufen bekannten M_1 sei als drittes Zahnelement des *Agnotherium*-Gebisses der P_4 angefügt.

Er zeichnet sich vor den entsprechenden Elementen der *Amphicyoninae* durch seinen stark erhöhten und nach hinten geneigten Haupthügel sowie durch den hoch aufgesetzten Hinterzacken aus. Ein derart gebauter Zahn paßt sehr gut in das Bild der übrigen.

VIRET bestätigte auch hier: „ P_4 dext. est une dent de *Tomocyon*.“ Er unterscheide sich lediglich durch etwas größere Höhe.

Maße in mm: Länge = 17,3; Breite = 9; Höhe = 11 (P_4).

3. Fragmente von rechten oberen P_4 , M_1 und M_2 aus dem Pontium von Frohnstetten.

Slg. Tübingen, Nr. Ma 1201/4. Abb. 6, Fig. a—c.

Literatur: JÄGER (1835, S. 57, Taf. IX, Fig. 48, 49), SCHLOSSER (1902, Taf. III, Fig. 13, 17), VIRET (1951, S. 36).

Allen drei Fragmenten ist gemeinsam der sehr geringe Usurgrad. Die Höckerspitzen sind unversehrt, aber die hinteren Innenseiten der Hügel tragen schon eine schmale und bis auf die Basis herabreichende Facette.

Im Fragment des P^4 dokumentiert sich der fast frische Protoconus mit anhängendem Protostyl. Verglichen mit dem eingangs geschilderten Homologon zeigt sich, daß dem Protoconus ursprünglich auf Vorder- und Hinterhang je eine scharfe Kante zukommt, die schon in den Anfängen der Usur zu schwinden beginnt. Das Protostyl besitzt eine vordere und eine von dieser nach innen abzweigende Schneide; beide zusammen bilden einen spitzen, nach unten geöffneten Winkel. Unverwechselbar mit *Amphicyon* wird dieser Zahn durch die viel größere Höhe und Schlankheit des Haupthügels. Entsprechend hoch dürfte auch der Tritoconus zu veranschlagen sein.

Auffällig an der Reihe M^1 — M^2 ist die kontinuierliche Größenabnahme der Außenhügel von vorn nach hinten. Obwohl schon M^1 im Vergleich zu P^4 als klein bezeichnet werden muß, vermittelt sein vorderer Außenhöcker in der Höhe gegen den Vorgänger. Sein Hinterhöcker hat noch knapp drei Viertel der Höhe des Vorderhöckers und bringt dieses Verhältnis auch in entsprechender Volumenabnahme zum Ausdruck. Proportional verringern sich die Dimensionen am M^2 . Allerdings fällt dessen unverhältnismäßig kleiner Hinterhöcker aus dem Rahmen. (Wenn also ein M^3 vorhanden wäre, was unmittelbar — etwa durch eine aborale Usur — nicht beweisbar ist, könnte er nur sehr klein sein.)

Schon auf Seite 133 wurde darauf hingewiesen, daß das Längenverhältnis beider Zähne auffällig von vergleichbaren Amphicyoniden abweicht, um so besser aber mit *Ag. grivense* übereinstimmt. (Quotient von Lg. M² : Lg. M¹ = 11 : 18,5 = 0,595.) Gegenüber *Amphicyon* würde *Agnotherium* sich demnach durch eine sehr viel stärkere, aboral zunehmende Verkleinerung der oberen Molaren auszeichnen. Auch aus diesem Grunde sind allenfalls sehr kleine dritte Molaren zu erwarten.

Ein äußeres, gut entwickeltes Basalband ist beiden Zähnen ebenso eigen wie in Längsrichtung stehende scharfe Schneiden zu beiden Seiten ihrer Außenhügel.

Das innere Dreieck mit dem Platz des Protoconus fehlt beiden Molaren übereinstimmend. Besonders zu bedauern ist die Tatsache, daß auch die Wurzeln nicht erhalten sind.

| Maße in mm: | P ⁴ | M ¹ | M ² |
|-------------|-----------------|----------------|----------------|
| Länge | über 16,7 | 18,5 | 11 |
| Breite | über 11 | — | — |
| Größte Höhe | über 16,2 (23?) | 14 | 8 |

Die vorliegende Zahnreihe belegt ein kleineres Individuum als die in Abschnitt 1 erwähnten Zähne. Es ist auch kleiner als *Ag. grivense*. Ob aber allein aus der Größendifferenz auf spezifische oder gar generische Unterschiede geschlossen werden muß, läßt sich einstweilen nicht mit Sicherheit entscheiden. SCHLOSSER sprach zwar von „zwei Arten“ Ich möchte aber vorläufig doch der erwiesenen Übereinstimmung in wesentlichen morphologischen Merkmalen soviel Gewicht beimessen, daß ich es für durchaus vertretbar halte, auch das kleinere Tier auf *Ag. antiquum* zu beziehen.

Wie wenig Bedeutung solchen Größenunterschieden u. U. beizumessen ist, beweist „*Tomocyon*“ (VIRET 1929 a, Fig. 5, 8), dessen Belegstücke ich in Lyon kennenlernte. Hier messen die beiden M₁ desselben Unterkiefers: Links = 38,1 x 15,6; rechts = 33,3 x 14,2! (Man ist geneigt zu fragen, ob derartige Erscheinungen etwas mit Degeneration der „aberranten“ Caniden zu tun haben könnten, denn bei anderen Caniden habe ich trotz bewußter Suche keine solchen Defekte gefunden.)

Noch ein weiterer M¹ ist bereits in die Literatur eingegangen:

4. Oberer M 1 fragm. aus dem Pontium von Ebingen.

Der Verbleib des Stückes ist unbekannt.

Literatur: JÄGER (1835, Taf. IX, Fig. 49), SCHLOSSER (1902, Taf. III, Fig. 8, 11).

SCHLOSSER hielt den Zahn für ein Dokument desselben Genus wie sein „*Amphicyonide* gen. indet.“ von Frohnstetten. Ich teile seine Ansicht durchaus in dem Sinne, daß beide zu *Agnotherium antiquum* gehören. Allerdings muß ich mich dabei ganz auf die alte JÄGERSche Abbildung verlassen. Hinsichtlich der Position des Zahnes schließe ich mich SCHLOSSERS Interpretation

nicht an, denn kein unterer, sondern ein oberer M^1 liegt selbstverständlich vor. Darüber läßt die Abbildung doch wohl keinen Zweifel. Erhalten sind nur die beiden Außenhügel, deren Größendifferenz durchaus derjenigen am vorher geschilderten (kleineren) M^1 entspricht. Ein kräftiges äußeres Basalband muß vorhanden gewesen sein, obwohl es in JÄGERS Figur nicht klar zum Ausdruck kommt. Er stellt es aber auf der Innenseite dar, wie es eben noch auf den *Metaconus* übergreift.

Nach der Abbildung ergibt sich eine Länge von etwa 22 mm. Abzüglich aller Fehlerquellen dürfte der Zahn größer sein als derjenige von Frohnstetten und etwa *Ag. grivense* entsprechen.

Auch für M^3 gibt es ein altbekanntes Zeugnis:

5. Oberer M 3 aus dem Pontium von Frohnstetten.

Slg. Tübingen, Nr. 1201/5. Abb. 6, in Fig. a und b.

Literatur: QUENSTEDT (1885, S. 46, Abb. 5), SCHLOSSER (1902, Taf. III, Fig. 14, 16).

Die Krone dieses winzigen Molaren besteht nur aus einem niedrigen Zentralhöcker, der ringsum vom kräftigen Cingulum umfassen wird. An der Hinterseite des Höckers verbindet sich eine kurze Schneide mit der terminalen Warze des Basalbandes. Die Orientierung des Zahnes wird erleichtert durch eine kleine Usur auf dem Innenhang.

Bereits QUENSTEDT hatte das Zähnchen der oben beschriebenen Reihe P^4 — M^3 als dritten Molaren beigelegt. SCHLOSSER übernahm diese Deutung anstandslos.

Ich habe ja schon mehrfach darauf hingewiesen, daß nach dem Befund von M 1 und M 2 sup. nur noch ein sehr kleiner M 3 sup. erwartet werden kann. Bei den Amphicyoninae würde das Größenverhältnis immer anders ausfallen. — Eine weitere Stütze für diese Auffassung kann ich später in Gestalt eines bisher unbekanntes Mandibel-Fragmentes von Frohnstetten vorlegen, dessen Alveolen dieselbe Größenabnahme von M_1 gegen M_3 erkennen lassen.

Maße in mm: Kronenlänge = 6,5; Breite = 5,2; Höhe = 5.

6. Spitze eines C sup. sin. aus dem Pontium von Frohnstetten.

Slg. Tübingen, Nr. Ma 1201/6. Abb. 6, Fig. f.

Literatur: QUENSTEDT (1885, Taf. II, Fig. 5), SCHLOSSER (1902, S. 42).

Dem minimalen Abkauungsgrad nach gehört das Fragment zu dem jungen Individuum, dessen weitere Belege schon in den Abschnitten 3 und 5 erwähnt wurden. Das war auch SCHLOSSER nicht zweifelhaft. Die Position bezeichnete er als „wohl der linke obere C“ Ich bin derselben Ansicht.

Das Stück ist nur wenig über einen Zentimeter lang. Durch die beiden wohlausgebildeten Schneiden erinnert es zunächst an einen Amphicyoniden. Die genaue Untersuchung führt jedoch, abgesehen von seiner fundbedingten Zusammengehörigkeit, in eine andere Richtung. Aus der raschen longitudi-

nenal Breitenzunahme nach der Wurzel hin, kann man auf eine kurze und gedrungene Krone schließen, wie sie bei Amphicyoniden nicht vorkommt. Hingegen stimmt *Ag. grivense* in diesem Merkmal so ausgezeichnet überein (vgl. VIRET 1929 a, Taf. XIX, Fig. 3), daß auch der C noch einmal die generische Zusammengehörigkeit beider Formen unterstreicht.

Außer diesen zwar mißdeuteten, aber längst bekannten *Agnotherium*-Dokumenten kann ich noch ein unbekannt gebliebenes vorlegen:

7. Rechtes Unterkiefer-Fragment mit Alveolen von M_3 , M_2 (mit erhaltener Vorderwurzel) und Hinterrand der aboralen Alveole des M_1 aus dem Pontium von Frohnstetten.

Slg. Tübingen, Nr. 1201/8.

Dieses bisher unbeachtete Stück gehört zu dem alten Fundkomplex von Frohnstetten. Es verdient Interesse, weil es als einziges etwas über die relativen Längen der unteren Molaren in situ aussagen kann.

Die allein überlieferte Hinterwand der aboralen M_1 -Alveole paßt sich ungefähr der Form des Holotypus an. Wenn das auch Zufall sein mag, wird doch das Vorhandensein eines ähnlich großen M_1 angedeutet. Der erhaltenen Vorderwurzel des M_2 fehlt die klobige Verdickung an der Wurzelspitze, wie sie für *Amphicyon*-Molaren typisch ist. Außerdem erweist sich die Vorderwurzel als wesentlich schwächer und kürzer als die hintere. Aus der M_3 -Alveole kann man auf einen rundlichen und relativ sehr kleinen M_3 mit kompakter und konischer Wurzel schließen.

Für alle drei Zähne ergeben sich folgende Verhältniszahlen, wenn als Maß für M_1 der Holotypus zugrunde gelegt wird: $M_1 = 32$; $M_2 = 19$; $M_3 = 6$ mm Länge. In der anschließenden Tabelle seien die Werte zum Vergleich noch einmal einigen Amphicyoniden gegenübergestellt, für die ich mich der Einfachheit halber auf WEITZEL (1930, S. 97) berufe:

| | Länge in mm | | | Quotient | |
|----------------------------------|-------------|-------|--------|-------------|---------------------|
| | M_1 | M_2 | M_3 | $M_2 : M_1$ | $M_1 : (M_2 + M_3)$ |
| <i>Agnotherium antiquum</i> | 32 | 19 | 6 | 0,594 | 32 : 25 |
| <i>Amphicyon eppelsheimensis</i> | 35 | 23 | ca. 10 | 0,657 | 35 : 33 (?) |
| <i>A. major</i> (v. PONTLEVOY) | 38 | 27 | 21 | 0,777 | 38 : 48 |
| <i>A. major</i> (v. SANSAN) | 35 | 25 | 20 | 0,800 | 35 : 45 mm |

In den Quotienten (Lg. $M_2 : M_1$) entsprechen sich die homologen Elemente des Unter- und Oberkiefers bei *Agnotherium* fast genau (OK = 0,595). Der Wert von *Agnotherium* unterschreitet sogar noch deutlich denjenigen von *A. eppelsheimensis*, bei dem ebenfalls eine fortgeschrittene Molaren-Reduktion vorliegt. Noch klarer wird die Kleinheit der beiden hinteren Molaren von *Agnotherium* gegenüber den Amphicyoniden im Verhältnis $M_1 : (M_2 + M_3)$.

Zwei verschiedene Wege führen also zu dem gleichen Ergebnis: *Agnotherium* besaß stark reduzierte hintere Molaren, wobei der Hauptanteil der Reduktion zu Lasten der M_3 geht.

Insgesamt sind nun von *Agnotherium antiquum* folgende Gebißelemente belegt: C sup, P₄, M₁, P⁴—M³. Darüber hinaus liegen Anhaltspunkte vor, die auch auf das Vorhandensein von drei unteren Molaren hinweisen. Leider ist noch keine Aussage darüber möglich, ob das Prämolarengebiß tatsächlich reduziert ist. Die vierten Prämolaren sind es nicht.

Agnotherium aus dem Burdigalium von Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loire)

Das Naturhistorische Museum Basel verfügt über eine ansehnliche Kollektion problematischer Caniden-Dokumente von Baigneaux. Unter ihnen ist ein M₁ relativ leicht als *Agnotherium* zu diagnostizieren, wie HÜRZELER (1940 a) es andeutungsweise schon getan hat. Außerordentlich schwer fällt dagegen die Zuordnung anderer Gebißelemente, da sie größenmäßig z. T. nicht recht zu dem M₁ passen wollen. Es könnte sein, daß im Burdigal bereits mehrere (zwei oder drei) verschieden große Arten von *Agnotherium* vorhanden sind. Jedoch ist die Möglichkeit, daß sich die im folgenden beschriebenen Zähne auf verschiedene — dann allerdings verwandte — Genera verteilen, nicht auszuschließen. Diese Bedenklichkeiten werden in der Nomenklatur zum Ausdruck gebracht.

a. M₁ dext. von *Agnotherium* aff. *grivense* (VIRET).

Museum Basel, Nr. S. O. 4459 (Abb. 7, Fig. a—c).

Synonymie: 1940 „ . auf *Tomocyon* bzw. *Agnotherium* zu beziehen“ — HÜRZELER, Felinoide Caniden, S. 150.

Der Molar hebt sich bereits durch seine weiß-gelbe Farbe aus der Masse der Funde gleicher Lokalität heraus. Seine Krone ist vorzüglich erhalten. Wurzeln fehlen — mit Ausnahme einiger Reste der Vorderwurzel.

Von der Innenseite her gleicht der M₁ weitgehend seinem Homologon von *Ag. grivense*. Am Vorderabhang des Paraconides windet sich dieselbe Kante nach der Innenseite herum, die für *Agnotherium* überhaupt typisch zu sein scheint, weil sich Reste von ihr selbst am stark usierten Holotypus des *Ag. antiquum* finden. Insgesamt ist jedoch das Profil der Vorderseite deutlicher konkav als an dem Stück von La Grive. Das Cingulum tritt an dieser Stelle nur ganz schwach hervor. Am Protoconid lassen sich keine Unterschiede erkennen; selbst die an der Stelle des Metaconides herablaufende krenulierte Kante ist vorhanden. Im Talonid steht — in Seitenansicht — die höchste Erhebung des Ectoconides mehr zentral, während sie am Zahn von La Grive etwas mehr nach hinten verschoben und der ganze Hügel zugleich etwas niedriger ist. Im Entoconid entsprechen sich beide Molaren vollkommen. An der Außenseite weist der Repräsentant von Baigneaux ein schwächeres Basalband auf. Am deutlichsten unterscheidet er sich in Aufsicht. Hier erscheint er durch seine größere Breite geradezu plump.

Obwohl die Abkautung am vorliegenden Stück gerade erst eingesetzt hat, trägt die nach hinten gerichtete Flanke des Protoconides doch schon eine durchgehende Facette, die bis in das Cingulum eingreift. Im Gegensatz dazu haben die Vorderflanke des Haupthügels und das Paraconid erst sehr geringen Abtrag erfahren. Somit stimmt der Abkautungsmodus fast genau überein mit dem in Abb. 6, Fig. e, dargestellten, gleichaltrigen Fragment von *Ag. antiquum*.

Der wesentliche Unterschied zwischen dem M_1 von Baigneaux und demjenigen von La Grive besteht also in der größeren Breite des ersteren. Darauf

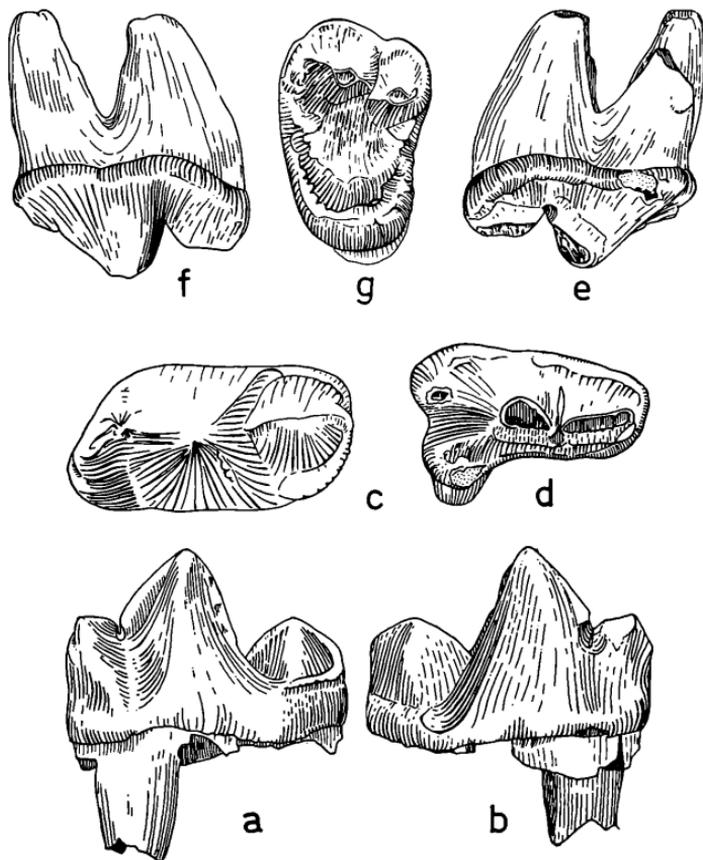


Abb. 7 *Agnotherium*-Dokumente aus dem Burdigalium von Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loire). Im Museum Basel. — Fig. a—c: M_1 dext. von *Ag. aff. grivense* (VIRET); a Innenseite, b Außenseite, c Aufsicht. Fig. d—f: P^4 sin. von aff. *Ag. grivense* (VIRET); d Aufsicht, e Innenseite, f Außenseite. Fig. g: M^2 sin. von ? aff. *Ag. grivense* (VIRET); Aufsicht. 1 1

eine neue Art zu begründen, halte ich für nicht gerechtfertigt. Vorläufig haben wir in diesem Dokument den ersten sicheren Nachweis für das Vorkommen von *Agnotherium* im Burdigal.

Maße: Länge = 33; Breite = 17 mm.

b. P⁴ von aff. *Agnotherium grivense* (VIRET).

Im Museum Basel liegen drei nahezu gleichgroße P⁴ vor:

| | | |
|-------------------------|----------------|----------------|
| Nr. S. O. 1274 (fragm.) | Länge +23,5 mm | Breite 13,5 mm |
| Nr. S. O. 874 | Länge 27,0 mm | Breite 16,0 mm |
| Nr. S. O. 4460 | Länge +26,0 mm | Breite 16,4 mm |

Nr. 1274 fehlen die Wurzeln und die vorderen Teile von Deuterocon und Protostyl. Nr. 4460 weist Schäden am Cingulum, am Protocon und an den Wurzeln auf.

Allein Nr. 874 (Abb. 7, Fig. d—f) ist gut erhalten und bis auf einen Defekt der vorderen Innenwurzel komplett. — Die Krone hat unregelmäßig trapezoedrischen Umriß mit einer Einbuchtung an der Vorderseite. Das umlaufende Cingulum ist kräftig. Proto- und Tritoconus tragen steile Facetten. Die Innenseite des Deuteroconus ist aufgeschnitten. Infolgedessen läßt sich die ursprüngliche Gestalt dieses Elementes nicht mehr sicher beurteilen. An der Basis des vorderen Protocon-Abhanges liegt eine weitere Facette, die das Vorhandensein eines schwachen Protostyls unterstreicht. Von diesem strahlen — wie bei *Ag. antiquum* zwei feine, divergierende Kanten gegen das Cingulum aus. — Von den drei Wurzeln ist die hintere am kräftigsten.

Soweit vergleichbar, scheint es, daß der Protoconus des P⁴ von *Ag. antiquum* höher und steiler ist als an der burdigalen Form. Vielleicht steht damit in Zusammenhang das wesentlich höhere und individualisiertere Protostyl des ersteren. Aber gerade die Existenz dieses Elementes macht es wahrscheinlich, daß die drei ausgewählten Zähne auf *Agnotherium* zu beziehen sind.

Die Größenvariation bewegt sich in ziemlich engen Grenzen, so daß alle P⁴ im Verhältnis zum M₁ zu klein erscheinen. Auf *Thaumastocyon bourgeisi* würden die Maße besser passen. Sein (noch unbekannter) P⁴ dürfte von demjenigen des *Agnotherium* nicht allzu verschieden sein. Aber auch diese Form ist im Burdigal noch nicht nachgewiesen.

c. M² sin. von ? aff. *Agnotherium grivense* (VIRET)

Museum Basel Nr. S. O. 1559 (Abb. 7, Fig. 9).

Dem Habitus nach muß es sich hier um einen relativ kleinen M² handeln. Der quergesteckte Umriß zeigt eine leichte Biegung nach hinten. Para- und Metaconus sind an den Spitzen usiert und tragen außerdem auf den nach hinten-innen gerichteten Flanken steilstehende Facetten. Beim Metaconus setzt sich diese Facette bis auf das Cingulum fort. Zwischenhöcker (Proto- und Metaconulus) sind voll entwickelt. Der hintere formiert sich aus zwei

Verdickungen. Unterhalb der Spitze des kräftigen Protoconus liegt eine steile, nach hinten-innen gerichtete Usur. Durch eine halbkreisförmige Furche getrennt, schließt sich medial ein breites Basalband an, das durch Radialkerben in einzelne Warzen aufgelöst wird. — Von den drei Wurzeln ist nur ein Stumpf erhalten.

Was mich veranlaßt, diesen Molaren versuchsweise *Agnotherium* anzuschließen, ist begründet durch den Umriss und das Auftreten von Zwischenhügeln, die den Amphicyoniden fremd sind. Der Umriss erinnert stark an jenen M^2 (VIRET, 1929 a, Fig. 1) von La Grive, den ich zu *Ag. grivense* verwiesen habe. Doch kommen auch hier keine Zwischenhügel vor. Der Größe nach könne der M^2 von Baigneaux evtl. zu dem M_1 gleicher Provenienz passen.

Maße: Länge = 17,3; Breite = 27 mm.

III. Subfamilie Amphicyodontinae SIMPSON 1945²

(= Cynodontinae SCHLOSSER 1911)

Genus *Dinocyon* JOURDAN 1861

Dinocyon thenardi JOURDAN 1861

(Genotypus monotypicus)

Die Zahl der *Dinocyon*-Dokumente ist noch leicht überschaubar: JOURDAN (1861), FILHOL (1881), VIRET (1929 und 1951), THENIUS (1947), ZAPFE (1951), TOBIEN (1955). Noch nicht belegt sind I_1 , P_1 und $2\ sup.$ et $inf.$ In situ sind lediglich bekannt M_{1-3} und P^{3-4} . Aus dem Pontium kennen wir überhaupt erst zwei Funde: Von Draßburg durch ZAPFE und aus den rheinhessischen Dinotheriensanden durch TOBIEN. Von zwei weiteren Nachweisen aus dem Pontium kann ich nachfolgend berichten.

a. M^2 sin. aus den rheinhessischen Dinotheriensanden von Gau-Weinheim Naturhistorisches Museum Mainz, Nr. 1932/93 (Abb. 8).

Der Zahn ist bis auf die Basis der Haupthöcker abgekaut und infolgedessen bisher unerkant geblieben. Vom Proto- und Paraconus haben sich die Umrisse gut erhalten. Der Metaconus sowie benachbarte Teile der äußeren und fast die gesamte hintere Schmelzumrandung sind der Abtragung zum Opfer gefallen. Dies war nur dadurch möglich, weil der M^2 , wie schon immer angenommen wurde, keinen Nachfolger hat. (So wirkt der Zahn im Umriss

² Auf THENIUS (1949) geht der Brauch zurück, das Genus *Dinocyon* den Ursiden anzuschließen (z. B. TOBIEN, 1955). Als maßgeblich dafür wird der urside Bau der Gehörregion von *Hemicyon teilhardi* COLBERT angesehen, den THENIUS mit einigem Recht, wie mir scheint (Caninen!), dem Genus *Dinocyon* beigesellt. Ferner vereinigt man heute *Dinocyon* und *Hemicyon sensu lato* zu einer gemeinsamen Subfamilie Hemicyoninae FRICK (TOBIEN, 1955; GINSBURG, 1961). Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß *Dinocyon* trotz seines mehr hemicyoniden Gebisses im Bau der Extremitäten amphicyonide Merkmale aufweist, während *Hemicyon* mehr dem Typus von *Canis* folgt. Welcher der drei Merkmalskomplexe: Gebiß, Extremität oder Gehörregion nun der taxonomisch entscheidende ist, muß sich erst herausstellen. — Ich halte deshalb einstweilen an der SIMPSONschen Subfamilie Amphicyodontinae fest, die ein Bestandteil der Familie Canidae ist.

jetzt wesentlich schmaler als er ursprünglich war. Dies mag zu der auf dem Etikett vermerkten Bestimmung „*Amphicyon*“ Anlaß gegeben haben, die wohl auf WEITZEL zurückgeht.) Der größere Teil des inneren Cingulums trägt ebenfalls schon Spuren der Abkautung. Der Schmelz ist braunschwarz und völlig glatt. Von den drei getrennten Wurzeln ist die innere am kräftigsten. Abrollung und Korrosion haben nur noch Wurzelstümpfe übriggelassen.

Maße: Länge = +19,8 (22?); Breite = 30 mm.



Abb. 8. M² sin. von *Dinocyon thenardi* JOURDAN aus den rheinhessischen Dinosauriersanden von Gau-Weinheim. Im Museum Mainz. 1 1

In der Größe bleibt der M² merklich hinter den entsprechenden Elementen von La Grive (= 29 × 33) und Draßburg (= 25 × 33,5) zurück. Da er aber der letzte in der oberen Backenzahnreihe ist, wird man bei ihm überhaupt mit größerer Variabilität rechnen müssen. Mit dem Homologen von *Amphicyon eppelsheimensis*, der in nahezu gleicher Größe in den rheinhessischen Dinosauriersanden vorkommt, kann das Stück nicht verwechselt werden. *Amphicyon* besitzt einen M³. Infolgedessen bleiben Hinterwand und Metaconus des M² weitgehend geschützt. Außerdem ist das Inneneck dieses Zahnes bei *A. eppelsheimensis* nicht so stark nach rückwärts herumgebogen.

b. aff. *Dinocyon thenardi* JOURDAN

1927 *Amphicyon pyrenaicus* DEPÉRET. — ROMAN, Restes de Mamm., S. 380, Taf. XIX, Fig. A, B (vorderes Schnauzenfragment).

1931 *Amphicyon pyrenaicus* DEPÉRET & RÉROLLE, partim. — PILGRIM, Catalogue, S. 7.

Das von ROMAN abgebildete Schnauzenfragment gebe ich in einer Nachzeichnung wieder (Abb. 9). Es stammt aus den pontischen Tonen von Libros, Provinz Teruel in Spanien, und ist altersgleich mit jenem „*Amphicyon major race pyrenaicus*“, den DEPÉRET & RÉROLLE im Tal von Cerdagne nachgewiesen haben. Schon PILGRIM äußerte den Verdacht, daß in erster Linie das gleiche Alter ROMAN bestimmt haben könnte, seinen Fund demjenigen von Cerdagne beizustellen, obwohl beide — materialbedingt — nur sehr schwer miteinander zu vergleichen sind. Eine bessere Deutung hat PILGRIM nicht versucht.

Ich glaube Anhaltspunkte dafür zu haben, daß beide Aufsammlungen weder zu *Amphicyon* gehören noch überhaupt unter sich wesensgleich sind. Die von DEPÉRET & RÉROLLE publizierten Reste möchte ich auf *Pseudocyon* beziehen, während der spanische Canide wohl in die Verwandtschaft des *Dinocyon thenardi* gestellt werden muß. Dafür gibt es einen triftigen Grund, denn ROMAN charakterisierte den oberen C seines Fossils in der etwas spärlich ausgefallenen Beschreibung folgendermaßen:

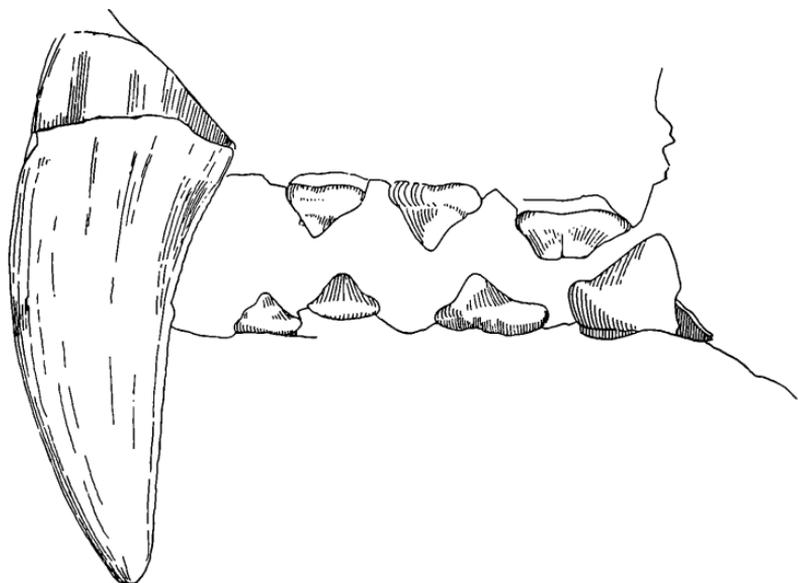


Abb. 9. Außenseite eines Schnauzenfragmentes von aff. *Dinocyon thenardi* JOURDAN (= „*Amphicyon pyrenaicus* DEPÉRET“) aus den pontischen Tonen von Libros/Spanien. Nach einer fotografischen Abbildung F. ROMANS (1927, Taf. XXVII, Fig. a), spiegelbildlich. 1 1

„La canine supérieure est très grande, très légèrement recourbée, et se termine par une pointe assez mousse. Elle offre, en arrière, une carène très accusée, mais ne montre pas de sillon, comme chez la plupart des *Amphicyon*. La face antérieure de cette dent est arrondie et n'est pas carénée.“

Die Prämolaren, die wir in der Abbildung ROMANS leider nur in Seitenansicht kennenlernen, sind im Vergleich zu *Amphicyon* zu hoch und tragen insbesondere auf der Innenseite ein Basalband, das ebensowenig zu *Amphicyon* paßt. (Am Rande sei vermerkt, daß ROMAN sich in der Numerierung der oberen P irrte. Natürlich sind nicht P²⁻⁴, sondern P¹⁻³ erhalten.)

Da ich über den Verbleib des Stückes nichts in Erfahrung bringen konnte, läßt sich eine Neubestimmung nicht mit letzter Sicherheit durchführen. Immerhin wird aus der Beschreibung ROMANS ein neuer, wenn auch bisher völlig unbeachtet geliebener Gesichtspunkt zur Gewißheit: Die übliche innere Schneide des oberen C fehlt, und nur die hintere Schneide ist vorhanden.

Ich kenne nur zwei eurasiatische Caniden, von denen das Fehlen der inneren Schneide des oberen C ausdrücklich vermerkt wird: *Hemicyon teilhardi* COLBERT (1939)³, den THENIUS inzwischen der Gattung *Dinocyon* angeschlossen hat, und *Hyaenaelurus sulzeri* BIEDERMANN (HELBING, 1925). Da nach der Form der Prämolaren *Hyaenaelurus* für den Vergleich mit dem Schnauzenstück von Libros nicht in Betracht kommt, *Hemicyon teilhardi* aber eine asiatische Form ist, bietet sich die Beziehung zu *Dinocyon thenardi* geradezu an. ZAPFE berichtet über den C dieser Art nur, daß „auf der Hinterseite der Krone ein medianer nahtförmiger Kiel“ stünde. Von einer inneren Kante ist zwar keine Rede, sie wird aber auch nicht ausdrücklich als fehlend vermerkt. In der Größe scheinen die vergleichbaren Zähne (C sup., P 3 sup. et inf., P₄) gut übereinzustimmen. Allerdings stehen die Hügelspitzen dieser Prämolaren weiter nach vorn gerückt als bei denen von Draßburg. — Von der Kenntnis der Zahnurrisse des Caniden von Libros darf man die endgültige Klärung der Artzugehörigkeit erhoffen.

Wenn sich die hier aufgezeigte Beziehung als richtig erweisen sollte, wären damit auch die beiden vorderen Prämolaren von *D. thenardi* bekannt, zugleich würde man erstmalig die Prämolarenreihe in situ kennen.

IV. Canidae incertae subfamiliae

Die nachfolgenden Caniden sind im europäischen Tertiär so spärlich belegt, daß dieser erste Versuch einer taxionomischen Ordnung sich deswegen vor größte Schwierigkeiten gestellt sieht. Immerhin läßt sich die gegenwärtige Situation dadurch verbessern, daß wenigstens Fehlbestimmungen ausgemerzt und somit andere Genera von unliebsamem Ballast befreit werden können. Anderes verdient hingegen, der Vergessenheit entrissen zu werden.

Genus *Lycotherium* JÄGER 1850

a. 1850 JÄGER, Über d. foss. Säugethiere etc., S. 787 u. 811, Taf. LXIX, Fig. 26—28.

Unter dem Namen *Lycotherium ferreo-jurassicum* erwähnte JÄGER (S. 787) ein mittleres Eckzahnfragment aus dem Bohnerz von Meßkirch („Mößkirch“), das er auf Seite 811 der gleichen Arbeit *L. sidero-molassicum*

³ Es ist interessant, daß GINSBURG (1961, S. 59) für den helvetischen *Hemicyon sansaniensis* noch von einer schwachen inneren Kante am C sup. berichtet: „La carène antéro-interne est à peine indiquée par un angle faible et visible seulement sur certains échantillons.“

nannte⁴. Das Tier habe Ähnlichkeit mit einem bei CUVIER (Oss. foss. IV, Taf. 31, Fig. 21) beschriebenen Rest, zugleich aber auch mit Wolf und Hund. Der Name solle dann Gültigkeit erlangen, „wenn nicht etwa seine Übereinstimmung mit der Gattung *Amphicyon* LARTET und mit der von H. v. MEYER aufgestellten Spezies *A. intermedius* nachgewiesen werden könne“

Der Verbleib des Stückes ist mir unbekannt geblieben (Abb. 10, Fig. a—c).

Nach der Beschreibung JÄGERS weicht das Fragment von der Masse der Caniden „durch den Mangel der diesen zukommenden scharfen Leiste ab, welche die innere Seite von der vorderen Wölbung des Zahns trennt, jedoch ist eine Spur dieser Leiste vorhanden. Die hintere scharfe Leiste dagegen entspricht der bei den meisten reißenden Thieren bemerkten“ Die Abbildung JÄGERS bezeugt einen Caninusquerschnitt von der regelmäßigen Form eines Mandelkerns. Die Breitenwerte an der unteren Abbruchstelle dürften etwa 30×20 mm betragen haben.

Aufgrund der fehlenden inneren Leiste des C kann eine Beziehung zu dem erwähnten *Amphicyon intermedius* H. v. MEYER, der in der Literatur völlig unverdientermaßen eine höchst zweifelhafte Rolle spielt, mit Sicherheit ebenso ausgeschlossen werden wie zu einem Amphicyoniden überhaupt. Im Abschnitt über *Dinocyon* wurde schon erwähnt, daß für den Vergleich nur zwei Genera in Betracht kommen: *Dinocyon* und *Hyaenaclurus*. Beide besitzen am oberen C nur die hintere Leiste.

Gegen *Hyaenaclurus* spricht sowohl die größere Dicke als auch die bedeutendere Gesamtgröße des C (vgl. Abb. 10, Fig. d und e). Nach den Querschnittbildern, die FILHOL (1881, Taf. III, Fig. 2 und 3) vom C des *Dinocyon thenardi* gegeben hat, würde man sich leicht entschließen, eine Identität zwischen *Lycotherium* und *Dinocyon* zu verneinen. Leider darf man aber den Abbildungen FILHOLS kein großes Vertrauen entgegenbringen. Verlässlichere Darstellungen gibt es nicht. So würde ich mich genötigt sehen, die Frage offen zu lassen, wenn sich nicht noch ein neuer Gesichtspunkt ergäbe: Der Typus des C-Querschnittes von *Lycotherium* paßt recht gut zu demjenigen des folgenden Fragmentes. Dieses ordnet sich aber mit Sicherheit keinem der erwähnten Genera unter.

b. Unteres linkes Caninusfragment aus dem Pontium von Frohnstetten Slg. Tübingen, Nr. Ma 1201/3 (Abb. 10, Fig. f).

Auch dieser Eckzahn besitzt nur eine hintere Schneide, und es liegt nahe, ihn als oberen zu deuten und dem Genus *Dinocyon* anzuschließen. Das ist jedoch deshalb nicht möglich, weil er nahe der hinteren Schneide eine schmale, senkrechte Usurfläche besitzt.

⁴ Aus JÄGERS Einleitung geht hervor, daß er nicht beabsichtige, mit dem hier angewendeten Namen „durch die Bezeichnung des Fundortes . . . eigene Arten“ aufzustellen. Funde aus der Molasse wolle er mit „molassicus, solche aus dem Bohnerz mit *sidero-jurassicus*“ bezeichnen. Offensichtlich gerieten dem Autor die eigenen Beinamen durcheinander.

An den Dokumenten ZAPFES vom Draßburger *Dinocyon thenardi* weist der obere C eine Facette „vorne gegen die Innenseite der Krone“ auf, die durch den C inf. hervorgerufen wurde. Die beiden C inf. haben „vorne eine gegen medial gerichtete Abkauungsfacette“, die vom I³ im Oberkiefer herührt. — *Dinocyon* scheidet demnach für die Bestimmung aus, da die Eckzahnuren immer der Vorderseite genähert sind.

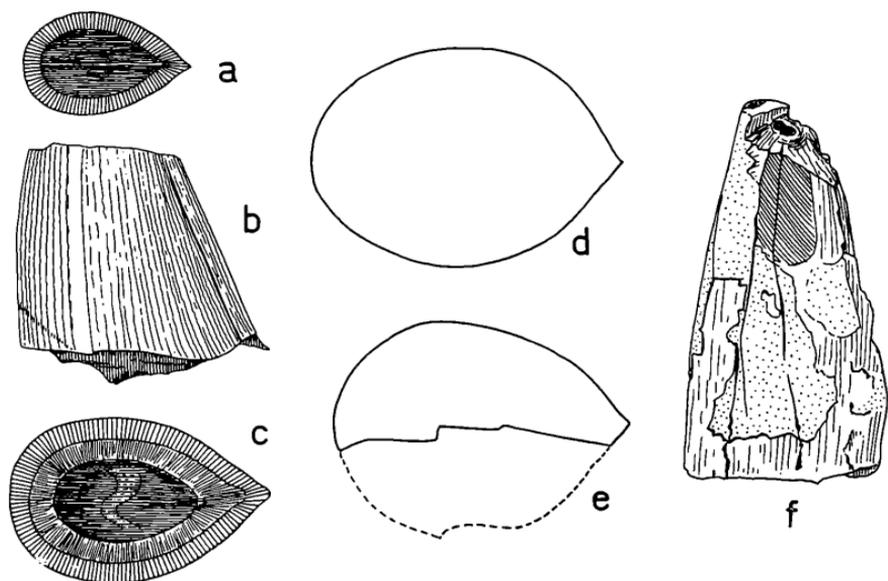


Abb. 10. C sup. des „*Lycotherium ferreo-jurassicum* JÄGER“ (Fig. a—c nach JÄGER 1850, Taf. LXIX, Fig. a) und zum Vergleich Querschnitte durch C sup. und C inf. des *Hyanaelurus sulzeri* BIEDERMANN (Fig. d und e nach HELBING, 1925, Abb. 7 und 10). Fig. f: C inf. sin. von *Lycotherium* sp. aus dem Pontium von Frohnstetten.

1 1

Für *Hyanaelurus* ist der Bericht HELBINGS weniger eindeutig. Betrachtet man aber das Gebiß des Tieres, so bietet es überhaupt nicht die Möglichkeit, am oberen C eine nach hinten gerichtete Facette hervorzubringen. Der untere C von *Hyanaelurus* besitzt aber eine innere Schneide. Infolgedessen kommt diese Gattung für den Anschluß ebensowenig in Betracht.

Nur ein u n t e r e r Eckzahn kann an der erwähnten Stelle — infolge der Abnutzung durch den oberen C — eine Facette tragen. Folglich ist das Fragment von Frohnstetten als C inf. sin. zu deuten. Es muß einem Genus angehören, dessen untere C nur die hintere Schneide besitzen. Aus den dargelegten Gründen glaube ich, im Genus *Lycotherium* die unumgängliche

Forderung mit Wahrscheinlichkeit erfüllt zu sehen. Das gleiche Alter von Meßkirch und Frohnstetten spricht überdies dafür.

Noch ein weiteres Beispiel läßt sich aus der Literatur beibringen:

- c. Unter der Bezeichnung „*Dinocyon*“ erwähnte SCHLOSSER (1902, S. 43) einen Caninus, welcher Grund zu der Annahme bietet, daß er mit dem vorigen ident ist.

SCHLOSSER schreibt: „Von der gleichen Lokalität (Meßkirch) besitzt das Naturalienkabinett in Stuttgart ein Bruchstück eines rechten unteren Canin, welcher statt der zwei vorspringenden Kanten des Canin von *Amphicyon* nur eine, jene auf der Rückseite, besitzt und sich außerdem durch seine rauhe Oberfläche auszeichnet. Der Querschnitt ist annähernd oval. — Länge der Krone 60 (?), Durchmesser der Basis quer 20, Durchmesser der Basis längs 29 mm.“

Die von SCHLOSSER gegebenen Maße stimmen auffallend genau mit *Lycotherium* von Meßkirch und dem Fragment von Frohnstetten überein. Das letztere besitzt außerdem dieselbe und für Caniden so ungewöhnliche „rauhe Oberfläche“, die in einem groben Chagrin zum Ausdruck kommt. (Leider hat JÄGER für *Lycotherium* darüber keine Angaben gemacht.) Es fragt sich jetzt, welche Merkmale SCHLOSSER zu der bestimmten Aussage veranlaßt haben, der ihm vorliegende C sei ein unterer rechter. Mit Sicherheit ist solche Aussage nur möglich, wenn eine Facette ausgebildet ist. Obwohl die SCHLOSSERSCHEN Arbeiten, soweit sie Caniden betreffen, einige Zurückhaltung erfordern, meine ich, der Autorität des verdienstvollen Forschers in diesem Punkte volles Vertrauen schenken zu dürfen.

Bedauerlicherweise konnte ich das SCHLOSSERSCHE Dokument weder in Stuttgart noch in Basel auffinden, wo die Stuttgarter Canidenmaterialien als Leihgaben aufbewahrt werden.

Vieles spricht also dafür, daß im süddeutschen Pontium ein Canide vertreten ist, dessen untere Eckzähne sich durch den Besitz von nur einer — der hinteren — Schneide auszeichnen. Darin unterscheiden sie sich sowohl von *Dinocyon* als auch von *Hyaenaclurus*. Würde sich auch der „rauhe“, d. h. chagrinierte, Schmelz als echtes Identitätsmerkmal erweisen, so würde dadurch eine Parallele aufgedeckt zu einem problematischen M¹, den ich später im Genus indet. I, Abschnitt b (S. 155) aus dem Pontium von Gau-Weinheim besprechen werde.

Vorkommen: Pontium von Meßkirch und Frohnstetten.

— — — —

Für die folgenden Genera halte ich es für geraten, auf eine Benennung vorerst zu verzichten, weil die Möglichkeit besteht, daß ich Gebißteile generisch abtrenne, die sich später als zusammengehörig erweisen könnten. Doch

nehme ich lieber diesen Fehler in Kauf als den entgegengesetzten, nämlich Verschiedenartiges zu vereinigen. Dadurch würden leicht Differenzen verschleiert, deren taxionomischer Wert sich im Augenblick noch nicht abschätzen läßt.

So bin ich auch gezwungen, Kriterien beizuziehen, denen im allgemeinen wenig Vertrauen entgegengebracht wird. Unter ihnen spielt die Gestaltung der Zahnwurzeln die wichtigste Rolle. Nach meiner Erfahrung sind diese aber genau so formbeständig wie die Zahnkronen und daher sehr wohl geeignet, um im Notfall als Indikator zu dienen.

Um unter den gegebenen mißlichen Umständen überhaupt eine Möglichkeit zur nomenklatorischen Differenzierung zu schaffen, fasse ich jede Form als selbständiges Genus auf. Die Genera werden dann fortlaufend numeriert.

Genus indet. I

a. M^1 dext. aus dem Sarmatium (?) der Reischenau bei Augsburg.

Vermutlich wird der Zahn im Augsburger Museum aufbewahrt, dessen Sammlungen z. Z. nicht zugänglich sind (Abb. 11).

Synonymie:

1898 *Amphicyon giganteus*, LAUR. — ROGER, Wirbelthierreste, S. 6, Taf. III, Fig. 3.

1904 *Amphicyon elegans* n. sp. — ROGER, Wirbelthierreste, S. 5/6.

Unter Hinweis auf die Ähnlichkeit mit als *Amphicyon intermedius* H. v. MEYER bestimmten Zähnen bildete ROGER (1898) einen M^1 ab, den er aber überraschenderweise und ohne nähere Begründung auf *Amphicyon giganteus* bezog. 1904 korrigierte er seine frühere Bestimmung dahingehend, daß sich der schon zweimal (auch 1885, Taf. I, Fig. 10) abgebildete Zahn dem *Amphicyon steinheimensis* zuordne, sich andererseits von diesem aber

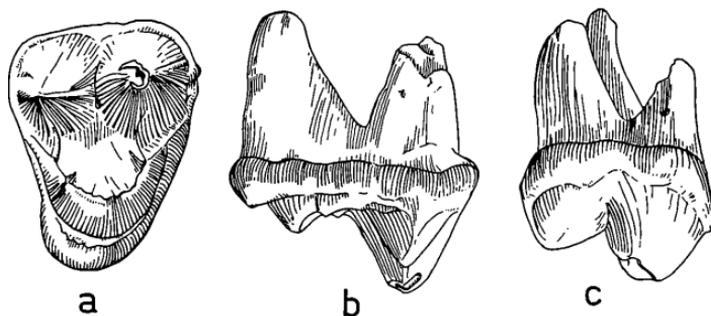


Abb. 11. M^1 dext. von „*Amphicyon elegans* ROGER“ (Holotypus) aus dem ? Sarmatium der Reischenau. Nach einem Abguß im Museum Basel. a Aufsicht, b Hinterseite, c Außenseite. ca. 11 10⁵

⁵ Durch einen Verkleinerungsfehler erscheinen die Abbildungen 11, 13, 15 und 16 im Druck um etwa $\frac{1}{10}$ zu groß.

doch unterscheide „durch leichtere Bildung des inneren Basalwulstes, welcher sich etwas stärker nach rückwärts krümmt, wodurch der ganze Umriß der Zahnkrone einen mehr bogenförmigen Verlauf erhält, dabei tritt der hintere Außenhöcker (Metacon) weniger stark nach rückwärts vor als bei *A. steinheimensis*. Die drei Wurzeln dieses Zahnes bleiben bis zur Krone hin getrennt. Dieser Zahn stammt aus der Reischenau“ Anschließend bemerkte er, der Zahn schein auf eine besondere Art zu deuten, für die er den Namen *Amphicyon elegans* wähle. Die Maße gab er mit 20 x 27 mm an.

Im Museum Basel fand ich inzwischen den Abguß dieses augenblicklich in Augsburg nicht erreichbaren Zahnes, der über die Details verlässlich unterrichtet. Er zeigt, worüber die ROGERSche Darstellung keine Auskunft gibt, daß sich von den Flügeln des Protoconus auf jeder Seite ein Zwischenhügel — Proto- bzw. Metaconulus — abgliedert.

Bezüglich der Abkautung erkennt man an dem Abguß, daß der Metaconus an der Spitze noch nahezu frisch ist. Der Paraconus hat hier offenbar einen kleinen Defekt. Seine innere Vorderseite zeigt eine steile Facette, die oberhalb des Basalbandes zunächst endet, nach der Mitte zu aber unmittelbar auf dem Cingulum ihre Fortsetzung findet. Offenbar wird im weiteren Verlauf der Abtragung gerade diese Partie besonders in Mitleidenschaft gezogen, wie es bei dem im folgenden Abschnitt c zu erwähnenden M^1 in klarer Weise zum Ausdruck kommt.

Trotz aller Abweichungen in Dimensionen und morphologischen Einzelheiten entspricht der Molar aus der Reischenau seinem Typus nach weit eher dem Homologon von *Thaumastocyon bourgeoisi* als irgendeinem Amphicyoniden. Besonders stimmen überein die scharfe Prägung des Reliefs und der rückwärts gekrümmte Umriß, wodurch eine konvexe Vorder- und eine konkave Hinterfront entsteht. Ferner ist der Protoconus in gleicher Weise weit nach vorn-innen gerückt, so daß an dieser Stelle nur wenig Platz für das innere Basalband übrigbleibt. Dieses erhält deshalb seine größte Breite hinter dem Innenhügel. Die Furche zwischen Protoconus-Abhang und Cingulum ist jedoch nicht wie bei *Th. bourgeoisi* als scharf abgegrenztes Grübchen, sondern als flach auslaufende Furche ausgebildet. In der Zahl der Wurzeln herrscht Übereinstimmung.

Wollte man, der ROGERSchen Bestimmung entsprechend, unter den publizierten europäischen *Amphicyon*-Arten nach vergleichbaren Zähnen suchen, so kommt den Molaren aus der Reischenau keineswegs der Holotypus von *A. steinheimensis* am nächsten, sondern eher ein M^1 von La Romieu (Gers), den ROMAN & VIRET (1934, Taf. I, Fig. 5) als „*A. aff. steinheimensis*“ beschrieben und abgebildet haben. Ich habe dieses Stück eingehend geprüft und bin deshalb sicher, daß die Ähnlichkeit nur eine oberflächliche ist.

Die Abtrennung vom Genus *Amphicyon* erfordert den Hinweis, daß der Artnamen *elegans* als Nomen conservandum zu behandeln ist und nach Klärung der Gattungszugehörigkeit evtl. wieder in seine Rechte zu treten hat.

- b. Keim eines M^1 sin. aus dem Pontium von Gau-Weinheim (Rheinhausen).
Naturhistorisches Museum Mainz, Nr. 1930/508 (Abb. 12).

Der vorzüglich erhaltene Zahnkeim ist ein wenig größer als der vorige Molar. Im Umriss weicht er durch die etwas schwächere Umbiegung des Innenecks ab, wodurch insbesondere die Vorderfront nicht so pointiert konvex erscheint. Proto- und Metaconulus sind in gleicher Weise vorhanden; ebenso zwei schwache Leisten, die von den Zwischenhügeln abzweigen und direkt auf die Mitten der Außenkegel zulaufen. Das Basalband unterhalb der Hinterflanke des Protoconus schließt eine durch radial gestellte Firste abgegrenzte Grube ein, wie sie bei *Thaumastocyon* ausgebildet ist. Diesem Merkmal scheint nur individuelle Bedeutung zuzumessen sein.

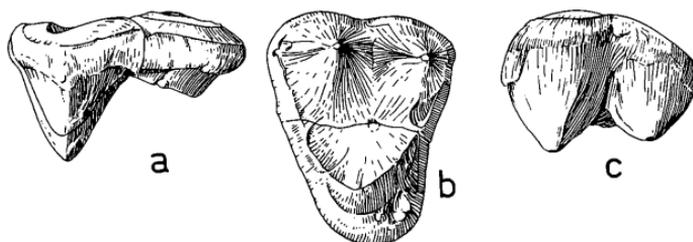


Abb. 12. Keim eines zum Genus indet. I gehörigen M^1 sin. aus dem Pontium von Gau-Weinheim (Rheinhausen). Im Museum Mainz. a Hinterseite, b Aufsicht, c Außenseite. 1 1

Der Schmelz des rheinhessischen Molaren zeichnet sich durch ein ziemlich grobes Chagrin aus, wie ich es von typischen Amphicyoniden her nicht kenne.

Außerordentlich erschwerend für die Beurteilung ist die Tatsache, daß der Keim keine sichere Aussage über seine Wurzeln zuläßt. Mir liegt vom gleichen Fundort ein recht ähnlicher entsprechender Zahn vor, der aber nur zwei Wurzeln hat und von mir deshalb in das Genus indet. III gestellt wird. Sollte sich das Merkmal der Wurzelzahl als nicht zuverlässig erweisen, wäre ein Fehler also nicht ausgeschlossen. Indessen gibt es nach ROGER auch im bayerischen Obermiocän verschiedenartige Caniden mit ähnlicher Zahnkrone und abweichender Wurzelbildung, die ich unbedingt glaube auseinanderhalten zu müssen.

Maße: $23,5 \times 29$ mm.

- c. M^1 dext. aus dem Pontium von Gau-Weinheim (Rheinhausen).
Sgl. München, Nr. 1956 I 531 (Abb. 13).

Dieser dreiwurzelige Molar ist schon bis auf die Basis seiner Hauptkegel abgekaut, so daß Proto-, Meta- und Paracon eine geschlossene Usurfläche bilden. Nur in Kronenmitte wird sie durch den Rest des Innentals unter-

brochen. Die äußere Hälfte der Vorderseite zeigt einen tiefen Ausschnitt, der auf den Kontakt mit dem M_1 -Protoconid zurückzuführen ist. An der inneren Hälfte der Vorderwand ist das Cingulum um die Hälfte erniedrigt. Offenbar geht diese Facette auf Kosten des M_1 -Metaconides, das demnach vorhanden gewesen sein muß.

Maße: $21 \times 26,3$ mm.

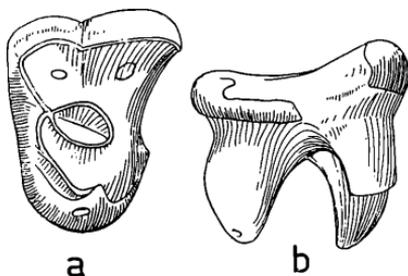


Abb. 13. Zum Genus indet. I gehöriger M^1 dext. aus dem Pontium der rheinhessischen Dinotheriensande von Gau-Weinheim. Im Museum München. a Aufsicht, b Vorderseite (Freihandzeichnung). ca. 11 10

Trotz gewisser Anklänge des Kronenumrisses an *Thaumastocyon* kann es sich bei den geschilderten Zähnen um keinen Thaumastocyoninen handeln. Das Usurbild legt nahe, an einen Caniden zu denken, der ein M_1 -Metaconid besitzt. Der weniger als bei Thaumastocyoninen verkleinerte Metaconus des M^1 läßt auf größere M^2 schließen, als sie etwa *Agnotherium* zukommen. Mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit wird man den taxionomischen Ort des Genus indet. I demnach wohl im Bereich der Amphicyoninen suchen müssen. Von *Amphicyon sensu stricto* ist die Form allerdings zu trennen, zumal für das Pontium der einzig bekannte *Amphicyon eppelsheimensis* WEITZEL in keiner Weise vergleichbar ist.

Zusammenfassend läßt sich das Genus indet. I charakterisieren durch dreiwurzelige M^1 von \pm rückwärts gebogenem Umriss, deren Protoconus weit nach vorn-innen gerückt ist. Zu erwarten sind untere M_1 mit Metaconid.

Vorkommen: ? Sarmatium der Reischenau und Pontium der rheinhessischen Dinotheriensande.

Genus indet. II

(Höchstwahrscheinlich = *Amphicyonopsis* VIRET)

a. Rechtes Unterkiefer-Fragment mit Talonid des M_1 , M_2 und Alveole des M_3 in situ aus dem Sarmatium von Steinheim a. Albuch.

Naturhistorisches Museum Basel, Nr. St. 672 (vidi). Vgl. Abb. 14 in Fig. a und b.

Synonymie:

v 1929 *Pseudocyon sansaniensis* LARTET. — HELBING, Steinheim, S. 180—182, Abb. 1, 2.

1940 „evtl. auf die aberrante Gruppe der Thaumastocyoninae zu beziehen“ — HÜRZELER, Felinoide Caniden, S. 150.

Offensichtlich in Ermangelung besserer Unterbringungsmöglichkeiten hat HELBING das oben bezeichnete Fragment an *Pseudocyon sansaniensis* angeschlossen. Bedeutendere Größe, felide Abkauung, die überaus kräftigen Wurzeln und morphologische Details hätten eigentlich beim genaueren Vergleich gegen diese Bestimmung sprechen sollen. Um *Ps. sansaniensis* handelt es sich jedenfalls nicht. Noch abwegiger ist der Hinweis auf den angeblich „als nächstes Vergleichsobjekt in Betracht“ kommenden *Amphicyon intermedius* H. v. MEYER aus der Braunkohle von Eibiswald. Ich konnte mich durch Augenschein überzeugen, daß dessen Bestimmung als *Amphicyon* richtig ist und entgegen den Vermutungen SCHLOSSERS kein *Pseudocyon* vorliegt.

In dieser Sicht geht die Rekonstruktion HELBINGS (1929, Fig. 2) unter Bezug auf die Typus-Mandibel von *Ps. sansaniensis* von völlig unrichtigen Voraussetzungen aus und sollte unbeachtet bleiben.

Am Fragment von Steinheim sticht die relative Kürze des M_2 gegenüber M_1 hervor. M_1 muß ungefähr die Größe seines Homologons von *Ag. grivense* gehabt haben. Seine Länge wird also etwa zwischen 38 und 33 mm zu veranschlagen sein. Die Länge des M_2 gab HELBING mit 18,8 mm an. Demnach würde der Quotient (Lg. M_2 :Lg. M_1) zwischen 0,492 und 0,539 zu suchen sein. Diese Werte unterschreiten sogar noch diejenigen von *Ag. antiquum* und *grivense* und passen in keiner Weise zu irgendwelchen Amphicyoniden. M_2 müßte also als weitgehend reduziert betrachtet werden, eine Erscheinung, die wir von den Thaumastocyoninen her kennen. (Ob allerdings M_3 im gleichen Maße wie dort verkleinert ist, erscheint mir nach Ausbildung seiner Alveole ziemlich unwahrscheinlich.) Da ferner die Abkauung in typischer Weise dem feliden Modus folgt, ist die Vermutung HÜRZELERS, es handele sich evtl. um einen Thaumastocyoninen, keineswegs unberechtigt.

Wenig wollen indessen die ungewöhnlich kräftigen Pfahlwurzeln des Steinheimer Caniden in dieses Bild passen. Sie deuten doch wohl als besonders verstärkte Molarenfundamente auch auf besondere Anforderungen bei der Kaufunktion hin, die deshalb anderer Natur sein muß als bei den Thaumastocyoninen.

b. P_4 sin. aus dem Pontium von Ebingen (?).

Nach SCHLOSSER (1902) früher in der Stuttgarter Sammlung. Heute im Naturhistorischen Museum Basel (vidi). Vgl. Abb. 14 in Fig. a und b).

Synonymie:

1850 Hund. — JÄGER, Über d. foss. Säugethiere, Taf. V, Fig. 15, 16.

1902 *Pseudocyon* (?). — SCHLOSSER, Bohnerz, S. 40, Taf. III, Fig. 25, 25a.

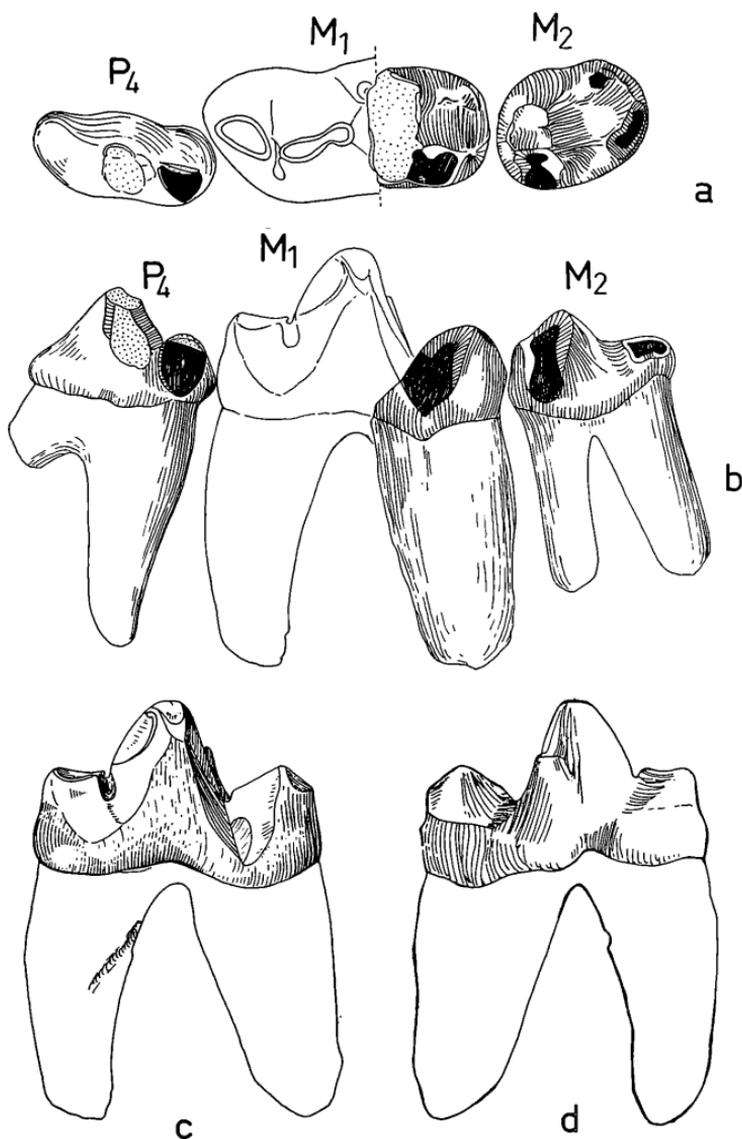


Abb. 14. Fig. a und b: Kombination einer zum Genus indet. II gehörigen Zahnreihe P₄ bis M₂ sin. (P₄ von SCHLOSSER, 1902, auf „*Pseudocyon?*“ bezogen, aus dem Pontium von Ebingen. M₁ fragm. und M₂, hier in spiegelbildlicher Darstellung, aus dem Sarmatium von Steinheim. Von HELBING, 1928, zu „*Pseudocyon sansaniensis* LARTET“ gestellt. Alle drei Zähne im Museum Basel.) a Aufsicht, b Außenseite. — Fig. c und d: Holotypus des *Amphicyonopsis* VIRET aus dem Tortonium von La Grive-Saint-Alban (Isère). c Außenseite (nach einem Abguß im Museum Basel), d Innenseite (nach VIRET, 1929 a, Abb. 2). 1 1

Der Form nach zeigt die Zahnkrone deutliche Anklänge an *Agnotherium*. Auch in der Größe und der feliden Abkautung herrscht ziemliche Übereinstimmung. Die übermäßig stark entwickelte Hinterwurzel veranlaßt mich jedoch, den Zahn an den Steinheimer Caniden anzuschließen, zu dem er in jeder Weise am besten paßt.

Interessant ist, daß sich die Wurzeln des Ebinger P erst in etwa 8 mm Abstand von der Schmelzbasis trennen. Damit wiederholt sich der gleiche Fall wie beim Holotypus von *Ag. antiquum*, bei dem ich die Erscheinung als Altersmerkmal gedeutet habe. Diese Ansicht gewinnt noch an Wahrscheinlichkeit, wenn man mit dem individuell etwas jüngeren Steinheimer Caniden vergleicht. — Aber trotz seines absolut höheren Alters besitzt der Holotypus des *Ag. antiquum* nicht entfernt so kräftige Wurzeln wie die Stücke von Steinheim und Ebingen. Wenn sonst nichts, so spricht das überzeugend für systematische Verschiedenheit.

In der starken Spreizung der P_4 -Wurzeln sehe ich ein Anzeichen dafür, daß in unmittelbarer Nähe kein kräftiger Vorgänger Platz gefunden haben kann. Es ist also bei diesem Genus wohl mit einem reduzierten Prämolarengebiß, soweit es die vorderen P betrifft, zu rechnen.

Es mag zunächst absurd erscheinen, wenn ich in diesem Zusammenhang einen Zahn heranziehe, dessen amphicyonide Züge so evident erscheinen, daß sie sogar im Namen verankert wurden (vgl. Abb. 14, Fig. c und d). VIRET beschrieb 1929 (a) aus dem Tortonium von La Grive einen M_1 , den er wegen gewisser Abweichungen von *Amphicyon* „*Amphicyonopsis*“ benannt hat: „Le possesseur de cette carnassière n'était sûrement pas un *Amphicyon*, mais un Amphicyonidé d'un genre nouveau.“ Seine Maße betragen 33 x 17 mm und weichen damit in der Breite auffällig von vergleichbaren Formen der Typuslokalität ab. Trigonid und vollentwickeltes Metaconid stimmen gut mit Amphicyoniden überein. „La talon, par contre, diffère de celui d'*Amphicyon* par sa brièveté, son contour aminci en arrière et non pas dilaté, l'absence totale de tubercule interne. Ce talon est constitué par le seul tubercule externe élevé et fortement tranchant; ce tranchant occupe une position plus médiane que chez *Amphicyon* et s'allonge dans l'axe de dent.“

Vergleichen wir das mit den Ausführungen HELBINGS über das Talonid des unter Abschnitt a genannten Fragmentes von Steinheim, so wird die Übereinstimmung deutlich. „Im Reißzahntalonid dominiert . . . der hohe und mit breiter Basis aufgesetzte Außenhügel . . . Der (Talonidinnenhügel, Verf.) stellt ein sehr weitgehend reduziertes Gebilde dar . . . Von einem eigentlichen Hügel kann kaum mehr gesprochen werden.“

Beide Talonide zeichnen sich also durch ein extrem hohes Ectoconid und ein reduziertes Entoconid aus. In Größe und Umriss passen sie bis auf eine abgeflachte Hinterwand des Steinheimer Stückes — vielleicht infolge fortgeschrittenerer Kontaktusur — ausgezeichnet zusammen.

Da bei der Definition des Genus indet. II die mächtige Entwicklung der Wurzeln eine entscheidende Rolle spielt, kann auch in diesem Punkte Übereinstimmung festgestellt werden.

Schlecht wollen dem ersten Eindruck nach die Abkauungsverhältnisse harmonieren. *Amphicyonopsis* weist in der Abbildung VIRETS (Ansicht von oben und innen) im Trigonid einen amphicyoniden Modus auf, während das Steinheimer Stück von felinoiden Marken deutlich gezeichnet ist. Aber der optische Eindruck trügt, denn das allein vergleichbare Talonid folgt auch bei *Amphicyonopsis* nicht dem amphicyoniden Modus. VIRET (1951, S. 34) schreibt dazu: „Ici, l'usure, surtout marquée sur la face externe, rapelle celle des Canidés felinoides d'HÜRZELER.“

Da M_1 von La Grive individuell jünger ist als derjenige von Steinheim, kann uns dessen ausgeprägt felinoide Ectoconidfacette nicht mehr überraschen.

Ein im Museum Basel liegender Abguß von *Amphicyonopsis* deckt die totale Übereinstimmung in den Abkauungsverhältnissen überzeugend auf (Abb. 14, c).

Mit höchster Wahrscheinlichkeit darf demnach Genus indet. II den Namen *Amphicyonopsis* tragen.

Insgesamt weisen die drei Dokumente von Steinheim, Ebingen (?) und La Grive einen Caniden aus, der durch besonders kräftigen Wurzelbau, felide Abkauung, verkürzten M_2 und wahrscheinlich reduziertes Praemolarengiß charakterisiert wird.

Obwohl diese Charaktere auch bei Thaumastocyoninen auftreten, läßt der M_1 von *Amphicyonopsis* keinen Zweifel darüber, daß wir es hier mit einem evoluierten Amphicyoniden zu tun haben. VIRET (1951) schloß allein aufgrund der Zahnform Beziehungen zu „*Tomocyon*“ oder *Thaumastocyon* aus. Das fehlende Entoconid ließ ihn vielmehr Verbindungen bei *Haplocyon* und *Haplocyonoides* suchen, wo sie aber schwer zu erwarten sind.

Ich halte *Amphicyonopsis* für einen Abkömmling von *Pseudocyon*, genauer gesagt, von *Pseudocyon intermedius* (H. v. M.) (= *Amphicyon intermedius* H. v. M., = *Amphicyon crassidens* POMEL). *Pseudocyon* neigt ohnehin mehr zu felider Abkauung und kräftigerer Wurzelbildung als *Amphicyon*. Seine Prämolaren besitzen in viel ausgeprägterem Maße die Tendenz zur Reduktion. M_2 zeigt das Bestreben zur Verkürzung des Talonides, und am M_1 sitzt das Metaconid relativ hoch. Insbesondere aber betont dessen Talonid das Ectoconid und reduziert das Entoconid. In der Größe würde *Ps. intermedius* gut passen. Das würde bedeuten, daß *Amphicyonopsis* nicht aus einer kleinen Form hervorgegangen ist, sondern etwa die Größe seiner Ausgangsform bewahrt hat. Schließlich möchte ich für die Herleitung von *Ps. intermedius* ins Feld führen, daß er als einziger (bekannter) Gattungsvertreter allein noch einen P_4 besitzt, der demjenigen von Ebingen an Größe nahe kommt. *Ps. sansaniensis* hat ihn bereits viel stärker zurückgebildet und

verfolgt einen anderen Entwicklungsgang. — Den Beweis für meine Vermutung würde ich dann für erbracht halten, wenn gezeigt werden könnte, daß *Amphicyonopsis* maximal nur noch zwei Incisiven besitzt.

Vorkommen: Tortonium von La Grive (?), Sarmatium von Steinheim und Pontium von Ebingen (?).

Genus indet. III

Hier treten Verschmelzungen von Wurzeln oberer Molaren auf. Da bei derartigen Erscheinungen der Oberkiefer dem Unterkiefer voraus zu eilen pflegt, im Unterkiefer des vorigen Genus aber auch eine Tendenz zur Konsolidierung der Wurzeln in Erscheinung tritt, halte ich es für nicht unwahrscheinlich, daß Genus indet. III — evtl. auch IV — die oberen Molaren von Genus indet. II repräsentiert.

a. M^2 dext. aus dem Sarmatium von Steinheim (ohne Abb.).

Württ. Naturalienkabinett Stuttgart, Nr. 6226 (vidi).

Synonymie:

1929 *Pseudocyon sansaniensis* LARTET. — HELBING, Steinheim, S. 183, Fig. 3 a, b, c.
1950 aff. 1929 *Pseudocyon sansaniensis* LARTET. — DEHM, Wintershof-West, S. 34/35.

Da, wie bereits mehrfach wiederholt, Oberkiefermolaren von *Ps. sansaniensis* bisher nicht bekannt sind, ich andererseits ihre Dreiwurzeligkeit anhand von Alveolen belegen kann, beruht auch die vorbehaltliche Bestimmung dieses Zahnes durch HELBING auf falschen Voraussetzungen.

Gibt es denn schon von der Zahnkrone her keine Parallele, so gestatten vielleicht doch die Wurzeln, nähere Beziehungen aufzudecken. HELBING schildert selbst: „Der zweiwurzelige Zahn besitzt eine sehr kräftige Innenwurzel, die Außenwurzel ist beträchtlich schwächer. Es sieht aus, wie wenn die hintere Außenwurzel noch mit dem Labialteil der Innenwurzel zu einem einzigen Gebilde verschmolzen sei.“

Denselben Wurzelbau kann ich nun von zwei weiteren oberen Molaren vorweisen:

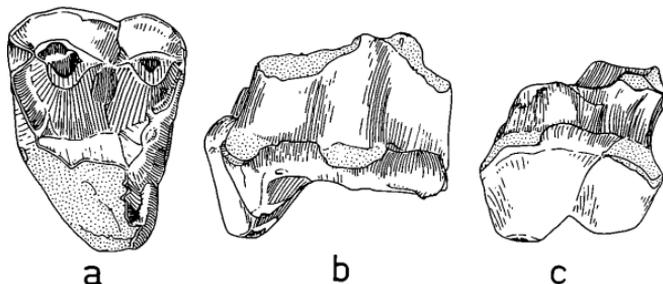


Abb. 15. Ein in das Genus indet. III gehörender M^1 sin. aus dem Pontium der rheinhessischen Dinotheriensande von Gau-Weinheim. Im Museum Mainz. a Aufsicht, b Hinterseite, c Außenseite. ca. 11 10

b. M^1 sin. aus dem Pontium von Gau-Weinheim (Rheinhessen).

Naturhistorisches Museum Mainz, Nr. 1934/701 (Abb. 15).

Dieser Molar nähert sich in Größe und Gestalt weitgehend dem auf S. 155 geschilderten Homologon des gleichen Fundortes und der gleichen Sammlung (Nr. 1930/508). Durch Abbrüche am hinteren Inneneck (Protoconus) sowie an verschiedenen Stellen des Cingulums weist die Krone eine schlechtere Erhaltung auf als die andere. Hierdurch mögen gravierende Differenzen der Kronengestalt verwischt sein. Soweit erkennbar, besteht Übereinstimmung im Vorhandensein eines deutlich abgegliederten, zweihöckerigen Metaconulus. Ferner treten dieselben Leistchen auf, die jeweils am Vorderrande von Proto- und Metaconulus entspringen und sich bis auf die Innenseiten der Außenhöcker erstrecken. Im Cingulum scheint es ebenfalls nur kleine Unterschiede zu geben. Außen ist seine obere Begrenzung schärfer, und am Inneneck ist das zwischen Protocon und Basalband eingeschlossene Grübchen mehr dem Metaconulus genähert.

Aufgrund höheren individuellen Alters tritt das Usurbild deutlich in Erscheinung. Der Paraconus weist an der Spitze noch den Rest einer horizontalen Facette auf, die jedoch schon weitgehend von einer steilen Facette auf der hinteren Innenseite dieses Hügels abgeschnitten ist. Am Metaconus dürfte die primäre Facette von vornherein etwas schräg angelegt gewesen sein, wird jetzt aber auch weitgehend von der steilen Facette überdeckt. Eine auffällige Usur befindet sich an der nach vorn gerichteten Wand des Paraconus, wo die ursprünglich zweifellos vorhandene Kante vollständig abgetragen ist und die Dentinunterlage bereits hervortritt. Leider läßt sich nicht sicher ermitteln, wie weit die Facette nach innen reicht. Jedenfalls muß sie ursächlich auf die Kontaktwirkung des M_1 -Protoconides zurückgeführt werden und ist überhaupt nur dann möglich, wenn die Innenwand des P^4 -Tritoconus den Weg zu dieser Stelle frei gibt. Das ist erst nach fortgeschrittener Abkautung dieses Elementes der Fall. Trotzdem sind die Haupthügel des M^1 noch nicht nennenswert in Mitleidenschaft gezogen.

Auch bei *Amphicyon* sensu stricto kann eine solche Facette entstehen, aber — soweit ich weiß — erst dann, wenn die Außenkegel den größten Teil ihrer Substanz verloren haben.

Seine Eigentümlichkeit erhält der M^1 von Gau-Weinheim durch seinen Wurzelbau. Hintere Außenwurzel und Innenwurzel, deren Spitzen fehlen, sind durch eine kräftige Leiste verbunden und so zur Einheit verschmolzen. Die (abgebrochene) Außenwurzel steht isoliert.

Durch Abrollung haben sowohl die Wurzelstümpfe wie auch die Defekte an der Krone an Schärfe verloren. Deshalb ist nicht zu entscheiden, ob der Abbruch des Protoconus schon zu Lebzeiten erfolgte.

Maße: Länge = + 19,3 (22); Breite = + 27,0 (29) mm.

- c. M^1 dext. aus dem Sarmatium von Stätzing bei Augsburg.
Wahrscheinlich im Museum Augsburg (Abb. 16).

Synonymie:

1904 *Amphicyon* cfr. *steinheimensis* FRAAS. — ROGER, Wirbelthierreste, S. 5/6, keine Abbildung.

ROGER verglich den Zahn sowohl mit *Amphicyon steinheimensis* als auch mit *A. elegans*. Er wird charakterisiert durch „vollkommene Verschmelzung der beiden hinteren Wurzeln bis zu deren Spitze, an seiner Krone tritt der Metacon nach rückwärts merklich stärker vor als bei *Am. steinheimensis*, der Basalwulst ist plump, der Vorder- und Hinterrand des inneren Talon mehr parallel, der vordere Außenhöcker (Paracon) nicht so stark vortretend wie dort (gemeint ist *A. elegans*, Verf.), der Umriß der Krone im ganzen auch von *A. steinheimensis* abweichend“ Die Maße werden mit 22 x 27 mm angegeben. (An einem mir vorliegenden Abguß messe ich 22,5 x 28 mm.)

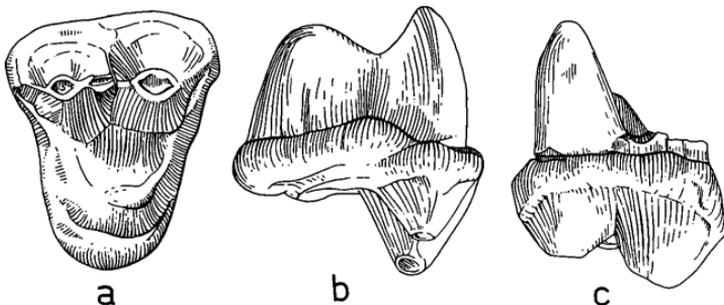


Abb. 16. M^1 dext. des „*Amphicyon* cfr. *steinheimensis*“ (ROGER, 1904) aus dem Sarmatium von Stätzing. Nach einem Abguß im Museum Basel. a Aufsicht, b Hinterseite, c Außenseite. ca. 11 10

Der sehr treffenden Beschreibung ROGERS wäre hinzuzufügen, daß ein Protoconulus mit Sicherheit fehlt und auch ein Metaconulus nicht vorhanden gewesen zu sein scheint. Im Abkautungsmodus überwiegt — wenigstens im gegenwärtigen Stadium — die horizontale Abtragung. Obwohl die Spitzen der Außenhöcker erst geringfügig ergriffen sind, hat der Protoconus bereits eine bemerkenswerte Facette erhalten.

Wenn man das „plumpe“ Cingulum als untypisch und variabel betrachtet, entspricht der Zahn tatsächlich weitgehend demjenigen von *A. steinheimensis*, zumal auch dem Holotypus dieser Art Zwischenhügel fremd sind. Allein die verschmolzene Hinterwurzel veranlaßt mich, den Molaren mit den beiden vorhergenannten in Verbindung zu bringen.

Es kann aber nicht übersehen werden, daß der vorige M^1 von Gau-Weinheim sich von dem Stätzlinger Homologon nicht unwesentlich unterscheidet, da er Zwischenhügel besitzt und trotz nahezu gleich großer Facetten auf den Außenhügeln schon die erwähnte steile Usur am äußeren Vorderrand zeigt, von der beim Stätzlinger M^1 kaum eine Spur vorhanden ist. Selbst an der verschmolzenen Hinterwurzel gibt es Differenzen, indem das Gau-Weinheimer Dokument unterhalb des Metaconulus eine Verdickung vorwölbt, während das Stätzlinger Stück eine Einbuchtung aufweist.

Allem Anschein nach ist das hier im Genus indet. III vereinigte Material nicht homogen. Die aufgezeigten Unterschiede könnten durchaus den Rahmen eines Genus überschreiten. Indessen sehe ich mich gegenwärtig nicht in der Lage, eine besser begründete Gliederung zu geben.

Nicht von ungefähr drängt sich an dieser Stelle eine Bemerkung auf über jenen M^2 von „aff. *Pseudocyon sansaniensis* LARTET“, den DEHM (1950, S. 35, Abb. 57) aus dem Burdigalium von Wintershof-West bekannt gemacht hat, weil er ihn vorbehaltlich unmittelbar an den M^2 von Steinheim anschloß. DEHM war sich dabei des *Pseudocyon*-Dilemmas wohl bewußt und hat dem auch Ausdruck gegeben. — Abgesehen von der wesentlich geringeren Größe, ist eine Ähnlichkeit im Kronen- und Wurzelbau nicht zu leugnen. Mir scheint aber, daß die Wurzeln für einen M^2 — es sei denn, er wäre der letzte Molar — doch sehr kurz und fragil sind im Vergleich zu den hier geschilderten Molaren, die offensichtlich die Tendenz zur Vergrößerung und Verfestigung zur Schau tragen. Weniger Einwände würden sich erheben, wenn man den Zahn als M^3 deuten würde, wozu auch die Größe eher berechtigte.

Vorkommen: Burdigalium von Wintershof-West ?, Sarmatium von Stätzling und Steinheim, Pontium von Gau-Weinheim.

Das folgende Genus ist bisher äußerst dürftig belegt. Es zeichnet sich aus durch die totale Verschmelzung aller Wurzeln am oberen M^2 , vermutlich aber auch an den übrigen oberen Molaren.

Genus indet. IV

M^2 dext. aus dem Tortonium von Despotovac (Jugoslawien).

Synonymie:

1942 *Amphicyon major* BLAINV. var. *serbica* n. v. — LASKAREV, „Steierische mioc. Säugetierfauna, S. 51/52.“

Obwohl LASKAREV eine sehr ausführliche und beziehungsreiche Beschreibung seines Caniden gibt, vermag ich ihr aufgrund zahlreicher Ungenauigkeiten nur in Einzelheiten zu folgen. Da Abbildungen überdies fehlen, ist die Unterart nach den Nomenklaturregeln ohnehin zur Illegitimität verurteilt. Eine Bemerkung des Autors halte ich aber für unmißverständlich: „Drei Wurzeln vereinigen sich in eine Fläche, die der Form der Krone ähnlich ist, aber kleiner um 2 mm rundherum.“

Ich denke, daß aus diesen Worten auf eine totale Verschmelzung aller Wurzeln geschlossen werden darf. Dergleichen kommt bei *Amphicyon* s. str. meiner Beobachtung nach nicht vor.

Neben M^2 erwähnt LASKAREV auch Reste von M^1 sowie zwei obere C desselben Individuums. Die Eckzähne sollen hintere und innere Schneiden besitzen, wie sie bei Caniden die Regel sind.

Maße des M^2 (nach LASKAREV): Länge = 21,5; Breite = 31,5 mm.

Der Größe nach würde sich der Zahn durchaus den Verhältnissen bei *Amphicyon major* einfügen.

In der europäischen Literatur gibt es zwei weitere, auf *A. major* bezogene Einzelzähne gleichen geologischen Alters, die nach Darstellung der Autoren den Verdacht auf gleichartige Wurzelgestalt nahelegen: 1. P^4 dext. aus dem Tortonium von La Grive Saint-Alban (DÉPÉRET, 1887, Taf. XIII, Fig. 5, 5a); 2. M^1 dext., ebenfalls von La Grive (GAILLARD, 1899, Taf. III, Fig. 2, 2a). Im Museum Lyon konnte ich mich unlängst davon überzeugen, daß die Abbildungen von DÉPÉRET und GAILLARD hinsichtlich der Wurzelgestalt irreführend sind. Jeder dieser beiden Zähne verfügt über drei vollkommen getrennte Wurzeln. Der falsche Eindruck beruht auf der unglücklichen Präparation, bei der man den Wurzelkomplex mit Gips bzw. mit Wachs ausgefüllt und dieses Material dann in der Abbildung mit dargestellt hat. — Somit steht der Canide von Despotovac vorerst völlig vereinzelt da.

Mit den bisher genannten Dokumenten ist der Formenkreis der problematischen Caniden noch nicht erschöpft. Erwähnt seien ferner:

Genus *Haplocyon* SCHLOSSER 1901

H. incertus (POMEL) 1853 aus dem Aquitanium von Langy,

H. crucians (FILHOL) 1879 aus dem Aquitanium von St. Gérard-le-Puy,

H. dombrowskii HELBING 1928 aus dem oberen Stampium von La Milloque.

Genus *Haplocyonoides* HÜRZELER 1940

H. mordax HÜRZELER 1940 aus dem Aquitanium des Hesslers (Mainzer Becken),

H. ponticus KUSS 1960 aus dem Pontium von Melchingen (Württemberg).

Genus *Gobicyon* COLBERT 1939

G. macrognathus COLBERT 1939 aus dem ? Tortonium von Prebreza (Serbien).

Da ich zur Erweiterung unserer Kenntnisse über die Formen nichts Neues beizutragen vermag, kann ich mich auf einige Bemerkungen beschränken.

Genus *Haplocyon* SCHLOSSER

SIMPSON (1945) schloß das Genus *Haplocyon* — ebenso wie *Thaumastocyon* und *Haplocyonoides* — der Subfamilie Simocyoninae an, wo es einen höchst fragwürdigen Platz belegt. Nach neueren Untersuchungen von THENIUS (1949 a, b) umfaßt diese Unterfamilie „bloß die Genera *Simocyon* und *Alopecodon*“, deren Molarenformel $2/2$ zu schreiben ist. *Haplocyon dombrowskii* weist als bestbekanntester Gattungsvertreter dagegen eine Molarenformel von $2/3$ auf, womit HELBING wohl recht haben dürfte, wenn er ihn als „ächten Caniden“ bezeichnet.

Noch ungeklärt erscheint mir die Stellung des *H. incertus* (POMEL). Diese Art ist bisher durch nur einen einzigen M_1 dokumentiert, der von POMEL

ursprünglich als *Amphicyon incertus* bestimmt wurde. FILHOL bildete ihn 1879, Taf. XVIII, Fig. 4, 5, ohne weiteren Kommentar ab. SCHLOSSER wies ihn 1901 dem neu errichteten Genus *Haplocon* zu und identifizierte ihn direkt mit *H. crucians*. Im gleichen Sinne faßte VIRET (1929 b) *incertus* nur als Synonym von *crucians* auf. Nomenklatorisch korrekt war dieses Verfahren nicht, da *incertus* der Vorrang hätte gewährt werden müssen.

Indessen weicht M_1 von *incertus* von den übrigen vergleichbaren Zähnen des Genus ab durch sein reduziertes Metaconid, von dem, nach der Abbildung FILHOLS zu urteilen, allenfalls noch Spuren vorhanden sind.

HÜRZELER (1940 b, S. 228) vertrat allerdings die Ansicht, es könne „kein Zweifel“ bestehen, daß er noch ein Metaconid besäße. Neue *Haplocon*-Materialien, die VIRET vom gleichen Fundort beibrachte, bestätigten angeblich diesen „Verdacht“ (!). Ich möchte einen Verdacht lieber in der Weise äußern, daß *incertus* und *crucians* eben etwas Grundverschiedenes darstellen. Zweifel an der Beständigkeit des Metaconus innerhalb der gleichen Population würden uns in ernsthafte taxionomische Schwierigkeiten bringen⁶. — Unter diesem Gesichtspunkt habe ich etwa 80 rezente Canidengebisse studiert. Zwar fand ich eine Menge von Anomalien verschiedenster Art, der Metaconus aber zeigte keine Veränderung. — Deshalb schlage ich vor, *H. incertus* einstweilen als eigenständige Art zu führen, bis sich die generische Identität geklärt hat. Nachdem ich Gelegenheit hatte, die (nicht sehr zuverlässige) Abbildungsweise FILHOLS in vielen Fällen zu überprüfen, halte ich es für keineswegs ausgeschlossen, daß *incertus* sich eines Tages als *Haploconoides mordax* erweisen wird.

Genus *Haploconoides* HÜRZELER

Wie HÜRZELER (1940 b) schon zum Ausdruck brachte, kommt eine engere Beziehung zwischen *Haploconoides* und den felinoiden Thaumastocyoninae trotz gemeinsamer Reduktion des M_1 -Metaconides nicht in Betracht. *H. ponticus* hat inzwischen gezeigt, daß auch in der felinoiden Ankauungsweise Übereinstimmung besteht. Beide Fakten sind lediglich als Parallelentwicklung zu betrachten. In der Ausgestaltung des Prämolarengebisses haben die Gruppen verschiedene Wege eingeschlagen.

Zwischen den Genera *Haplocon* und *Haploconoides* scheinen, den Ausführungen HÜRZELERS folgend, enge stammesgeschichtliche Beziehungen zu bestehen. Wahrscheinlich ist *Haploconoides* direkt aus *Haplocon* hervorgegangen. Es empfiehlt sich deshalb, beide Gattungen in einem Subtribus *Haploconina* zu vereinigen.

⁶ Am Beispiel der pleistocänen Entwicklungsreihe *Cuon dubius* — *C. alpinus priscus* — *C. a. fossilis* — *C. a. europaeus* konnte ADAM (1959) den schrittweisen Abbau des Metaconides bis zum völligen Verlust nachweisen. Bei heutigen *Cuon*-Formen soll der vollständige Abbau des Metaconides um sich greifen, „ohne allerdings ursprüngliche Ausbildungsweisen völlig zu verdrängen“. — Inwieweit die hier aufgezeigten Verhältnisse für unseren Fall Geltung haben, kann ich nicht übersehen.

Genus Gobicyon COLBERT

Neuerdings konnten PAVLOVIĆ & THENIUS (1959) einen weiteren aberanten Caniden in Europa nachweisen, der bisher nur in der Mongolei (COLBERT, 1939) belegt war. Neben einem hochkronigen, mit hohen Hinterzacken versehenen und nicht reduzierten Prämolarengebiß zeichnet er sich durch das fehlende M_1 -Metaconid aus. Die Molarenformel lautet 2/3.

Während COLBERT *Gobicyon* von *Tomarctus* herleitete, faßt THENIUS ihn aufgrund seiner Maxillarmolaren, die wir in der Arbeit leider nicht kennenlernen, als spezialierten Abkömmling von Amphicyoniden auf. Dafür scheint mir allerdings das Prämolarengebiß aller miocänen Amphicyoniden schon viel zu weitgehend reduziert.

V. Schluß

Der vorgelegte Beitrag ist weit davon entfernt, Anspruch auf Vollständigkeit erheben zu können. Deshalb sind definitive Schlußfolgerungen nicht möglich. Aber einige Auffälligkeiten seien kurz angesprochen.

Zunächst sind die problematischen Caniden offensichtlich zahlreicher in ihrer taxionomischen Vielfalt, als es bisher den Anschein hatte. Eingangs wurde schon darauf hingewiesen, daß ungenügende Dokumentationen und die Schwierigkeit der Bestimmung zu dieser Täuschung geführt haben. Daneben aber scheint es eine Tatsache zu sein, daß die individuelle Häufigkeit objektiv wesentlich geringer ist als bei landläufigen Formen. Es wäre nicht einzusehen, warum das nur eine fundbedingte Zufälligkeit sein sollte. Daß sicherlich ein ernsthaftes biologisches Problem dahinter steckt, zeigt folgender Fall: Die von DEHM in Wintershof-West nachgewiesene umfangreiche Amphicyoniden-Gesellschaft ist bekannt. Sie hat nur äußerst dürftige Spuren von problematischen Formen erbracht. An der etwa gleichaltrigen Kollektion von Baigneaux-en-Beauce des Basler Museums mußte ich überrascht feststellen, daß die Caniden-Elemente restlos anders aussehen als in Wintershof-West. — Vielleicht wird das Studium der Gesamtfauen einmal Aufklärung über die Ursachen bringen.

Auffällig ist noch eine andere Merkwürdigkeit: Bei den problematischen Funden scheint mir der Anteil junger und jüngster Tiere größer zu sein als bei anderen Caniden-Aufsammlungen.

In Tabelle 1 (S. 168) gebe ich eine Übersicht über die zeitliche Verteilung der behandelten Formen. Sie zeigt — bei aller Lückenhaftigkeit — doch sehr eindrucksvoll, wie wenig Bedeutung die Miocän/Pliocän-Grenze für diese Gruppe besitzt. (Allerdings muß hinzugefügt werden, daß sie wohl auch für die Amphicyoniden längst nicht die Rolle spielt, die man ihr früher zugeacht hatte.) Große Kenntnislücken, begründet durch fehlende Überlieferung, lassen sich im Fall der Genera *Agnotherium* und *Haplocyonoides* fest-

stellen — hier besonders kraß, denn daß die mit so großem zeitlichem Abstand nachgewiesenen Vertreter keine phylogenetische Einheit bilden sollten, würde ich für höchst ungläubhaft halten.

Tabelle 1: Die zeitliche Verteilung der europäischen problematischen Caniden

| | <i>Agnotherium</i> | <i>Thaumastocyon</i> | <i>Dinocyon</i> | <i>Lycotherium</i> | Genus indet. I | Genus indet. II } ? } <i>Amphicyonopsis</i> | Genus indet. III | Genus indet. IV | <i>Haplocyon</i> | <i>Haplocyonoides</i> | <i>Gobicyon</i> |
|-------------|--------------------|----------------------|-----------------|--------------------|----------------|---------------------------------------------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------------|-----------------|
| Pontium | × | | × | × | × | × | × | | | × | |
| Sarmatium | × | | × | | × | × | × | | | | |
| Tortonium | | | × | | | | × | × | | | × |
| Helvetium | | × | | | | | | | | | |
| Burdigalium | × | | | | | | × | | | | |
| Aquitanium | | | | | | | | | × | × | |
| Stampium | | | | | | | | | × | | |

Angeführte Schriften

- ADAM, K. D.: Mittelpleistocäne Caniden aus dem Heppenloch. — Stuttgarter Beitr. z. Naturkd., 27, 6 Taf., 4 Tab., 10 Abb., Stuttgart 1959.
- COLBERT, E. H.: Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. — Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., 76, 1939/40, 15 Abb., New York 1940.
- DEHM, R.: Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. — Abh. bayer. Akad. d. Wiss., mathem.-naturwiss. Kl., N. F. 58, 240 Abb., 29 Tab., München 1950.
- DEPÉRET, CH.: La faune de Mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) et de quelques autres localités du Bassin du Rhône. (Documents nouveaux et révision générale). — Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 5, 2, 4 Taf., Lyon 1892.
- DEPÉRET, CH., & L. RÉROLLE: Géologie et Mammifères fossiles du bassin lacustre miocène supérieur de la Cerdagne. — Bull. Soc. Géol. France, 13, 2 Taf., Paris 1885.

- FILHOL, H.: Etudes des Mammifères fossiles de Saint-Gérard-le-Puy (Allier). — Ann. sci. géol., 10/11, Paris 1879/80.
- Mammifères fossiles de l'époque miocène. — Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 3, Lyon 1881.
- FRICK, CH.: The Hemicyoninae and an American Tertiary Bear. — Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., 56, 1926—1929, 63 Abb., New York 1930.
- GAILLARD, C.: Mammifères miocènes nouveaux ou peu connus de La Grive-Saint-Alban (Isère). — Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 7, Lyon 1899.
- GINSBURG, L.: De la subdivision du genre *Hemicyon* LARTET (Carnassière du Miocène). — C. R. somm. et Bull. Soc. Géol. France, 6. sér., 5, 6 Abb., Paris 1955.
- La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., nouv. sér. C, 9, 72 Abb., 20 Taf., Paris 1961.
- HAUPT, O.: Andere Wirbeltiere des Neozoikums. In: Oberrheinischer Fossilkatalog, H. 9, Berlin 1935.
- HELBING, H.: Carnivoren des oberen Stampien. — Abh. Schweiz. paläont. Ges., 47, 61 Abb., 4 Taf., Basel 1928 [1928 a].
- Carnivoren aus der miocänen Molasse der Schweiz. — Ecl. geol. Helv., 21 (1), 12 Abb., Basel 1928 [1928 b].
- *Pseudocyon sansaniensis* LARTET von Steinheim am Albuch. — Ecl. geol. Helv., 22, 3 Abb., Basel 1929.
- HÜRZELER, J.: Über felinoide Caniden des europäischen Miocäns (Vorläufige Mitteilung). — Verh. Schweiz naturf. Ges., Locarno 1940 [1940 a].
- *Haplocyonoides* nov. gen., ein aberranter Canide aus dem Aquitan des Hesslers (Mainzer Becken). — Ecl. geol. Helv., 33, 2, 6 Abb., Basel 1940 [1940 b].
- Zur Revision der europäischen Hemicyoniden. — Verh. naturforsch. Ges. Basel, 55, 17 Abb., 1 Tab., Basel 1944.
- JÄGER, G. F. VON: Über die fossilen Säugethiere, welche in Württemberg aufgefunden worden sind. — 9 Taf., Stuttgart 1835.
- Über die fossilen Säugethiere Württembergs. (Als Nachtrag zu dem 1839 unter dem gleichen Titel erschienenen Werke). Breslau und Bonn 1850.
- JOURDAN, M.: Description de restes fossiles de deux grands Mammifères constituant deux genres, l'un le genre *Rhizoprion*, de l'ordre des Cétacés et du groupe des Delphinoïdes; l'autre le genre *Dinocyon*, de l'ordre des Carnassières et de la famille des Canides. — C. R. hebd. séanc. Acad. sci., 53, Paris 1861.
- KAUP, J. J.: Description d'Ossements fossiles de Mammifères inconnus jusqu'à à présent, qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt. — H. 2, Darmstadt 1832.
- Beiträge zur näheren Kenntnis der urweltlichen Säugethiere. — Darmstadt 1861.
- KÖNIGSWALD, R. VON: Bemerkungen zur Säugetierfauna des rheinhessischen Dinosaurienandes. — Senckenbergiana, 11, Frankfurt 1929.

- KUSS, S. E.: *Haplocyonoides ponticus* n. sp., ein neuer aberranter Canide aus dem Unterpliocän von Melchingen. — Ber. naturforsch. Ges. Freiburg, 50, 2, 1 Abb., Freiburg i. Br. 1960.
- PAVLOVIĆ, M., & E. THENIUS: *Gobicyon macrognathus* (Canidae, Mammalia) aus dem Miocän Jugoslawiens. — Anz. mathem.-naturwiss. Kl. d. Österr. Akad. Wiss., 11, 1 Abb., 1959.
- PILGRIM, G. E.: Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the Departement of geology. — British Mus. (Nat. Hist.), 2 Taf., London 1931.
- POMEL, A.: Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et de l'Allier. — 1853.
- QUENSTEDT, F. A.: Handbuch der Petrefaktenkunde. — 3. Aufl., Tübingen 1885.
- ROGER, O.: Wirbelthierreste der Dinotheriensande der bayerisch-schwäbischen Hochebene. — 33. Ber. naturwiss. Ver. f. Schwaben u. Neuburg in Augsburg, 3 Taf., Augsburg 1898.
- Wirbelthierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwäbischen Hochebene. — 35. Ber. d. naturwiss. Ver. f. Schwaben u. Neuburg in Augsburg, Augsburg 1904.
- ROMAN, F.: Sur quelques restes de Mammifères découverts par le R. P. LONGINOS NAVAS, dans les Argiles Pontiques de Libros (Province de Teruel, Espagne). — Bull. Soc. Géol. France (4), 27, 1 Taf., 2 Abb., Paris 1927
- ROMAN, F., & J. VIRET: La faune de Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). — Mém. Soc. Géol. France, nouv. sér. 9, 21, Fasc. 2/3, 12 Taf., Paris 1934.
- SCHLOSSER, M.: Zur Kenntnis der Säugetierfauna der böhmischen Braunkohlenformation. — Abh. dt. naturwiss.-med. Ver. „Lotos“ 2, 3, 1 Taf., Prag 1901.
- Beiträge zur Kenntnis der Säugethierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. — Geol. pal. Abh. 9, 3 (= N. F. 5), 5 Taf., Jena 1902.
- SIMPSON, G. G.: The principles of classification and a classification of Mammals. — Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. 85, New York 1945.
- STEHLIN, H. G., & H. HELBING: Catalogue des ossements des Mammifères tertiaires de la collection BOURGEOIS. — Bull. Soc. Hist. Nat. et d'Anthrop. du Loir-et-Cher, 18, 31 Abb., Blois 1925.
- THENIUS, E.: *Dinocyon thenardi* aus dem Miocän Österreichs. — Sber. österr. Akad. Wiss., mathem.-naturwiss. Kl., Abt. I, Wien 1947.
- Zur Herkunft der Simocyoniden (Canidae, Mammalia). Eine phylogenetische Studie. — Sber. österr. Akad. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl., Abt. I, 158, 9/10, 2 Abb., Wien 1949.
- Die Carnivoren von Göriach (Steiermark). — Sber. österr. Akad. Wiss., mathem.-naturwiss. Kl., Abt. I, 158, 9/10, 15 Abb., Wien 1949.
- THENIUS, E., & H. Hofer: Stammesgeschichte der Säugetiere. — Berlin, Göttingen, Heidelberg 1960.

- TOBIEN, H.: Neue und wenig bekannte Carnivoren aus den unterpliocänen Dinothériensanden Rheinhessens. — Notizbl. Hess. L.-A. f. Bodenforsch., **83**, 1 Taf., 3 Abb., Wiesbaden 1955.
- VIRET, J.: *Tomocyon grivensis* et les Canidés de La Grive-Saint-Alban. — Bull. Soc. Géol. France, **29**, 1 Taf., 2 Abb., Paris 1929 [1929 a].
- Les faunes de Mammifères de l'oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. — Ann. Univ. Lyon, n. s., I. Sci. Méd., **47**, 32 Taf., 32 Abb., Lyon und Paris 1929 [1929 b].
- Catalogue critique de la faune des Mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). — Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, **3**, 4 Taf., 23 Abb., Lyon 1951.
- WEITZEL, K.: Neue Amphicyoniden aus dem Mainzer Becken. — Notizbl. Ver. f. Erdk. u. d. Hess. Geol. L.-A. Darmstadt, **5**, 13, 7 Taf., Darmstadt 1930.
- ZAFFE, H.: *Dinocyon thenardi* aus dem Unterpliocän von Draßburg im Burgenland. — Sber. österr. Akad. Wiss., mathem.-naturwiss. Kl., Abt. I, **160**, 3/4, 9 Abb., Wien 1951.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1962

Band/Volume: [52](#)

Autor(en)/Author(s): Kuss Siegfried Ernst

Artikel/Article: [Problematische Caniden des europäischen Tertiärs 123-172](#)