

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 255	73 S., 1 Taf., 43 Abb., 7 Tab.	Stuttgart, 30. 11. 1997
----------------------------	--------	---------	--------------------------------	-------------------------

Steneofiber eseri (Castoridae, Mammalia) von der Westtangente bei Ulm im Vergleich zu anderen Biberpopulationen

Steneofiber eseri (Castoridae, Mammalia)
from the Westtangente near Ulm
in comparison with other beaver assemblages

Von Clara Stefen, Stuttgart

Mit 1 Tafel, 43 Abbildungen und 7 Tabellen

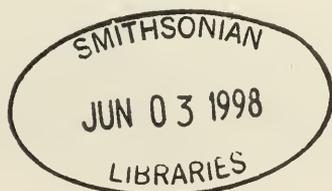
Abstract

The numerous remains of beavers, mostly of *Steneofiber eseri*, from the lower Miocene site Ulm-Westtangente (MN 2a) are described. The metric and morphological variability of the population is depicted and compared with other beaver species as *St. viciacensis* from St. Gérard, *St. eseri* from Budenheim, Weisenau and Ulm, *Trogotherium minutum rhenanum* from Dorn-Dürkheim, *St. depereti* and *Palaeomys*. These comparisons allow to conclude on the evolution of the European beavers during the Miocene.

Zusammenfassung

Die zahlreichen Biberfunde aus der untermiozänen Fundstelle Ulm-Westtangente (MN 2a) werden beschrieben und größtenteils *Steneofiber eseri* zugeordnet. Die metrische und morphologische Variabilität wird in der zeitlich recht einheitlichen Population dargestellt und Vergleiche zu anderen Bibern gezogen.

Zum Vergleich dienen vor allem *St. viciacensis* aus St. Gérard, *St. eseri* aus Budenheim, Weisenau und Ulm, *Trogotherium minutum rhenanum* aus Dorn-Dürkheim sowie *St. depereti* und *Palaeomys*. Diese Vergleiche lassen Schlüsse auf die Evolution der europäischen Biber im Miozän zu.



Inhalt

1. Einleitung	2
2. Material und Methoden	3
3. Historisches zur Gattung <i>Steneofiber</i>	4
4. Beschreibung und Diskussion	7
4.1 Unterkiefer	7
4.2 Schädel	9
4.3 Incisiven	12
4.4 Unterkieferzähne	13
4.5 Oberkieferzähne	24
4.6 Postcraniales Material	31
4.7 Problematische Formen	31
<i>Steneofiber</i> cf. <i>eseri</i> – aberrante Variante	31
Castoridae indet.	36
5. Diskussion	36
5.1. Die Biberpopulation der Westtangente	36
5.2. Vergleich mit den Bibern aus Weisenau, Budenheim und Heßler	39
5.3. L/B-Werte einzelner Zähne verschiedener Biber im Vergleich	43
5.4. Taxonomische Einordnung	45
6. Evolution der miozänen Biber in Europa anhand der Zähne	58
7. Zusammenfassung der taxonomischen Zahn-Merkmale	62
8. Literatur	65
Anhang	68
Tafel	72

1. Einleitung

Die Fundstelle Ulm-Westtangente wurde beim Neubau der Umgehungsstraße am westlichen Eselsberg nordwestlich von Ulm 1987 entdeckt (HEIZMANN et al. 1989). In den folgenden 2 Jahren haben die Mitarbeiter des SMNS dort gegraben und eine reiche Fauna aus dem Unteren Miozän, MN 2a, mittleres Agenium, zu Tage gefördert. Es stellt den größten Fundkomplex von Wirbeltieren des Untermiozäns in Deutschland dar. Die Grabung erfolgte hauptsächlich in einer Kalkmergellage der Unteren Süßwasser-Molasse.

Da die Biberfunde der Westtangente so umfangreich sind, sollen sie hier gesondert beschrieben und ausgewertet werden. Damit sind die Nagetiere der Westtangente vollständig beschrieben, denn WERNER hat die übrigen Rodentia bearbeitet (WERNER 1994).

Zahlenmäßig umfangreiche Biberfunde sind erst ab dem unteren Miozän bekannt (St. Gérard, Weisenau, Budenheim) aber nur z.T. beschrieben, wie die aus St. Gérard (FILHOL 1879). Aus oligozänen Fundstellen sind dagegen nur selten Biberreste bekannt, vor allem Einzelzähne (MISONNE 1957; HUGUENEY 1975). Da die Radiation der Biber im unteren Miozän einsetzt, ist eine genauere Analyse der untermiozänen Biber u. a. von der Westtangente von phylogenetischem Interesse.

Dank

Für die Möglichkeit das Bibermaterial der Westtangente zu bearbeiten danke ich Herrn Dr. Heizmann ebenso wie für die Anregungen und die zahlreichen Diskussionen mit ihm. Den Herrn Prof. Dr. Heissig und Rummel, München, Dr. Engesser, Basel, Munk, Karlsruhe, und Dr. Storch, Frankfurt, sowie Frau Dr. Gruber, Darmstadt, danke ich sehr für die Bereitstellung von Vergleichsmaterial. Mit Herrn Dr.

Storch konnte ich meine Ideen zu Phylogenie der Castoriden dankenswerter Weise eingehend diskutieren. Herrn Dr. Bloos und Dr. Heizmann danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Die Fotoarbeiten zu dieser Arbeit wurden von Frau Harling, SMNS, übernommen.

2. Material und Methoden

Material

Das Bibermaterial der Westtangente ist so umfangreich, daß es von WERNER (1994) in seiner Bearbeitung der Nagetiere von dieser Fundstelle nicht berücksichtigt werden konnte. Es liegen mehr als 250 Zähne, Kieferbruchstücke und 3 verdrückte Schädel und postcraniales Material vor. Die Funde sind bei der Faunenzusammenstellung zu *Steneofiber eseri* gestellt worden (HEIZMANN et al. 1989).

Zu Vergleichszwecken wurden verschiedene Biber herangezogen, die ich selber untersuchen konnte:

- *Steneofiber eseri* – Material aus Weisenau und Budenheim, Sammlung Senckenberg, Frankfurt (SMF); Material verschiedener Fundstellen, Sammlung Rummel; Material von Haslach bei Ulm, vom oberen Eselsberg b. Ulm, und von Ulm, Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart, SMNS;
- *Steneofiber viciacensis* – Material aus Saulcet, Montaigu und St. Gérard, Sammlung im Naturhistorischen Museum Basel (NMB);
- *St. depereti* – Material aus Artenay und Baigenaux, NMB; Material aus Langenau, SMNS;
- *St. minutus* – Material aus Langenau, SMNS; Material aus Schrotzburg, Material in Karlsruhe; Material aus Großlappen und Aumeister, Bayerische Staatssammlung München (BSP);
- *Castor fiber* – rezent, SMNS, SMF;
- *Trogotherium minutum rhenanum* – Material aus Dorn-Dürkheim, SMF;
- *Trogotherium cuvieri* – Material aus Mosbach, Sammlung Karlsruhe;
- *Palaeomys castoroides* – Material aus Dorn-Dürkheim, SMF; Material aus Eppelsheim, Sammlung Darmstadt.

Mit St. Gérard ist besonders in der älteren Literatur oft ein größeres Fundgebiet gemeint, woraus detaillierte Fundortangaben nicht mehr rekonstruiert werden können.

Früher wurden alle Funde aus den Ulmer Schichten unter der Fundstelle Ulm zusammengefaßt (vgl. WERNER 1994). Das Vergleichsmaterial aus den verschiedenen Fundstellen bei Ulm (Ulm, oberer Eselsberg) wird als Material aus der Umgebung von Ulm zusammenfassend mit den Funden von der Westtangente verglichen. Während das Material der Westtangente aus einem relativ einheitlichen stratigraphischen Niveau stammt, haben die verschiedenen Fundstellen in der Umgebung von Ulm unterschiedliche stratigraphische Positionen.

Vermessung

Die Vermessung der Zähne an der Kaufläche erfolgte größtenteils mit einem digitalen Meßgerät bei 12facher Vergrößerung, wobei die Meßgenauigkeit bei $\pm 0,02$ mm

liegt. Die Längen und Breiten an der Basis isolierter Zähne wurden mit einer Schiebellehre bestimmt.

Die Zähne wurden mit Hilfe eines Zeichenspiegels bei 8 bis 15facher Vergrößerung gezeichnet. Zur Orientierung ist der Maßstab von 5 mm bei Zähnen immer mit abgebildet.

Graphische Darstellung

Zur graphischen Darstellung der Meßwerte von der Kaufläche sind vor allem Punktdiagramme angegeben. In den Längen-Breiten-Diagrammen (L/B-Diagrammen) sind Zähne verschiedener Abkautungsstufen berücksichtigt. Der Unterschied zwischen Kauflächenmaßen und basalen Werten wird gesondert dargestellt (Abb. 11).

Statistik

Die metrische Analyse stützt sich auf Längen-Breiten-Angaben. Für alle Stichproben werden Stichprobenumfang (n), kleinster Wert (x_{\min}), größter Wert (x_{\max}) und der arithmetische Mittelwert der Stichprobe (\bar{x}) sowie die Standardabweichung des Stichprobenmittelwertes (s_x) angegeben (Tab. II), da die Häufigkeitsverteilung für die Längenwerte eine normale Verteilung zeigen. Daneben ist der voraussichtliche Bereich von dem Mittelwert der Grundgesamtheit angegeben (μ).

Die Werte berechnen sich wie folgt:

Die Standardabweichung vom Mittelwert ist definiert als:

$$s_x = \sqrt{\frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n-1}}$$

Der voraussichtliche Bereich des Mittelwerts der Grundgesamtheit ist definiert als:

$$\mu = \bar{x} \pm \frac{s_x}{\sqrt{n}} z \quad \text{für } n > 30$$

$$\mu = \bar{x} \pm \frac{s_x}{\sqrt{n}} t \quad \text{für } n < 30$$

Morphologische Analyse

Die morphologische Beschreibung folgt der von STIRTON (1935) zusammengestellten Nomenklatur (Abb. 6, 16).

3. Historisches zur Gattung *Steneofiber*

Die Gattung *Steneofiber* ist von GEOFFREY SAINT-HILAIRE 1833 zunächst als *Sténéothèrium* aufgestellt worden (GEOFFREY 1833). Er erwähnt in diesem Text einen Schädel aus St. Gérard (Allier), der in seinen Merkmalen zwischen *Castor* und *Ondatra* liegt (GEOFFREY 1833: 95): „Tel est aussi le crâne d'un genre nouveau, d'un type distinct, qui s'en vient très heureusement combler l'intervalle existant entre le castor et l'ondatra. Je ferai connaître ce nouveau genre sous le nom de *sténéothèrium*; les

dents, le palais, l'occiput, la caisse auditive, y sont comme dans le castor; mais la face s'y trouve jointe avec l'arrière-crâne par une sorte de pedicule très étroits, et, au contraire, cette région intre-orbitaire est large dans le castor. ...". Auf den selben Schädel bezieht er sich wohl 1834 unter dem Namen *Steneofiber*. Eine genauere Beschreibung als „... un crâne de *Steneofiber*, animal entre le castor et l'ondatra ...“ fehlt hier allerdings ebenso wie eine Abbildung. Da GEOFFREY somit selbst den zuerst gebrauchten Namen *Sténéothèrium* zugunsten von *Steneofiber* aufgibt, ist letzterer gültig.

Die Gattung basiert auf einem Schädel, den erst GERVAIS in seinem Werk „Zoologie et Paléontologie française – nouvelles recherches sur les Animaux vertébrés de la France“ (1852, 1859) als *Steneofiber viciacensis* abbildet (Taf. 48, Abb 9, 9a,b); denn er schreibt dazu (1859: 22): „Ce genre été ainsi dénommé, dès l'année 1833, par Geoffrey Saint-Hilaire, qui en avait observé quelques ossements, et entre autres un crâne presque entier que représentent les figures 9 et 9 a et b de notre planche 48.“

Die Art *Chalicomys eseri* (= *Steneofiber eseri*) wurde 1846 von v. MEYER aufgestellt. Berichte von SCHLOSSER (1884) und VIRET (1929), daß er die Art 1838 aufgestellt habe, sind falsch, wie schon KUSS (1960) herausgestellt hat. 1838 hat v. MEYER die Art *Chalicomys minutus* aufgestellt (1838: 414): „Der Nager aus der Braunkohle von Elgg ist mindestens spezifisch verschieden; ich werde die davon vorhandene Unterkiefer Hälfte als *Chalicomys minutus* bekannt machen.“

H. v. MEYER stellt die Art 1846 für ein Unterkiefer-Fragment (J. Min., S. 474) auf: „Im Örlinger Tal bei Ulm kommt ein den nicht schiefrigen Lagen des Öninger Mergels sehr ähnliches Süßwasser Gebilde vor, woraus Herr Finanzrat Eser mir die rechte Unterkiefer-Hälfte mit der vollständigen Backenzahn-Reihe von einem Nager mitteilte, der einer neuen Spezies von *Chalicomys*, *Ch. eseri* angehört.“ Erst ein Jahr später liefert ESER (1847: 147; Vortrag 1.5.1846, aber erst 1847 erschienen) eine Abbildung des rechten Unterkiefer-Fragments und gibt eine von v. MEYER verfaßte Beschreibung des von ihm gesammelten *Chalicomys eseri* als in seiner Größe zwischen *Chalicomys jaegeri* und *Chalicomys minutus* liegend („Die Gründe, welche mich zur Errichtung des *Chalicomys eseri* bewogen haben, bestehen hauptsächlich darin, daß die Länge von dessen Backenzahnreihe im Unterkiefer so viel mißt, als die drei vorderen Backenzähne in *Ch. jaegeri*, daß in *Ch. minutus* die Backenzahnreihe so lang ist als der Raum, den die drei vorderen Backenzähne von *Ch. eseri* einnehmen, und daß in letzterer Spezies der erste untere Backenzahn verhältnismäßig kleiner sich darstellt als bei den beiden anderen Spezies...“). Der abgebildete Unterkiefer (mit P4-M1) entspricht somit dem Holotyp. Dieser ist morphologisch nicht identisch mit der Abbildung eines Unterkiefers aus Haslach, die SCHLOSSER 1884 veröffentlicht hat. SCHLOSSER schreibt, daß er die Zeichnungen aus den unveröffentlichten Manuskripten v. MEYERS kopiert habe. Vermutlich schloß STIRTON (1935) daraus, daß es sich bei den Abbildungen von SCHLOSSER (1884) um die Originale v. MEYERS handelte und erhob die Abbildung von SCHLOSSER (1884, Taf. 10, fig 3) zum Lectotyp zu *Monosaulax eseri*.

POMEL stellt 1847 mit einer Abbildung einer oberen und einer unteren Zahnreihe *Steneofiber castorinus* von Allier auf (Vortrag vom 21.12.1846, doch erst 1847 erschienen; vgl. KUSS 1960). POMEL synonymisiert schon 1853 *Steneofiber castorinus* mit *St. escheri* POMEL und *Chalicomys escheri* v. MEYER (wobei es sich bei letzterem „escheri“ um einen Schreibfehler handelt). Der Name *Steneofiber eseri* hat Priorität, weil v. MEYER diesen 1846 aufstellt; die Beschreibungen von ESER und POMEL erscheinen erst 1847.

POMEL gibt 1853 die erste Beschreibung der Molaren von *Steneofiber*: „Molaires ayant leur fût moins allongé que dans le genre précédent [*Castor*], les superieures ont un sillon interne très-profond un externe disparaissant de bonne heure par la détrition et se changeant en fossette linéaire à la couronne. Cell-ci montre, en autre, une fossette opposée au sillon interne, une seconde près du bord posterior du côté externe, avec une troisième très-petite et ronde devant l'intervalle de celle-ci et de l'extrémité du sillon externe, ou de sa fossette lorsqu'elle est fermée. La dernière molaire est très-petite et ne conserve souvent que le sillon externe devenu posterior, et trois ou quatre petites fossettes irrégulièrement placées. Les molaires inférieures sont semblables aux supérieures avec cette différence habituelle, qu'elles sont comme retournées, le bord externe devenant interne et l'antérieur posterior. Le sillon interne est plus persistant, l'externe mais profond, et les extrémités de leurs plis sont opposés et non alternes. La cinquième petite fossette peu persistante est à l'angle antérieur interne. ...“

Neben den synonymen Arten *St. eseri* v. MEYER und *St. castorinus* Pomel sind im letzten Jahrhundert einige miozäne Arten von *Steneofiber* aufgestellt worden. GERVAIS gibt den von ST. HILAIRE beschriebenen Resten von *Steneofiber* den Namen *St. viciacensis*. Zu dieser Art hat FILHOL (1879) auch *St. castorinus* gerechnet, und SCHLOSSER (1884) faßt *St. viciacensis* und *Chalicomys eseri* als eine Art auf, wobei er jedoch Bedenken trug: „... andere Unterschiede als in der Dimension sind allerdings nicht zu constatieren“ (SCHLOSSER 1884: 21). In neuerer Zeit hat auch KUSS (1969) beide Arten synonymisiert. Das Verhältnis von *St. eseri* und *St. viciacensis* wird in der Diskussion noch erörtert.

Eine von LARTET 1851 aus Sansan als *Myopotamus sansaniensis* beschriebene Art wurde von GERVAIS (1859) mit dem aus Sansan von POMEL beschriebenen *St. larteti* gleichgesetzt, und er weist auf die Ähnlichkeit zu *St. viciacensis* hin (S. 23): „... les molaires ont de l'analogie avec celles de l'espèce précédente [*St. viciacensis*]“. Von SCHLOSSER (1884) wird diese Form zu *Chalicomys minutus* gestellt, und der Artnamen *sansaniensis* bzw. *larteti* taucht in der Literatur danach kaum mehr auf; BAUDELLOT (1972) und GINSBURG (1975) beziehen sich allerdings auf *Monosaulax sansaniensis*. Dieser wird von MAYHEW (1978) zu *Trogotherium* gestellt.

GERVAIS (1859) synonymisiert die aus Villefranche d'Astarac bei Simorré und Bonrepos bekannten *Castor subpyrenaicus* LARTET und *Steneofiber nouleti* POMEL. SCHLOSSER (1884) stellt *Castor subpyrenaicus* zu *Chalicomys jaegeri*, wie auch SCHREUDER (1929). MAYET (1908) dagegen unterscheidet *St. subpyrenaicus* von *St. depereti*. CRUSAFONT et al. (1948) stellen *St. subpyrenaicus* wieder zu *St. jaegeri* und glauben, daß es keine als *St. subpyrenaicus* zu bezeichnende Zwischenform zwischen der burdigalischen und der vindobonischen Biber-Form gibt.

VIRET hat 1925 aus St. Gérard einen kleinen Biber als *St. julieni* beschrieben. Doch stellt er selber (1929: 61) fest, daß es sich um dieselbe Form handelt wie *St. eseri*, und zwar um die juvenile Form: „[*St. julieni*] n'était autre que le jeune du *St. eseri* pourvu de sa prémolaire de lait.“

Steneofiber eseri wurde als *Chalicomys eseri* von v. MEYER 1846 aufgestellt. Die Gattung *Chalicomys* basiert auf dem 1832 von KAUP aufgestellten *Chalicomys jaegeri*. Doch die von KAUP 1832 beschriebenen Gattungen *Chalicomys* und *Chelodus* sind nicht gültig, wie er selber feststellte (KAUP 1839: 316): „Mein Geschlecht *Chalicomys* ist zu streichen, indem ich dessen Charakter, Backenzähne mit geschlossenen und getrennten Wurzeln, ebenfalls an Backenzähnen eines Unterkiefers des Ca-

stor cueneri angedeutet gefunden habe. Die Art ist demnach als *Castor jaegeri* zu bezeichnen. *Chelodus* (früher *Aulacodon*) *typus* ist nach den Milchzähnen des *Castor jaegeri* aufgestellt. Das Geschlecht und die Art ist demnach zu streichen.“ Auch v. MEYER (1838: 414) sah es als wahrscheinlich an, daß, „Kaup’s *Palaeomys castoroides* auch nichts anderes als *Chalicomys jaegeri* ist.“ Der nächste Revisor der Biber, STIRTON hat 1935 auch die Priorität von *Palaeomys castoroides* bestätigt. HÜNERMANN (1966) und FRANZEN & STORCH (1975) geben erneut an, daß die 1832 von KAUP drei aufgestellten Bibertaxa *Palaeomys castoroides*, *Chalicomys jaegeri* und *Chelodus typus* verschiedene Altersstadien einer Art darstellen und unterstützen die Priorität von *Palaeomys castoroides*. Es ist also für diese großen Formen der Name *Palaeomys castoroides* zu benutzen.

Die Unterschiede zwischen *Steneofiber* and *Palaeomys* liegen vor allem in der Größe, der Länge der Striae/iide, dem Grad der Hypsodontie und den bei *Palaeomys* bis zur Kronenbasis durchgehenden Hypostriae/iide im P4 sup. und inf. (vgl. Kap. 5.). Die Unterschiede sind gering, so daß die Frage, ob es sich um zwei Gattungen handelt, berechtigt ist. Geht man von der phylogenetischen Linie *Steneofiber-Palaeomys* aus (vgl. GINSBURG 1971), stellt sich die Frage, wo die Grenze zwischen beiden Formen zu ziehen ist. Sieht man die Unterschiede als nicht groß genug an, um eine artliche Trennung beider Formen zu vertreten, so müßte man *Palaeomys* die Priorität geben, denn diese Gattung wurde 1832 aufgestellt und *Steneofiber* erst 1833. Diese Ansicht wird von ALDANA CARRASCO (1992) vertreten.

Die Gattungsnamen *Steneofiber* und *Paleomys* haben sich allerdings im Laufe der Zeit so etabliert, daß eine Synonymisierung im Rahmen dieser Arbeit nicht angestrebt wird. In der Regel wird *Steneofiber* für unter- bis mittelmiozäne Biber und der Name *Palaeomys* für obermiozäne bis pliozäne Biber verwendet. Schwierigkeiten tauchen bei der Abgrenzung beider Gattungen in bestimmten Fundstellen allerdings auf (vgl. Kap. 5.).

4. Beschreibung und Diskussion der Funde

4.1. Unterkiefer

Die Unterkiefer von der Westtangente sind nur fragmentär erhalten (Abb. 1).

Der Unterkiefer ist kräftig und massiv gebaut. Die Zähne sind nach lingual geneigt, und die gesamte Zahnreihe zieht in einer Geraden von mesial nach disto-lingual. Während P4 in der Mitte des Mandibularknochens sitzt, sind die Molaren relativ in den Mundraum hinein verschoben. Der Mandibularknochen wird ab dem ersten Molar nach buccal verbreitert, so daß nach außen ein Steg (margo inferior processus angularis, TULLBERG 1899) entsteht, der unterhalb der Alveolen etwa rechtwinklig nach außen steht. Der äußerste Bereich dieses Knochenvorsprungs setzt sich in den Processus coronoideus fort. Der Knochenvorsprung zieht bis zum distalen Ende der Alveole von M3. Dort wird er von einer Kante beendet, denn etwa rechtwinklig geht der Mandibularknochen von dort lingual nach basal in den Proc. angularis über.

Der Processus coronoideus läuft spitz nach distal zu, ähnlich wie beim rezenten *Castor*. Der Knochen ist jedoch flach, während er bei *Castor* dorsal leistenförmig verdickt ist. Die Spitze des Pr. coronoideus zeigt bei *Steneofiber* nach distal, während sie bei *Castor* nach distal und basal zeigt.

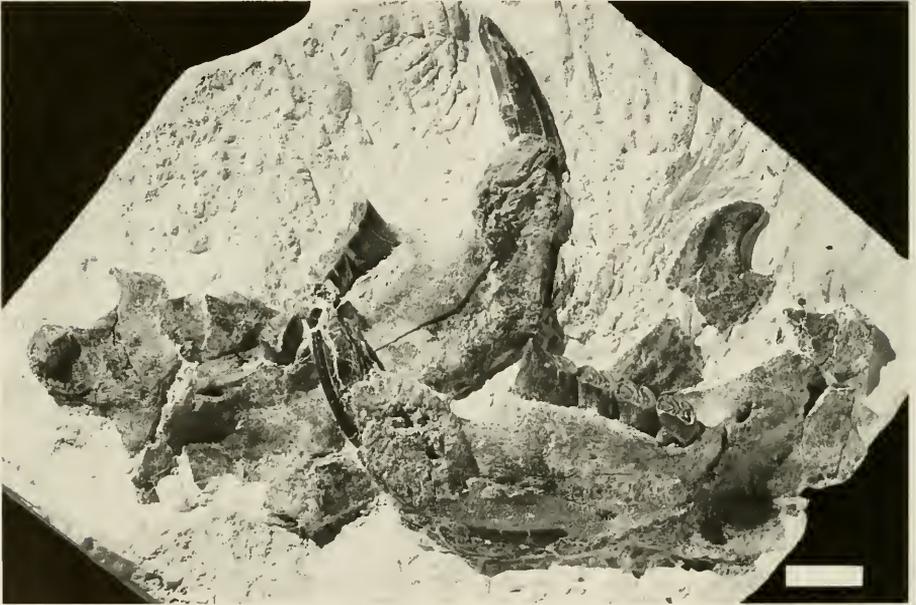
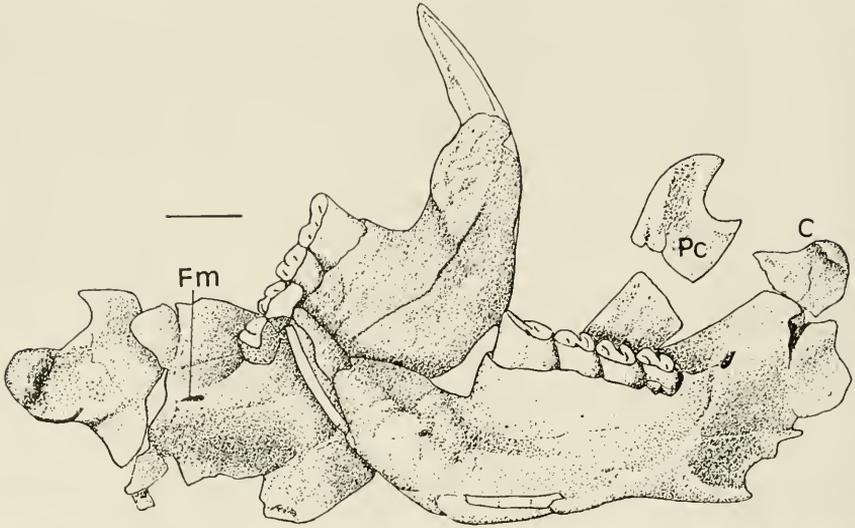


Abb. 1. *Steneofiber eseri*, 2 Unterkiefer, Ansicht von lingual. Auf die Einzeichnung der Details der Kauflächen der Zähne wird hier verzichtet. Balken = 1 cm; SMNS 46250. C – Condylus; Fm – Foramen mandibulare; Pc – Processus coronoideus.

Die Basis des Mandibularknochens ist unterhalb von M3 lingual verbreitert. Der Condylus ist deutlich breiter als lang, und die Gelenkfläche ragt lateral über den Knochen heraus.

Lingual ist das Foramen mandibulare in der Verlängerung der Zahnreihe deutlich zu erkennen. Es läuft etwas spitzer nach distal zu als bei *Castor*.

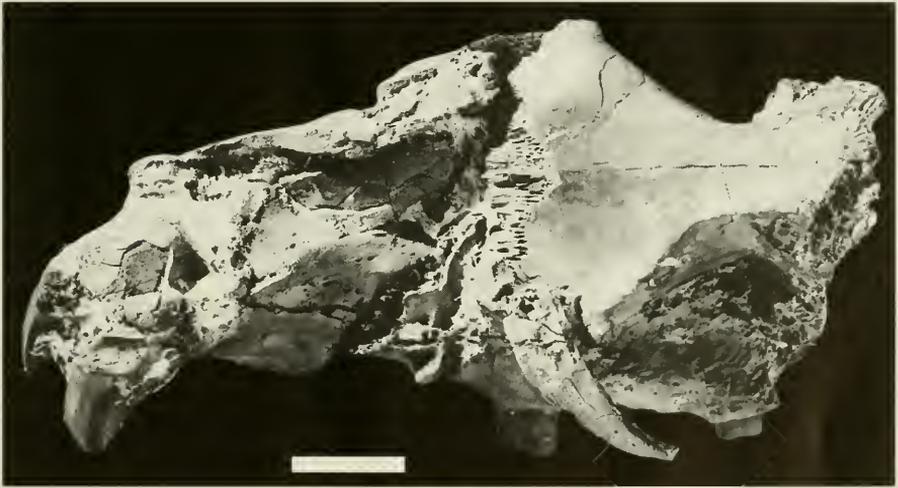
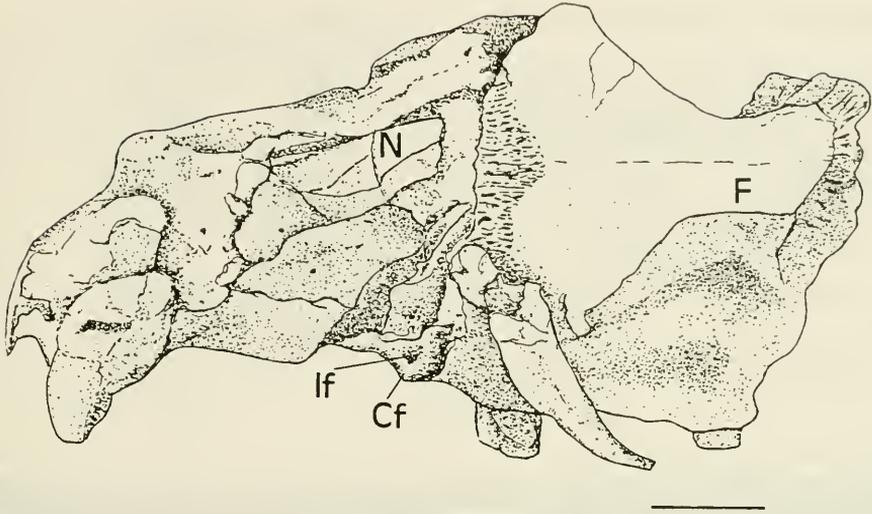


Abb. 2. Schädel von *Steneofiber eseri*, Ansicht von dorsal. Der einzige vollständig erhaltene Knochen ist das Frontale. Balken = 1 cm; SMNS 46248.
Cf – Crista facialis; F – Frontale; If – Infraorbitalforamen; N – Nasale, stark zerbrochen.

Nur an wenigen Exemplaren erkennt man am Mandibularknochen den spitzen Kinnfortsatz unterhalb des vorderen Alveolenrandes von P4 (Taf. 1, Fig. 1). Die Spitze zeigt gerade nach unten, nicht wie bei *Castor* nach unten und distal.

4.2. Schädel

Die vorliegenden Schädel sind stark zerdrückt, so daß nur wenige Knochen vollständig vorliegen (Abb. 2, 3) und entsprechend wenige Merkmale beurteilt werden können.

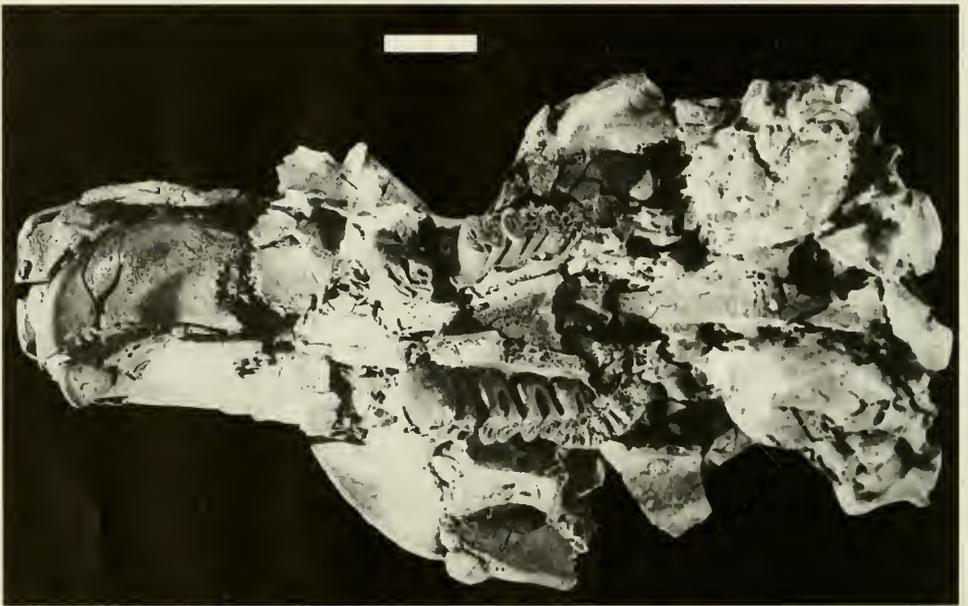
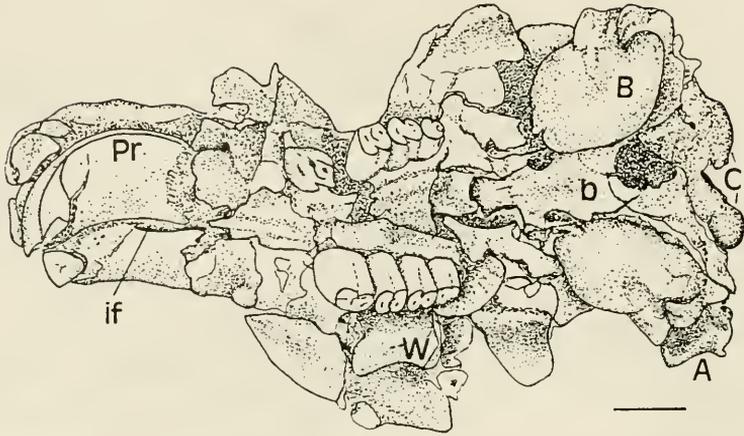


Abb. 3. Schädel von *Steneofiber eseri*, Ansicht von ventral. Die meisten Knochen sind zerbrochen, der ganze Schädel ist flachgedrückt. Balken 1 cm; SMNS 46249. A – aufgelagerter Astragalus; b – Basisphenoid; B – Bulla; C – Hinterhauptscondylen; if – Incisiv Foramen; Pr – Praemaxillare; W – aufgelagerter Wirbelkörper.

Die Schädel von verschiedenen Altersstufen von *Castor* zeigen deutlich, daß es eine Veränderung der Cristae sagittales und nuchales und auch der Frontalia im Laufe der Ontogenie gibt (FRIANT 1937b, FREYE 1959). Eine taxonomische Interpretation der vorliegenden Knochen ist aufgrund des Erhaltungszustands und der ontogenetischen Veränderungen kaum möglich.

Im Vergleich zu *Castor fiber* läßt sich an *St. eseri* von der Westtangente folgendes feststellen:

- das Frontale ist bei *St. eseri* nicht so stark nach distal ausgezogen wie bei *Castor fiber* und nach rostral ist es fast gerade;
- die Nasalia reichen nicht so weit nach distal, und die Frontalia sind daher in der Mitte am proximalen Rand nicht so stark nach distal eingebuchtet, wie bei adulten Exemplaren von *Castor*;
- am Frontale ist kein Ansatz einer Crista zu erkennen, wie sie bei *Castor* auftritt;
- die Einkerbung am Entorbitale ist bei *Steneofiber* schmaler, und der begrenzende Knochen ist hier glatter am Rand als bei *Castor*;
- bei *Castor* sind am Rand der Entorbitaleinkerbung Fortsätze zu beobachten, die bei *Steneofiber* nicht auftreten;
- die Praemaxillaria sind wie bei *Castor*; es gibt bei *Steneofiber* allerdings dorsal vom Incisiv eine Furche, die von distal nach rostral zieht;
- das Infraorbitalforamen liegt wie bei *Castor* hinter einer Knochenleiste (Crista facialis), doch ist diese bei *Steneofiber* sehr klein und nicht so lang in dorsal-ventraler Richtung ausgezogen wie bei *Castor*. Die Crista facialis trennt bei *Castor* das Foramen infraorbitale von dem dort herunterziehenden Teil des Musculus masseter (FREYE 1959). Die distal von der Knochenleiste liegende Grube zieht bei *Castor* schräg nach mesial, ist aber im wesentlichen dorso-ventral ausgerichtet. Bei *Steneofiber* ist die Grube, die nicht so deutlich von der Knochenleiste abgegrenzt wird, stärker nach rostral orientiert und ist mit der Furche ventral vom Incisiv im Praemaxillare verbunden;
- die Hinterhauptscondylen ähneln in der Lage und Richtung denen von *Castor*; sie sind länger und etwas breiter in dorsal-basaler Richtung;
- zwei kleine, runde Foramina sind in den Nasalia vorhanden, wie bei *Castor*.

Die Längen von Bulla, Zahnreihe und Praemaxillare stehen bei *Steneofiber eseri* etwa im Verhältnis von 1:1:1, bei *Castor* im Verhältnis 0,7:1:1 (Tab. 1). Damit hat *Steneofiber* eine in Relation längere Bulla als *Castor*.

Daß die Schnauze bei *Steneofiber* kürzer als bei *Castor* erscheint, liegt an dem relativ längeren Diastema; das Verhältnis der Nasale- und Schnauzenbreite erscheint bei beiden gleich.

Diese Vergleiche sind vage, da sie auf wenigen Messungen basieren, und geben daher nur eine Tendenz an. Nur für *Castor* konnten Individuen verschiedener Altersstadien berücksichtigt werden.

Tab. 1. Einige Maße von zwei verfügbaren Schädeln *Castor fiber* (adult) und *Steneofiber eseri* (Adult) von der Westtangente im Vergleich. Angegeben ist das Verhältnis der gemessenen Größen jeweils zur Zahnreihenlänge.

Schädel	<i>Castor</i>	Verhältnis	<i>St. eseri</i>	Verhältnis
Zr. L.	24,8/27	1	19	1
Bulla L.	16,8/16,8	0,7/0,6	19/18	1
Pm. L.	20/27,5	0,8/1	18/16	0,9
Diastema	33,5/45	1,35/1,6	38/32	2/1,6
Nasale B.	11/11,9	0,4/0,4	9	0,4
Nasale L.	39/46	1,6/1,7	34	1,8
Sch. B.	23,5/30	0,95/1,1	20,5	1,05
If. L.	12,2/12	0,5/0,4	26,6	1,4

Zr. Zahnreihe; L. Länge; B. Breite; Pm. Praemaxillare; If. Incisiv-Foramen; Sch. Schnauze

Bei *Castor* liegt im Basioccipitale eine Eintiefung vor, die nach FILHOL (1879) und FRIANT (1937) bei *Steneofiber eseri* nicht vorkommt. Der Erhaltungszustand des vorliegenden Materials läßt eine Beurteilung dieses Merkmals nicht zu. Es ist allerdings zu bemerken, daß sich dieses Merkmal bei *Castor* stark mit dem jeweiligen Alter ändert: bei juvenilen Tieren ist das Basisoccipitale kaum eingetieft, während es bei adulten Tieren deutlich eingetieft ist.

4.3. Incisiven

Beschreibung. – Incisiven, Fragmente eingeschlossen, sind mit 67 Stücken häufig im Fundmaterial vertreten. Die Incisiven weisen nach rostral ein in Querrichtung leicht konvex gebogenes Schmelzband auf. Die Schmelzoberfläche ist glatt, bzw. ganz leicht gerieft, und das Schmelzband greift nur wenig nach lateral über (Abb. 4a). Ein Unterschied zwischen unteren und oberen Incisiven besteht nur in der Krümmung der Zähne nach rostral.

Der Querschnitt der Incisiven stellt ein fast gleichseitiges Dreieck dar, mit leicht konvexer Schmelzseite außen und zwei geraden (selten leicht konkaven) Dentinseiten lateral. Der innere Winkel ist spitzer als die Winkel an den Seiten des Schmelzbandes. Die Länge der rostralen Frontseite der Incisiven ist etwa so lang oder geringfügig länger als die lateralen Seiten, was sich aus den L/B-Diagrammen ablesen läßt (Abb. 5).

Bei der graphischen Auftragung der Werte für die Incisiven (Abb. 5; Tab. I) lassen sich zwei Punktwolken trennen: eine beinhaltet Zähne mit einer Länge von 4,9 bis 6 mm und einer Breite von 5 bis 7 mm, die andere ist heterogener und beinhaltet kleinere Zähne mit Längen von 2,3 bis 4 mm Länge und 4,3 bis 4,9 mm Breite. Der kleinste Incisiv mit 2,3 x 3,2 mm (SMNS 46261) gehört zu einem Kieferbruchstück eines juvenilen Tieres mit D4 und M1, die *Steneofiber eseri* zugeordnet werden können.

Diskussion. – Die beiden Gruppen in dem L/B-Diagramm (Abb. 5) deuten auf juvenile und adulte Zähne hin (vgl. Kap. 5.1.). Daß es keine Übergänge zwischen beiden Größengruppen gibt, läßt zunächst auch an das Vorhandensein eines Sexualdimorphismus denken. Ein solcher ist jedoch weder für den rezenten *Castor fiber* (MAYHEW 1978) noch für *Steneofiber* aus Montaigu (HUGENEY & ESCUILLE 1996) bekannt und daher auch hier unwahrscheinlich.

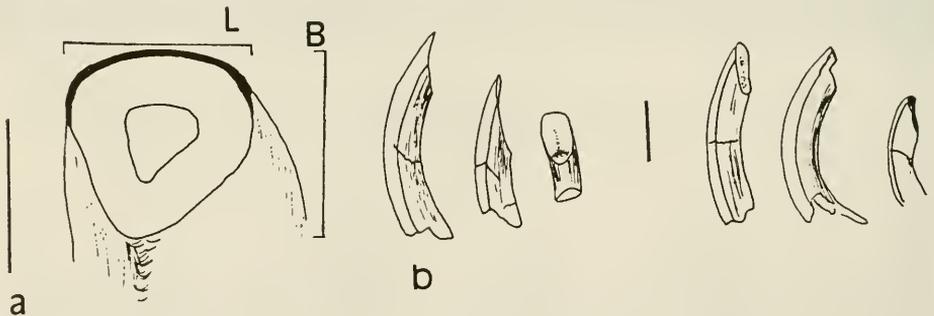


Abb. 4. Incisiven von *Steneofiber eseri* von der Westtangente.
a: Querschnitt durch einen Incisiv inf. Die Meßstrecken für Länge (L) und Breite (B) am Incisiv sind angezeigt. Balken = 5 mm; SMNS 46282.
b: laterale Ansichten verschiedener Incisivenbruchstücke des Unterkiefers. Balken = 1 cm. SMNS 46298; 46299; 46300.

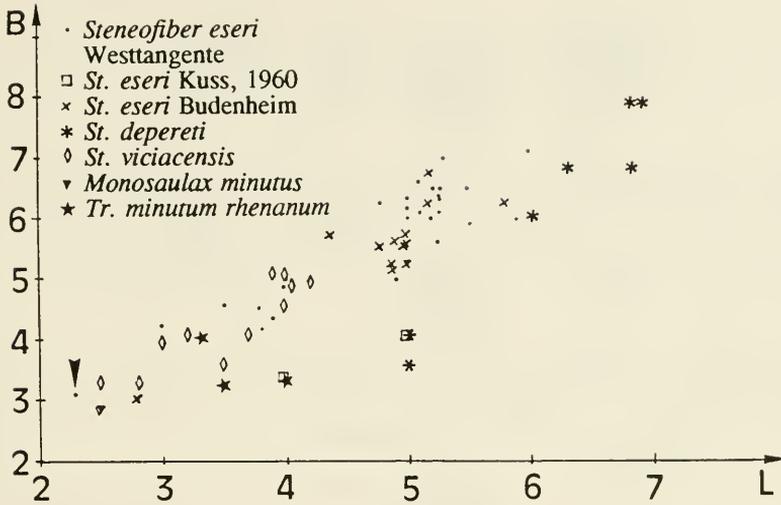


Abb. 5. L/B-Diagramm der Incisiven von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern. Die Meßstrecken sind in Abb. 4 angegeben. Die Werte fallen in zwei Gruppen, doch einer ist abgegrenzt (Pfeil; SMNS 46261), der zu einem Kieferbruchstück eines Jungtieres gehört.

Als Vergleichswerte sind eingezeichnet: *Trogontherium minutum rhenanum* (FRANZEN & STORCH 1975); *Steneofiber depereti* (CRUSAFONT et al. 1948; Messungen im NMB); *Monosaulax minutus* (nach CRUSAFONT et al. 1948); *Steneofiber viciacensis* (Messungen im NMB).

Da die Incisiven der Biber ständig wachsen, ist eine starke Größenzunahme von juvenilen zu adulten Tieren möglich, wie Beobachtungen an rezenten Bibern zeigen. Messungen an oberen Incisiven von *Castor fiber* (SMF) mit zunehmendem Alter ergab folgende sukzessive Zunahme der L/B-Werte: 5 x 5,2; 5,2 x 5,9; 5,9 x 6,5; 7 x 7,9; 7 x 10; 9 x 10; 9,1 x 9,9.

4.4. Unterkieferzähne

P4 inf.

Beschreibung. – Der Praemolar ist subhypsodont – wie die anderen Backenzähne auch – und bildet eine mesiale und eine distale Wurzel aus. Die Grundform des Zahnes ist länglich-oval (unabgekaute Zähne) bis rechteckig (stärker abgekaute Zähne), also länger als breit (Abb. 6). Distal ist der P4 inf. breiter als mesial; dieser Unterschied wird mit zunehmender Usur geringer und verschwindet oftmals, wenn das Mesofossettid geschlossen ist. Dieser Breitenunterschied und die Einschnürungen von lingual und buccal geben dem Zahn seine charakteristische Form, die bei unabgekauften Keimen an eine 8 erinnert.

Der Zahn weist buccal ein Hypostrüid auf, das von der Spitze nach cervical zieht und ca. 2–3 mm oberhalb des Schmelzansatzes endet (Abb. 6, 8, 9). Auf der Kaufläche bildet das Hypostrüid das nach außen offene Hypoflexid. Dieses zieht auf der Kaufläche mit ca. 45° nach distal und wird mit zunehmendem Abkautungsgrad enger und geht weiter in die Kaufläche hinein. Wenn der Zahn sehr weit abgekauft ist und buccal kein Hypostrüid mehr zu erkennen ist, bleibt auf der Kaufläche eine in sich

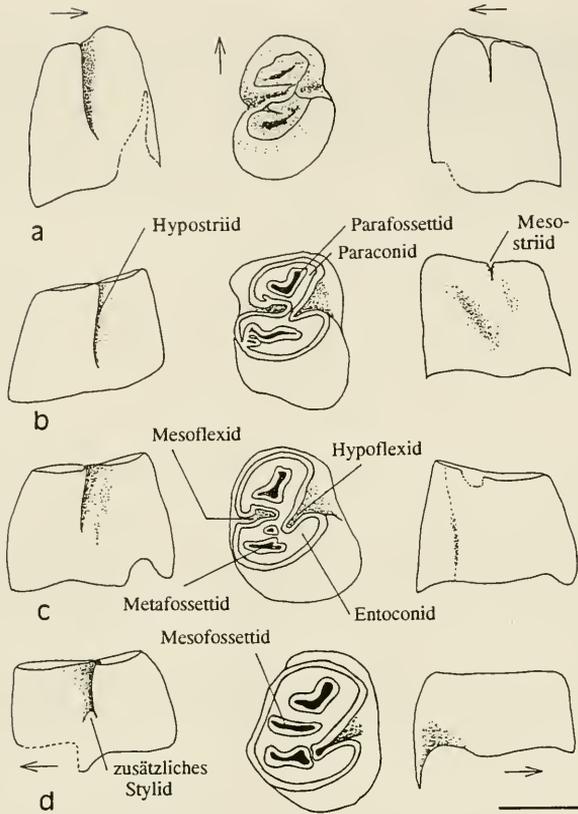


Abb. 6. *Steneofiber eseri*, P4 inf.; buccale, occlusale und linguale Ansicht verschieden weit abgekauter Zähne und Darstellung der morphologischen Begriffe nach STIRTON (1935). Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: unabgekauter P dext., SMNS 46264; b: P dext., SMNS 46296-d; c: P dext., SMNS 46296-b; d: P sin., Kaufläche invers gezeichnet, SMNS 46297-c.

geschlossene Schmelzinsel, das Hypofossettid, zurück. Es behält seine leicht schräge Lage in der Kaufläche bei.

Das Hypoflexid kann unterschiedlich ausgeformt sein: die Krümmung des mesialen Teils ist entweder leicht konvex oder leicht konkav, und an einigen Exemplaren fällt eine Einkerbung in der Nähe der Spitze des Protoconids auf (Abb. 7c, d), die nach cervical bis an die Basis des Hypostriids zieht. Bei einem Zahn existiert an der Basis des Hypostriids ein kleines, zusätzliches Styliid (Abb. 6d).

Auf der lingualen Seite des P4 inf. ist im obersten Kronenbereich ein Meso-striid zu erkennen, das sich auf die Kaufläche in das Mesoflexid öffnet. Die Länge des Meso-striids beträgt etwa 2,2 mm, was maximal bis zu einem Viertel der schmelztragenden Kronenhöhe entspricht. Das Mesoflexid liegt etwa in der Hälfte der Kauflächenlänge und zieht gerade bis ganz leicht nach mesial gebogen (konkav) in die Kaufläche. Es endet etwas mesial vor dem Ende des Hypoflexids, so daß die Spitzen von Meso- und Hypoflexid etwa in der Mitte der Kauflächenbreite (in mesio-distaler Richtung) übereinander liegen. In wenig abgekauten Zähnen liegen sich die Spitzen von Meso- und Hypoflexid etwa gegenüber und verschieben sich mehr und

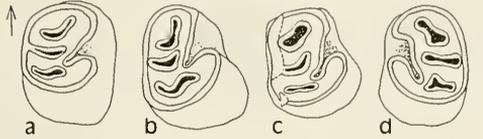


Abb. 7. Die Kauflächen von weiter abgekauten P4 inf. von *Stenofiber eseki*, die die Variabilität der Fossettiden und Ausprägung des Hypoflexids zeigen. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.
a: P dext., SMNS 46296-c; b: P dext., SMNS 46296-a; c: P dext., SMNS 46296-j; d: P sin., SMNS 46297-d.

mehr in der beschriebenen Weise gegeneinander, je weiter die Usur des Zahnes voranschreitet. Schon bei geringem Abkautungsgrad schließt sich das Mesoflexid, bleibt aber als gerade bis leicht gebogene Schmelzinsel, Mesofossettid, bis zur Zahnbasis erhalten.

An der Basis des Mesostrüids befindet sich bei einigen Zähnen ein zusätzliches kleines Styloid (Abb. 8).

Neben diesen zunächst nach außen geöffneten Fossettiden sind zwei weitere zu beobachten: eine mesial und eine distal von Hypo- und Mesoflexid.

Das im mesialen Bereich liegende Parafofossettid ist länglich, haken- bis nierenförmig und variabel in der Länge. Es liegt im mesialen Zahnbereich zentral, also etwa mit gleichem Abstand zum lingualen und buccalen Schmelzrand.

Das im distalen Bereich liegende Metafofossettid ist länglich bis leicht gewellt und wird mit zunehmender Usur kleiner und länglich-oval. Selten ist es hakenförmig. In wenig abgekauten Zähnen kann das Metafofossettid eine schwache Öffnung nach lingual zeigen (Abb. 8b).

Im abgekauten Zustand ist die Anordnung der Fossettiden beim Fundmaterial recht einheitlich. Bei wenig abgekauten Zähnen oder Zahnkeimen dagegen kann man verschiedene Morphotypen unterscheiden. Als Grundmorph werden die Zähne zusammengefaßt, bei denen die Fossettiden wie beschrieben vorliegen und es keine Verbindungen zwischen diesen gibt (Abb. 6, 7). Beim Zahnkeim des Grundmorphs nehmen Para- und Metafofossettid den jeweils gesamten mesialen bzw. distalen Zahnbereich ein (Abb. 6a).

Als Morph A werden Zähne bezeichnet, deren Parafofossettid sich nach mesial öffnet (Abb. 8). Trotz dieser Öffnung ist außen keine Kerbe zu erkennen, und die Öffnung liegt nicht lingual, wie bei *Castor*, so daß nicht von einem Parastrüid gesprochen werden kann. Diese Zähne haben ein zusätzliches Styloid an der Basis des Mesostrüids. Einen Sonderfall des Morphs A stellt ein Zahn (Abb. 8b) dar, der zusätzlich eine Verbindung zwischen Para- und Mesofossettid aufweist (SMNS 46296-h). Dieser Zahn vermittelt damit zwischen Morph A und Morph B, denn Morph B zeichnet sich durch eine Verbindung zwischen Meso- und Parafofossettid aus (Abb. 9). Ein Zahn (SMNS 46296-e, Abb. 9c) kann ein abkaubedingtes Zwischenstadium zwischen Morph B und Grundmorph darstellen. Daneben treten einige Zähne auf, die eine Verbindung zwischen Hypo- und Mesoflexid zeigen und als Morph C bezeichnet werden (Abb. 9d). An diesen Zähnen ist es nicht so deutlich, daß sie nach mesial stärker konvex gebogen sind als nach distal, so daß die 8-Form nicht deutlich wird.

Zusätzliche Fossettiden treten bei unteren Praemolaren selten auf.

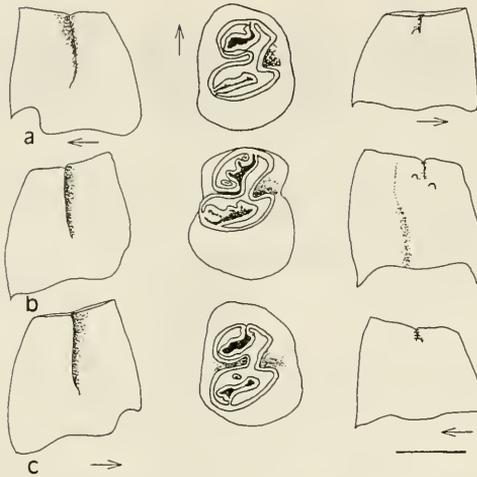


Abb. 8. P4 inf. von *Steneofiber eseri*, die als Morph A bezeichnet werden, weil das Parafossettid eine Öffnung nach mesial zeigt. Buccale, occlusale und linguale Ansicht; Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: P sin., Kaufläche invers gezeichnet, SMNS 46297-a; b: P dext., SMNS 46296-h; c: P dext., SMNS 46296-i.

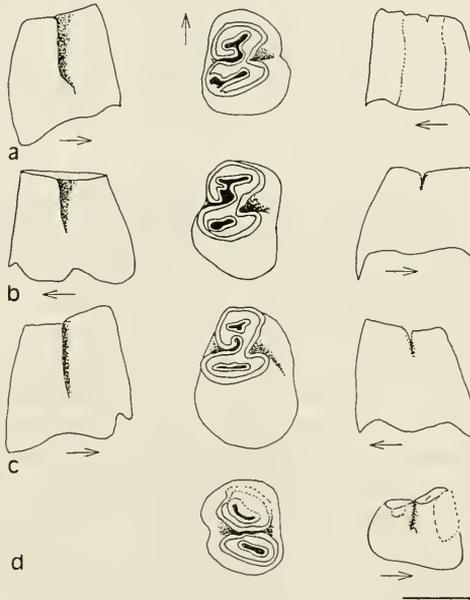


Abb. 9. P4 inf. von *Steneofiber eseri*. – a–c: Als Morph B bezeichnet, weil eine Verbindung zwischen Para- und Mesofossettid besteht. d: Als Morph C bezeichnet, weil eine Verbindung zwischen Hypoflexid und Mesoflexid besteht. Buccale, occlusale und linguale Ansicht. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: P dext., SMNS 46296-f; b: P sin., Kaufläche invers gezeichnet, SMNS 46297-b; c: P dext., SMNS 46297-e; d: P sin., SMNS 46280.

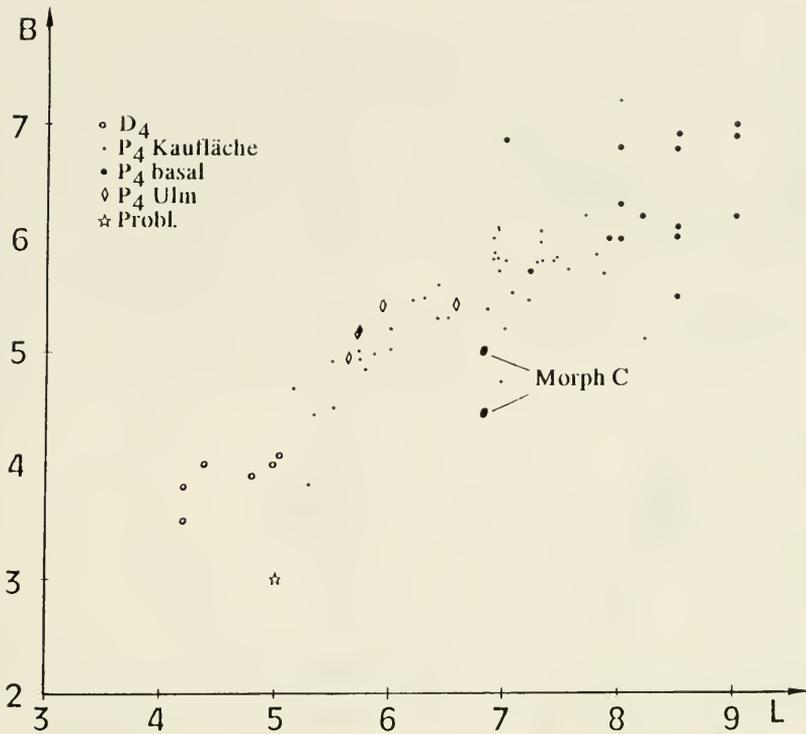


Abb. 10. L/B-Diagramm von D4 und P4 inf. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Probl. – Problematischer Zahn SMNS 46259.

Metrische Beschreibung. – Die L/B-Werte der P4 inf. streuen stark entlang der Längenwerte (Abb. 10). Bei Betrachtung der gesamten heterogenen Punktwolke fällt es schwer, eine Gruppe von Werten abzugrenzen, vor allem wenn man die Veränderung der L/B-Werte mit fortschreitender Usur berücksichtigt (Abb. 11a): alle Zähne werden länger und breiter.

Die verschiedenen Morphotypen sind nicht durch die Größe abgrenzbar. Nur die Werte der Zähne mit einer Verbindung zwischen Meso- und Hypofossettid liegen eng beieinander am unteren Rand der Punktwolke (Abb. 10).

Ein Zahn weicht jedoch aufgrund der geringen Größe von der Hauptgruppe ab, da er noch kleiner ist als die Milchzähne (vgl. Abb. 15; SMNS 46259) und auch morphologische Besonderheiten aufweist (4.7). Er kann daher nicht *Steneofiber eseri* zugeordnet werden.

Vergleichsmaterial. – Die *Steneofiber eseri* zugeordneten P4 inf. aus der Umgebung von Ulm aus dem SMNS entsprechen der gegebenen morphologischen Beschreibung, und die L/B-Werte fallen in die Punktwolke hinein (Abb. 10).

Diskussion. – Bei der Betrachtung der P4 inf. fällt die große Streuung der metrischen Werte auf. Da sich Zähne mit auffälligen Merkmalen, wie zusätzliches Styloid, Einkerbung am Hypostriid, zusätzlichen Fossettiden oder Verbindung zwischen Fossettiden, metrisch nicht deutlich von der Grundgesamtheit abgrenzen lassen, muß von einer großen metrischen Variabilität ausgegangen werden. Abzutrennen ist

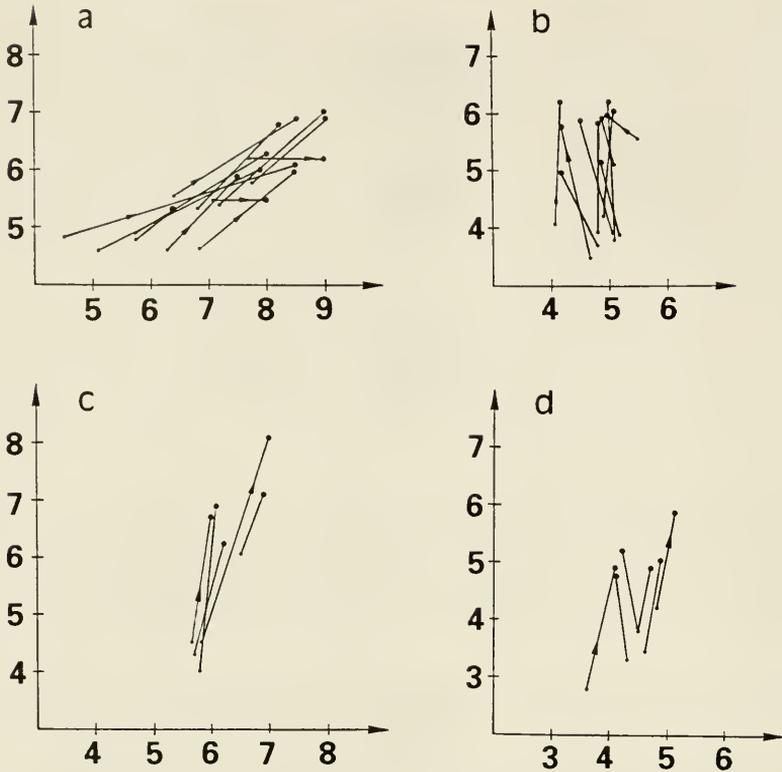


Abb. 11. Veränderung der L/B-Werte bei einigen Zähnen von *Steneofiber eseri* der Westtangenten mit zunehmender Usur.
a: P4 inf.; b: M inf.; c: P4 sup.; d: M1/2 sup.

nur der Zahn, der kleiner als die übrigen D4 inf. ist (SMNS 46259; vgl. 4.7). Die Zähne des Morphes C liegen eng zusammen am unteren Rand der Punktwolke.

Die Veränderung der L/B-Werte von der Kaufläche zur Basis haben bisher nur CRUSAFONT et al. (1948) für *St. depereti* deutlich aufgetragen, und diese Kurve und die hier dargestellte entsprechen sich im Verlauf.

Diese abkaubedingte Größenveränderung und die große Streuung der L/B-Werte zeigen die Problematik einer Art-Aufteilung von *Steneofiber* anhand der Größenwerte. Auch ein Vergleich mit Literaturwerten wird problematisch, wenn nur wenige Maße ungleich stark abgekauter Zähne angegeben sind.

Die genannten Morphotypen der P4 inf. sind nur an wenig abgekauten Zähnen zu erkennen. Es kann angenommen werden, daß bei allen Formen durch Usur das Erscheinungsbild des Grundmorphs entsteht. Die Variabilität ist im oberen Kronenbereich am stärksten. Dies könnte darauf hindeuten, daß evolutive Veränderungen an der Kronenspitze beginnen und nur an nicht bis wenig abgekauten Zähnen überprüft werden können.

Variationen in der Ausprägung der Fossettiden auf der Kaufläche sind auch bei *Castor fiber* vorhanden. In einigen Unterkiefermolaren treten Verbindungen zwischen Para- und Mesofossettiden auf (SMF 11060), und auch MAYHEW (1979) zeigt die Variation des Fossettiden-Musters bei *Castor*.

D4 inf.

Beschreibung und Diskussion. – Es liegen 6 untere Milchzähne vor, wovon zwei zu einem Individuum gehören. Sie zeichnen sich durch die niedrige Kronenhöhe und die gespreizte Stellung der Wurzeln aus und sind kleiner als die P4 inf. (Abb. 10, 12). In der Grundform und in der Verteilung der Fossettiden entsprechen sie den P4 inf., doch einige D4 inf. sind auch unterhalb des Hypostriids eingekerbt. Die zwei Zähne desselben Individuums zeigen eine Verbindung zwischen Meso- und Parafosettide, und zwei isolierte Zähne weisen eine Verbindung zwischen Parafosettide und Hypoflexid auf.

Das Mesofossettide ist bei wenig abgekauten D4 inf. breiter als bei den adulten Zähnen. Auch der von ZIEGLER & WERNER (1994) aus Lautern 2 abgebildete D4 inf. von *Steneofiber eseri* zeigt ein breites Mesofossettide.

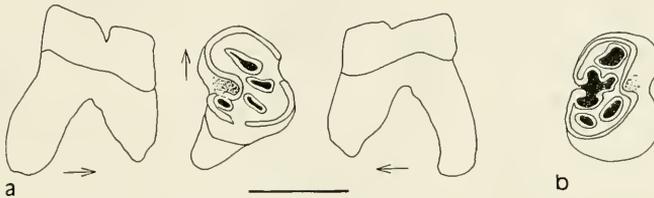


Abb. 12. D4 inf. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente.
a: buccale, occlusale und linguale Ansicht von D4 (SMNS 46291). Dieser Zahn ist stark abgekaut, und die Wurzeln sind weit gespreizt. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.
b: Kaufläche von SMNS 46261, der mittelmäßig abgekaut ist.

M1/M2 inf.

Beschreibung. – Isolierte untere M1 und M2 sind morphologisch nicht zu unterscheiden. Die metrische Analyse von den durch die Kieferstellung bestimmten 23 M1 inf. und 18 M2 inf. zeigt, daß diese auch anhand der Größe nicht getrennt werden können (Abb. 13a, Tab. II).

Morphologisch sind die unteren Molaren durch die Wurzelstellung von den oberen zu unterscheiden. Alle Molaren weisen drei Wurzeln auf, eine breite, lange und zwei kurze, dünne. Bei M inf. ist die breite Wurzel parallel zum Hypofossettide am distalen Rand des Zahnes angeordnet, während sie bei M sup. entweder unter der Hypofossette liegt oder schräg dazu, aber niemals parallel (vgl. Kuss 1960). Außerdem ist bei den M sup. die Mesofossette immer deutlich gebogen, während das Mesofossettide bei M inf. gerade bis ganz leicht gebogen ist.

Die unteren Molaren sind in mäßig abgekautem Zustand fast quadratisch und etwas länger als breit; in stark abgekautem Zustand sind sie deutlich breiter als lang. Die Veränderung der Form von der Spitze nach basal verläuft von elliptisch über quadratisch zu rechteckig in der Breite.

Das Hypoflexid zieht lingual-distal in die Kaufläche und endet etwas distal von der Hälfte der Kauflächenlänge. Das Hypoflexid wird mit zunehmender Usur enger, aber verändert seine Lage und Form nicht. Als geschlossenes, leicht gebogenes Hypofossettide bleibt es bis zur Zahnbasis erhalten.

Das Mesoflexid ist zunächst nach lingual geöffnet und zieht gerade oder ganz leicht gebogen (nach mesial) in der Hälfte der Kauflächenlänge in diese hinein. Auch

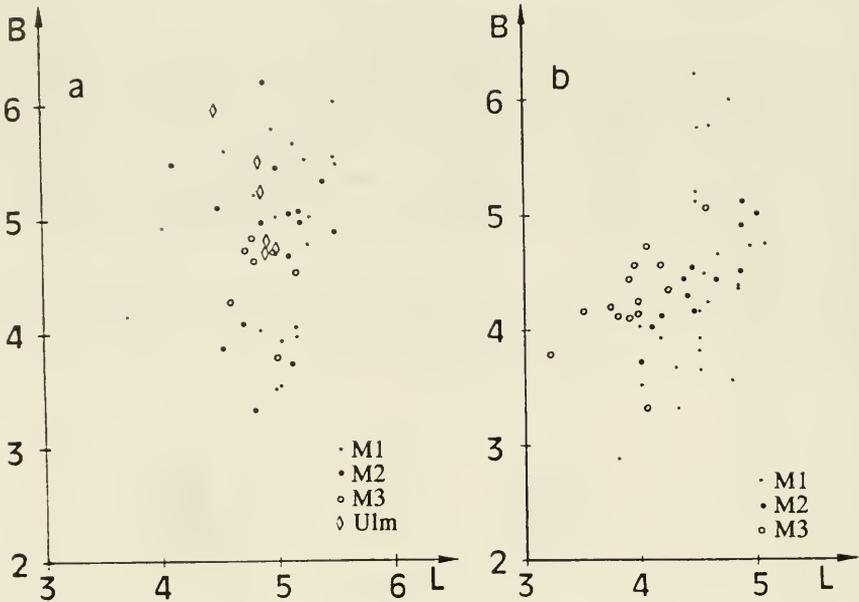


Abb. 13. a: L/B-Diagramm von M1, M2 und M3 inf. von *Steneofiber eseri* der Westtangente und Vergleichswerte von *St. eseri* von Ulm, SMNS.

b: L/B-Diagramm der M sup. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Die M3 sind geringfügig kleiner als die M1/2. M1 und M2 sind anhand der Größe nicht zu trennen.

diese Schmelzinsel verengt sich mit zunehmendem Abkautungsgrad und schließt sich. Das Mesostrüid ist wie bei P4 inf. kurz und nimmt höchstens ca. ein Viertel der Kronenhöhe ein.

An der Basis des Metastrüids treten bei einigen Molaren zusätzliche Stylide auf (Abb. 14a, b, e); diese sind nicht notwendigerweise einheitlich in einer Dentition vertreten.

Para- und Metafossettoid sind länglich und z. T. nach mesial gebogen.

In nicht bis wenig abgekauten Molaren sind Para- und Metafossettoid nach buccal hin nicht deutlich geschlossen (Abb. 14 a-d), doch lassen sich keine Parastrüide finden. Es gibt jedoch Zähne, die ein kurzes Metastrüid zeigen (Abb 14c).

Ein zweites mesiales Fossettoid ist in wenig abgekauten Molaren zu erkennen, solange das Mesoflexid noch nicht geschlossen ist. Bei allen Molaren, deren Mesoflexid geschlossen ist, sind nur Para- und Metafossettoid vorhanden. Zusätzliche Fossettoiden im distalen Bereich sind selten.

Vergleichsmaterial. – Alle Molaren von *St. eseri* aus der Umgebung von Ulm aus dem SMNS entsprechen der gegebenen morphologischen Beschreibung und passen metrisch zu denen von der Westtangente (Abb. 13a).

Diskussion. – Die Punktwolke des L/B-Diagramms dehnt sich stärker entlang der Breite als entlang der Länge, was u. a. mit der beschriebenen Veränderung der Zähne mit zunehmender Usur zusammenhängt (Abb. 11b).

Anhand der L/B-Werte deutet sich eine mögliche Einteilung der Molaren in zwei Gruppen an (Abb. 13a). Ein Geschlechtsdimorphismus zur Erklärung des Phänomens ist, wie in Kap. 4.3. ausgeführt, nicht wahrscheinlich. Dabei wäre zu erwarten,

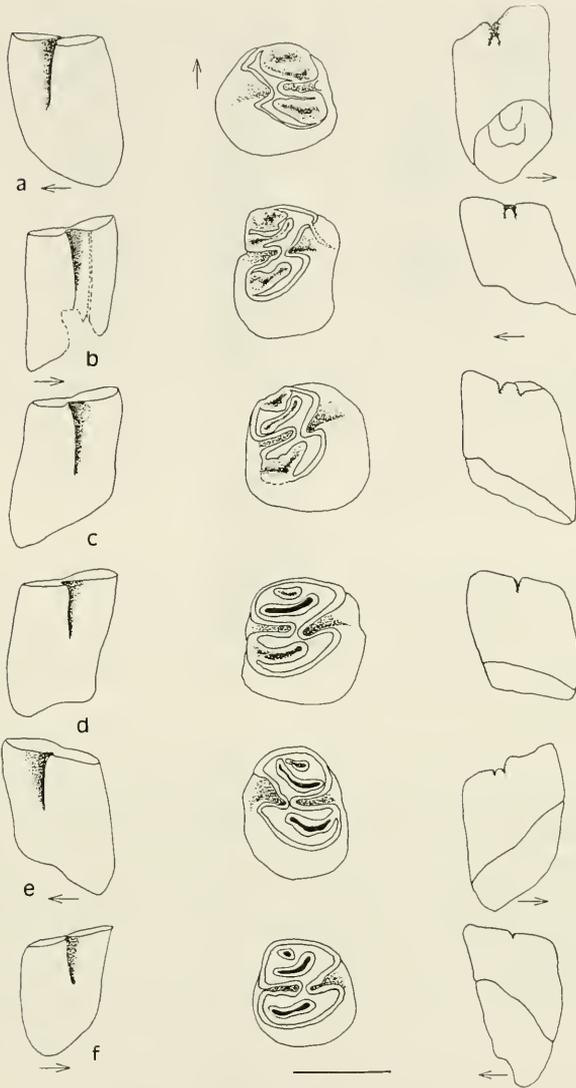


Abb. 14. Verschiedene Abkaustadien der M1 inf. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Buccale, occlusale und linguale Ansichten; Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm. a: M sin., SMNS 46340-e; b: M dext., SMNS 46340-a; c: M dext., SMNS 46340-d; d: M dext., SMNS 46340-m; e: M sin., SMNS 46341-e; f: M dext., SMNS 46341-a.

daß sich eine Größentrennung auch in anderen Zahnpositionen gleichermaßen deutlich zeigt. Die Größentrennung deutet vielmehr auf juvenile und adulte Tiere hin, denn in die Gruppe kleiner Molaren fallen die Jungtiere. Außerdem dominieren in dieser Gruppe nicht bis mittel abgekaute Zähne, während bei den großen Molaren stark und mittel abgekaute Zähne dominieren. Eine befriedigende Erklärung für die Größentrennung der M inf. steht aus, da gerade bei diesen kaum abgekaute Zähne häufig vertreten sind (vgl. Tab. 3), und somit im L/B-Diagramm eigentlich ein kontinuierliches Größenspektrum zu erwarten wäre.

Die verschiedenen Abkaustadien der untersuchten M inf. zeigen, daß sie zunächst neben Meso- und Hypoflexid 3 Fossettiden haben. Wenn die Zähne so weit abgekaut sind, daß das Mesofossettid geschlossen ist, verschwindet das mesial vom Parafossettid gelegene Fossettid. Dies zeigt, wie schwierig es ist, verschieden weit abgekaute Zähne zu vergleichen. Ähnliches gilt für das Auftreten kurzer Metastrüide an einigen Molaren. Man müßte diese von den anderen, die kein Metastrüid zeigen, trennen. Eine solche Trennung wäre allerdings nur für wenige unabgekaute Zähne möglich, denn die meisten vorliegenden Molaren sind zu weit abgekaut, um das Vorhandensein eines Metastrüids zu überprüfen. An den weit abgekauften Zähnen bietet die Verteilung der Fossettiden keine Unterscheidungskriterien mehr. Da sich die Molaren mit erkennbarem Metastrüid metrisch nicht von den anderen unterscheiden, werden sie nicht abgetrennt. In einem Unterkieferfragment (SMNS 46257) ist zu erkennen, daß der M2 inf. ein Metastrüid zeigt, nicht aber M1 inf. Bei wohl zusammengehörenden Zähnen (SMNS 46255) ist es ebenso. Das läßt darauf schließen, daß dieses Merkmal innerhalb der Dentition nicht einheitlich ausgeprägt sein muß.

M3 inf.

Beschreibung und Diskussion. – Die M3 inf. sind zwar etwas schmaler als die anderen beiden Molaren, aber die Auftragung im L/B-Diagramm (Abb. 13) zeigt, daß ihre Unterscheidung anhand der Größe kaum möglich ist, auch wenn sie mit fortschreitender Usur nicht so breit werden wie M1/2 inf. Morphologisch lassen sich sonst keine Unterschiede beschreiben.

Zur Unterkieferzahnreihe

Im Unterkiefer ist der Praemolar deutlich länger als die Molaren (Abb. 15). Der Unterschied in der Formveränderung mit zunehmender Usur zwischen P4 inf. (wird länger und etwas breiter) und den Molaren (werden vor allem breiter) bedingt eine große Streuung in dem Längenverhältnis von P4 inf. zu M1, M2 oder M3 inf. Solche Verhältnisse zwischen verschieden weit abgekauften Zähnen und verschiedenen Arten zu vergleichen ist daher problematisch.

Bei der Beschreibung der P4 inf. wurde schon auf einen Morphotyp hingewiesen (Morph C), der eine Verbindung zwischen Meso- und Hypoflexid aufweist (Abb. 9d, 15). Bei zwei Molaren tritt dasselbe Phänomen auf. Ein Unterkieferfragment (Abb. 15b) zeigt, daß dieses Merkmal an einem Zahn auftreten kann und an anderen nicht, es ist also nicht einheitlich in der Dentition verteilt.

CRUSAFONT et al. (1948) bilden einen Unterkiefer als *Castor vidali* n. sp. ab, der im P4 inf. eine Verbindung zwischen Hypo- und Mesoflexid zeigt, in den Molaren jedoch nicht. Die L/B-Werte dieses Unterkiefers liegen deutlich über denen für die von der Westtangente (Tab. 2), deshalb ist eine Zuordnung des vorliegenden Materials zu *Castor vidali* nicht möglich. Beim spanischen Material ist (nach der Abbildung von CRUSAFONT et al. 1948) auch das Parafossettid des P4 inf. lateral offen, was beim vorliegenden Material nicht der Fall ist.

ALDANA CARRASCO (1992) stellt anhand von Material aus Torrents de Febulinas (MN 10) eine neue BiberGattung *Schreuderia* auf. Neben der Größe soll diese durch eine Verbindung zwischen Meso- und Hypostrüid in den M1/2 inf. charakterisiert sein. Für M3 sup. wird eine Verbindung zwischen Para- und Hypostrüid gezeigt (Taf. 1, fig. 5). Größenmäßig passen die Zähne nach den angegebenen Werten zu *Palaeo-*

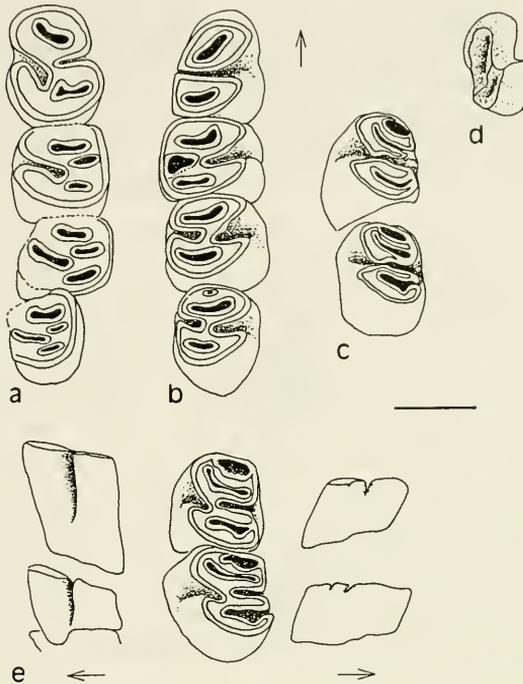


Abb. 15. Verschiedene Mandibularzähne von der Westtangent. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.

- a: Usierte Mandibularzahnreihe sin. von *Stenofiber eseri*, SMNS 46254.
 b: Usierte Mandibularzahnreihe dext. von *Stenofiber eseri* mit P4, der dem Morph C entspricht. Dieser Unterkiefer zeigt, daß eine Verbindung von Hypo- und Mesofossettid nicht einheitlich an allen Zähnen der Dentition auftreten muß. SMNS 46256.
 c: M1, M2 inf. sin. von *Stenofiber eseri*, die eine Verbindung zwischen Hypo- und Mesostriid zeigen, wie es Morph C entspricht. SMNS 46279.
 d: Castoridae indet., P4 inf. dext. Dieser Zahn ist deutlich kleiner als die D4 inf. von *Stenofiber eseri* und weicht auch morphologisch von *St. eseri* ab. SMNS 46259.
 e: *Stenofiber eseri*, M1, M2 inf. sin. eines juvenilen Tieres. Die Molaren sind eher rechteckig als quadratisch, und der Kiefer ist sehr zart und klein (vgl. Taf. 1 Fig. 2), SMNS 46257.

mys depereti, doch gehen Hypostria/iid „hasta la base del molar o muy cerca de ella“ (ALDANA CARRASCO 1992: 102).

Tab. 2. L/B-Werte von *Castor vidali* CRUSAFONT et al. (1948) und einigen anderen Zähnen mit einer Verbindung zwischen Meso- und Hypofossettid.

	Coll. GUERIN <i>Castor vidali</i> Nr. 58	SMNS <i>St. eseri</i> (46256)	SMNS <i>St. eseri</i> (46279)	BSP <i>P. jaegeri</i> (1956 I 532)
P4	11,61–12,08x9,20–9,28	6,81x4,44	Kcim	11,1x ca. 8
M1	7,00–7,42x7,99–8,22	4,83x5,20	5,14x3,82	
M2	7,82–7,37x7,99–7,76	4,89x4,93	4,74x3,54	
M3	8,20x6,62	4,99x4,66		
Zr. L.		31,5	24	

Zr. L. Zahnreihenlänge; alle Angaben in mm.

Das Auftreten einer Verbindung zwischen Hypo- und Mesofossettid bei P4 inf. oder bei unteren Molaren im Material der Westtangente deutet darauf hin, daß es sich hierbei um eine seltene und nicht einheitlich in der Dentition auftretende Variante handelt. Diese tritt auch bei Molaren von *Castor fiber* auf (SMF 38387), und kann ebenso an P4 inf. von *Palaeomys castoroides* beobachtet werden (BSP 1956 I 532). Eine systematische Bedeutung kann diesem Merkmal daher wohl kaum zukommen.

Jungtier. – Ein Unterkieferfragment (Abb. 15, Taf. 1, Fig. 2; SMNS 46257) weicht durch die Kombination seiner Merkmale von den anderen Funden ab. Der Mandibelast ist im Vergleich zu den anderen dünn und zierlich. Beide Molaren (M1 inf. mit 5,23 x 3,96 mm und M2 inf. mit 5,23 x 3,96 mm) sind rechteckig. Das distale Metaflexid ist bei M2 nach buccal geöffnet, und außen läßt sich ein kurzes Metastridium beobachten. Beim M1 inf. hat sich das Metafossettid gerade vom äußeren Rand abgeschnürt, das begrenzende Schmelzband steht aber noch mit dem äußeren in Verbindung. Para- und Metafossettid sind lang. An der Basis des Metastridiums befindet sich beim M1 inf. ein zusätzliches Styloid. Metrisch passen diese Molaren zu den anderen M inf. der Gruppe kleinerer Zähne, und der Incisiv paßt metrisch auch zu denen anderer Jungtiere, so daß man davon ausgehen kann, daß es sich um ein Jungtier handelt. Auch der in Relation zu den anderen Funden zierliche Mandibelast läßt auf ein Jungtier schließen, denn HUGUENEY & ESCUIELLE (1995) zeigen, daß der Mandibelast vom juvenilen *Steneofiber* deutlich kleiner ist als der von Adulttieren.

Es liegt noch ein zweiter Mandibelast vor, der einem Jungtier zuzuordnen ist (SMNS 46245).

4.5. Oberkieferzähne

P4 sup.

Beschreibung. – Unabgekaute Zähne sind leicht oval und werden mit fortschreitender Usur erst quadratisch und dann rechteckig, breiter als lang. Der mesiale Rand des oberen Praemolaren ist leicht konvex gebogen, aber nicht so stark wie bei den P4 inf.

Der Hypocon endet, besonders bei wenig abgekauften Zähnen, gegenüber dem P4 inf. relativ spitz nach disto-lingual zeigend. Die linguale Hypostria zieht von der Spitze über mehr als die Hälfte der Kronenhöhe wurzelwärts. Der Hypoflexus schneidet mit spitzem Winkel auf der Kaufläche ein und läuft nach mesio-buccal, aber reicht höchstens bis zur Hälfte der Kauflächenbreite. Er ist nur bei kaum abgekauften Zähnen weit geöffnet, wird mit zunehmender Usur schnell schmaler und krümmt sich nach mesial.

Etwa in der Hälfte der Kauflächenlänge zieht von buccal der Mesoflexus konvex nach mesial gebogen auf der Kaufläche nach disto-lingual, so daß im mittleren Zahnbereich Meso- und Hypoflexus in mesio-buccal – disto-lingualer Richtung, also diagonal im Zahn, nebeneinander liegen. Bei stark abgekauften Zähnen ist die Mesofossette weniger gekrümmt (Abb. 16), und die räumliche Nähe zwischen Meso- und Hypofossette verliert sich.

Im Gegensatz zu den unteren Praemolaren konnten bei P4 sup. an der Basis der Metastridien keine zusätzlichen Styli beobachtet werden. Die ca. 1,5 – 2 mm lange Mesostria zieht über höchstens ein Viertel der Kronenhöhe nach basal.

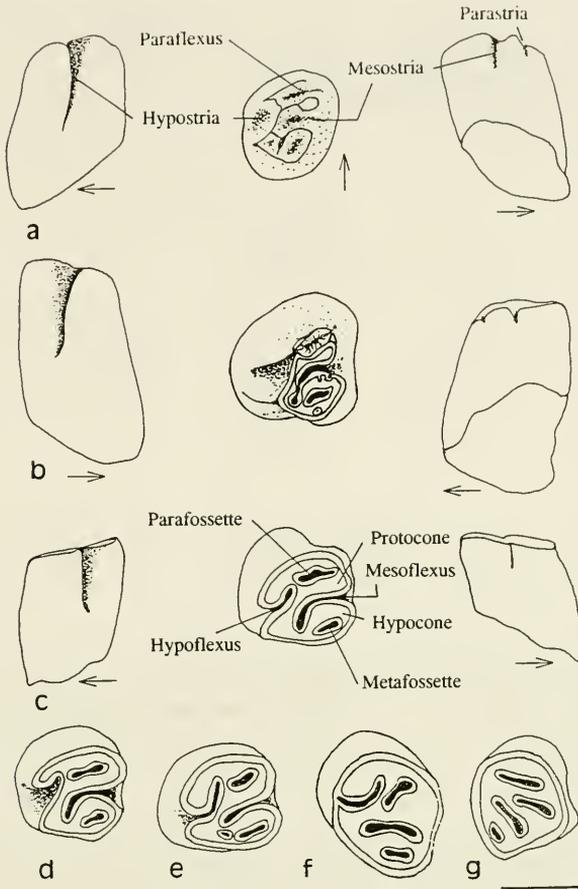


Abb. 16. P4 sup. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente und Darstellung der morphologischen Begriffe nach STIRTON (1935).

a-c: linguale, occlusale und buccale Ansichten, d-g: Kauflächen verschieden weit abgenutzter Zähne. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.

a: P sin., SMNS 46310-f; b: P dext., Kaufläche invers gezeichnet, SMNS 46310-d; c: P sin., SMNS 46310-g; d: P sin., SMNS 46270; e: P sin., SMNS 46287; f: P dext., invers, SMNS 46289; g: P sin?, stark usiert, SMNS 46290.

Die Parafossette ist länglich bis leicht oval und schließt sich in mesio-buccaler Richtung an den Hypoflexus an. Bei Zahnkeimen und wenig abgekauten Zähnen liegt die Parafossette in direkter Verlängerung an der Spitze des Hypoflexus, aber mit zunehmendem Abkautungsgrad verändert sich ihre Lage zueinander. Die Spitze des Hypoflexus zieht weiter nach mesial, und durch die zunehmende Krümmung des Hypoflexus und die stärkere mesio-distale Ausrichtung der Parafossette kommen die beiden dichter nebeneinander zu liegen. In anderen Fällen bleibt die Parafossette mesial und leicht lingual von der Hypofossette. An 2 unabgenutzten Zahnkeimen (Abb. 16a, b) sind buccal kurze Parastriae zu beobachten.

Die Metafossette ist länglich oval und verändert sich durch die verschiedenen Usurstadien kaum. Sie liegt am distalen Rand und deutlich näher am lingualen als am buccalen Rand.

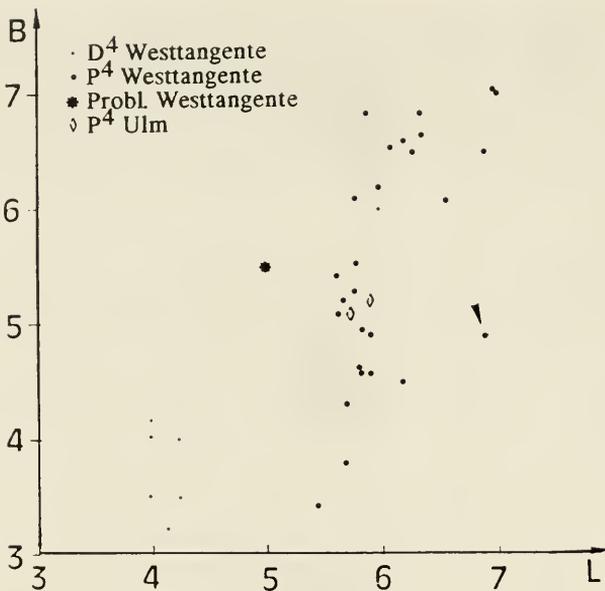


Abb. 17. L/B-Diagramm der D4 und P4 sup. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Zwei Zähne fallen aus der allgemeinen Punktwolke heraus: Probl. – Problematischer Zahn, SMNS 46345, der zwar im Breitenwert zu den anderen paßt, aber kürzer ist und einem nicht bestimmten Castoriden zuzuordnen ist. SMNS 46295 – Der Pfeil markiert die aberrante Form von *Steneofiber cf. eseri* (vgl. 4.7).

Neben den beschriebenen Fossetten gibt es im Gegensatz zum unteren Praemolaren häufiger zusätzliche Fossetten: im mesialen Bereich 1 und im distalen Bereich 1 bis 2. Die zusätzlichen Fossetten sind klein, in ihrer Lage variabel und verschwinden mit zunehmender Usur, bevor sich die Mesofossette geschlossen hat.

Metrische Beschreibung. – Das Diagramm der L/B-Werte der oberen Praemolaren zeigt eine heterogene Punktwolke (Abb. 17), aus der zwei Zähne herausfallen, die abgesondert werden (vgl. Kapitel Problematika):

– SMNS 46345, der zwar im Breitenwert zu den anderen paßt, aber kürzer ist (vgl. 4.7), und einen Castoriden indet. darstellt.

– SMNS 46295, der länger ist. Alle Zähne dieses Oberkiefers zeichnen sich durch eine stärkere Runzelung der Ränder der Fossetten und durch eine größere Zahl kleiner, zusätzlicher Fossetten aus. Dieses Fundstück wird als aberrante Variation von *Steneofiber cf. eseri* aufgefaßt (vgl. 4.7).

Die P4 sup. werden mit zunehmender Usur zunächst quadratisch (Abb. 11c) und dann etwas breiter als lang. Die Veränderung der L/B-Werte von der Kaufläche zur Basis verläuft für die untersuchten Zähne der Westtangente einheitlich.

Vergleichsmaterial. – Die zu *Steneofiber eseri* gestellten Zähne aus der Umgebung von Ulm entsprechen der gegebenen morphologischen Beschreibung. An einem Oberkiefer (SMNS 46223) fallen an den mäßig abgekauten P4 sup. auf, daß die Parafossetten nach buccal geöffnet sind (Abb. 22b).

Diskussion. – Die L/B-Werte der P4 sup. streuen im Gegensatz zu denen der P4 inf. stärker in der Breite als in der Länge. Die Veränderung der L/B-Werte von

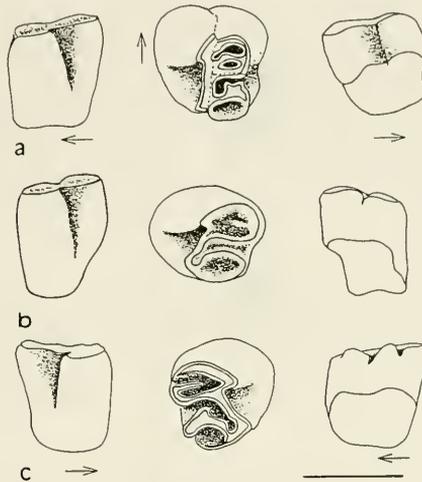


Abb. 18. D4 sup. von *Steneofiber eseri*. Balken = 5 mm.

a: D4 sin., Mesostria ist bis zur Kronenbasis hin eingekerbt, SMNS 46311-a; b: D4 sin., SMNS 46311-c; c: D4 dext., kurze Metastria ist zu erkennen, SMNS 46311-b.

der Kaufläche zur Basis hin stimmt in der Richtung mit der von CRUSAFONT et al. (1948) für *St. depereti* gezeichneten überein.

Die oberen Praemolaren sind in Bezug auf die Anzahl der Fossetten variabler als die unteren, in Bezug auf zusätzliche Styli und Form des Hypoflexus dagegen nicht.

CRUSAFONT et al. (1948) und LAVOCAT (1951) geben für den oberen Praemolaren von *Steneofiber* zwei äußere Striae an. Bei dem vorliegenden Material der Westtangente konnten nur an zwei isolierten P4 sup. zwei äußere Striae, nämlich Meso- und Parastria, beobachtet werden (Abb. 16a, b). Auch beim Vergleichsmaterial vom Eselsberg ist ein Maxillarfragment vorhanden, dessen P4 sup. Parastriae aufweisen (Abb. 22). Alle anderen Zähne sind zu weit abgekaut, um dieses Merkmal zu überprüfen.

D4 sup.

Beschreibung und Diskussion. – Bei 6 Zähnen handelt es sich um D4 sup., wie durch die niedrigen Kronen angezeigt wird (Abb. 18). In ihrer Morphologie entsprechen sie den P4 sup. Der Längenunterschied zwischen D4 sup. und P4 sup. ist größer als zwischen D4 inf. und P4 inf.

M1/M2 sup.

Beschreibung. – Von der Westtangente liegen 23 durch ihre Stellung in Kieferbruchstücken definierte M1 sup., 16 M2 sup. und 17 lose M 1/2 sup. vor. Morphologisch sind obere M1 und M2 nicht zu trennen. Sie sind fast quadratisch, eher etwas breiter als lang. Auch die oberen Molaren verändern ihre Form mit fortschreitender Usur: die Keime sind länglich-oval, werden stärker quadratisch und mit fortschreitender Usur rechteckig, mit größerer Breite als Länge (Abb. 11c).

Die Ausbildung des Hypo- und Mesoflexus entspricht im wesentlichen dem von P4 sup. (Abb. 19). Einige Molaren haben einen zusätzlichen Stylus an der Basis der

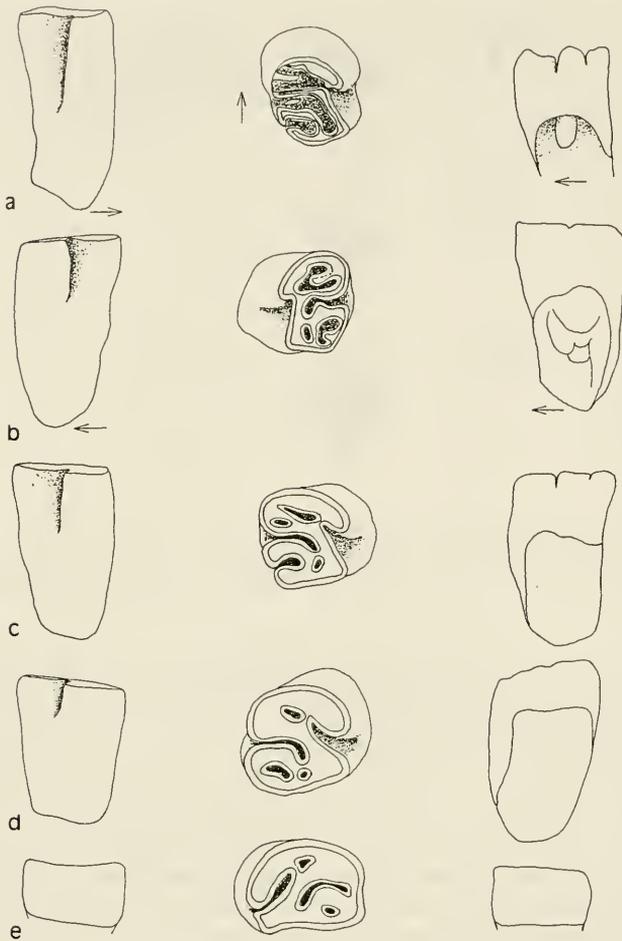


Abb. 19. Verschieden weit abgekauten M1/2 sup. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.

a: M dext., SMNS 46342-a; b: M sin., SMNS 46342-c; c: M dext., SMNS 46342-d; d: M dext., SMNS 46342-g; e: M sin., SMNS 46342-j.

Mesostria. Charakteristisch für die oberen Molaren ist die starke Krümmung des Mesoflexus.

Im mesialen Zahnbereich liegt eine längliche, buccal-lingual ausgerichtete Parafolette. Diese ist bei einigen wenig abgekauten Exemplaren gegabelt und bei stärker abgekauten Zähnen länglich bis leicht oval.

Die Metafolette liegt ziemlich distal und ist in stärker abgekauten Zähnen länglich-oval und klein. In Zahnkeimen ist eine Öffnung der Metafolette nach buccal zu beobachten. Diese Öffnung ist flach und bleibt bei beginnender Abnutzung des Zahnes nur für kurze Zeit bestehen. Neben diesen Fossäten tritt im mesialen als auch distalen Bereich bei einigen Zähnen eine zusätzliche kleine, rundlich-ovale Fossäte auf.

Betrachtet man die L/B-Werte der durch Kieferstellung definierten M1 sup. und M2 sup. ergeben sich heterogene Punktwolken (Abb 13b), die besonders in den

Breitenwerten streuen. Eine Trennung von M1 und M2 sup. ist anhand der Größe nicht möglich.

Vergleichsmaterial. – Das vorliegende Vergleichsmaterial aus der Umgebung von Ulm aus dem SMNS entspricht der gegebenen Beschreibung.

Diskussion. – Die Auftragung der L/B-Werte ergibt für die oberen Molaren eine heterogene Punktwolke, aus der eine Gruppe von großen Zähnen herausfällt. Diese sind stark abgekaut, wodurch sich die Breiten-Werte erklären lassen.

M3 sup.

Beschreibung. – Die M3 sup. können von den anderen Molaren unterschieden werden, da sie eine leicht dreieckige Form besitzen (Abb. 20). Dabei ist der mesiale Rand durch den Kontakt zu M2 sup. wenig konvex gekrümmt, der distale Rand dagegen ist etwas länger nach distal ausgezogen und bildet die Spitze des Dreiecks.

Der Hypoflexus liegt im Gegensatz zu den anderen Zähnen im mesialen Drittel und zieht nach mesio-buccal bis höchstens zur Hälfte der Kauflächenbreite in den Zahn hinein. Der Hypoflexus ist bei allen vorliegenden Abkaustadien schmal und nicht eingekerbt. Der Mesoflexus zieht in nicht oder nur wenig abgekauten Zähnen von buccal in einem Bogen nach distal, wo er leicht zur lingualen Seite hin verschoben nach außen offen ist, so daß der distal-buccale Bereich des Zahnes zunächst abgeschnürt erscheint (Abb. 20b). Die distale Verbindung vom Mesoflexus nach außen schließt sich sehr schnell, und beim vorliegenden Material kann keine distale Stria erkannt werden.

Die Metafossette nimmt bei einigen wenig abgekauten Zähnen (Abb. 20b) den distalen, durch den Mesoflexus abgeschnürten Zahnbereich ein. Bei anderen Zähnen gibt es im distalen Bereich zwei kleine Fossetten, die eine schmale Öffnung nach außen aufweisen, aber dort keine Stria ausbilden. Mit zunehmender Usur, wenn sich der Mesoflexus schließt, wird die Metafossette kleiner, bleibt aber als rundlich-ovale Schmelzinsel erhalten. Im mesialen Bereich treten 1 oder 2 Fossetten auf. Die Parafossette liegt in der Verlängerung des Hypoflexus und damit – im Gegensatz zu den anderen Zähnen – nicht mesial vom Hypoflexus.

Diskussion. – Die L/B-Werte für M3 sup. sind homogener als für die anderen Zähne, aber es liegen weniger Daten vor. Der M3 sup. ist etwas kürzer als die anderen oberen Molaren und in der Verteilung und Anzahl der Fossetten recht variabel.



Abb. 20. Kauflächen verschieden weit abgekauter M3 sup. von *Steneofiber eseri* der Westtangente mit Darstellung der Ausrichtung der Dreiecksform in c. Die Variabilität in der Verteilung und Form der Fossetten wird deutlich. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.
 a: M dext., SMNS 46339-h; b: M sin., SMNS 46339-c; c: M sin., SMNS 46339-b; d: M dext., SMNS 46339-a; e: M sin., SMNS 46339-e.

Zur Oberkieferzahnreihe

Die Maxillarzahnreihe ist etwas kürzer als die Mandibularzahnreihe. Der Praemolar ist jeweils der längste Zahn, aber im Oberkiefer ist er in Relation zu den jeweiligen Molaren nicht so deutlich verlängert wie im Unterkiefer (Abb. 21). Unterschiede zu den Castoridae indet. (Abb. 22) werden deutlich.

Jungtier. – Zwei Schädelfragmente mit D4 sind sehr klein (Taf. 1, Fig. 3; SMNS 46245, 46251). Die Zahnreihe mißt in einem Fall 17 cm im Gegensatz zu 19–23,5 cm bei den anderen Oberkiefern. Zunächst ist man geneigt, diese beiden Schädelfragmente aufgrund ihrer Kleinheit von den anderen abzugrenzen, doch die Molaren passen metrisch zu den übrigen Molaren. Da auch die Incisiven beider Oberkiefer in

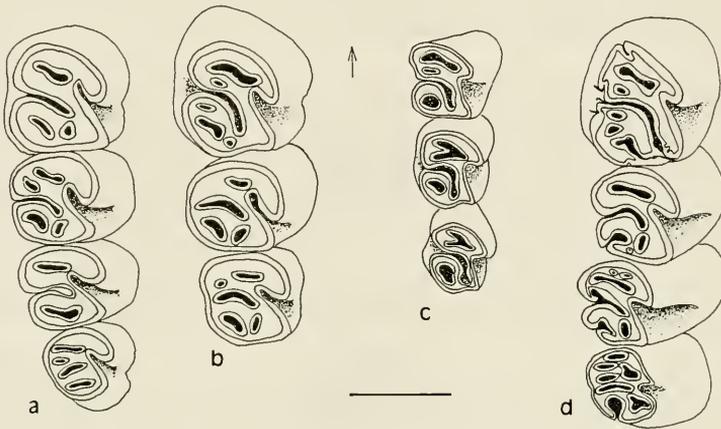


Abb. 21. Einige Maxillarzahnreihen von *Steneofiber* der Westtangente. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.

a: *Steneofiber eseri*, P4-M3 sup. dext., SMNS 46248; b: *Steneofiber eseri*, P4-M2 sup. dext., SMNS 46242; c: *Steneofiber eseri*, juveniles Tier, D4-M2 sup. dext., SMNS 46245; d: *Steneofiber* cf. *eseri* aberrante Form, P4-M3 sup. dext., die einen deutlich größeren P4 sup. als die anderen zeigt, der auch zusätzliche Striae auf der buccalen Seite zeigt. SMNS 46295.

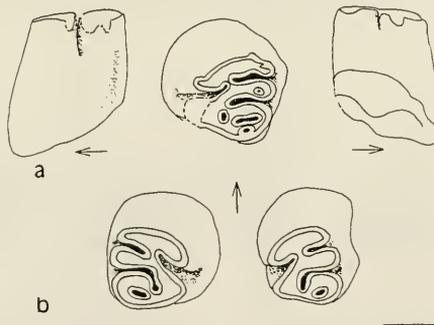


Abb. 22. Problematische Biber. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.

a: P4 sup. dext. eines Castoriden indet. von der Westtangente, SMNS 46345; b: P4 sup. dext. und sin. von *Steneofiber eseri* vom Eselsberg, der auch bei deutlicher Abnutzung eine Öffnung der Parafossette nach außen zeigt; SMNS 46223.

die Gruppe mit kleinen Werten fallen, und die D4 eine gespreizte Wurzelstellung andeuten, handelt es sich um Milchdentitionen.

In der Anordnung der Fossetten und Striae weichen die Zähne nicht von den anderen der Westtangente ab. Der P4 sup. ist rechteckig und entspricht der morphologischen Beschreibung von *St. eseri*.

4.6. Postcraniales Material

Von *Steneofiber eseri* liegt von der Westtangente auch postcraniales Material vor, allerdings keine vollständigen Knochen. Als isolierte Knochen sind vorhanden:

Linkes Scapulafragment (SMNS 46234). – Da der Knochen fragmentiert ist, kann weder seine Länge noch Breite bestimmt werden. Die Spina scapulae ist gebrochen und erscheint daher flach. Am distalen Ende ist der Acromion-Fortsatz abgebrochen. Die vorhandenen Strukturen der Scapula ähneln denen der Scapula von *Castor*.

Gesamthöhe des Fragments: 38 mm.

Linkes Femurfragment (SMNS 46227). – Dieses proximale Fragment ist besonders im Bereich des Trochanter major zerbrochen, dieser ist dennoch genauso hoch wie der Femurkopf. Der Trochanter minor ist ausgebildet.

Rechter Astragalus (SMNS 46228). – Die proximale Gelenkrolle steht schräg zur Knochenachse; das Collum talus ist lang und deutlich; die Facies articularis calcanei ist schmal nierenförmig.

Der Astragalus ähnelt dem von *Castor*, ist aber kleiner und weicht in folgenden Merkmalen ab:

- die proximale Gelenkrolle steht schräger zur Knochenachse;
- die distale Knochenachse ist weniger gekrümmt;
- die Gelenkfläche auf der Knochenachse ist bei *Castor* größer und in direkter Verbindung zur distalen Gelenkrolle, bei *Steneofiber* ist die Gelenkfläche auf der Knochenachse rundlich und vom distalen Gelenk abgesetzt;
- die proximale Gelenkrolle zieht bei *Steneofiber* stärker auf die ventrale Seite hinüber.

Länge: 16,2 mm; größte Breite an proximaler Gelenkrolle: 10 mm.

Außerdem liegen Platten mit gebrochenen Biberknochen vor, wie in Abb. 23 und 24 als Beispiel dargestellt.

4.7. Problematische Formen

Steneofiber cf. *eseri* – aberrante Variante

Ein Fundstück (Abb. 25; SMNS 46295) fällt durch einige ungewöhnliche Merkmale auf. Die Zähne sind bei wenig abgekautem Zustand im Vergleich zu den anderen Funden relativ groß. Die Grundform der Zähne entspricht der gegebenen Beschreibung, nicht aber die Verteilung der Fossetten und Striae. Am P4 sup. gibt es neben Hypo- und Mesostria noch drei weitere: ein kurzes nach mesio-buccal, ein längeres distal neben der Mesostria und ein langes proximal neben der Mesostria (Abb. 21d). Die beiden letztgenannten Striae sind lateral als dünne Kerben zu erkennen und sind beide länger als die Mesostria. All diese drei Striae öffnen sich auf der Kaufläche in eine kleine Fossette. Die Mesofossette zieht gebogen bis an den distalen Zahnrand und öffnet sich distal. Bei M1 und M2 sup. öffnet sich der Metaflexus nach disto-buccal.



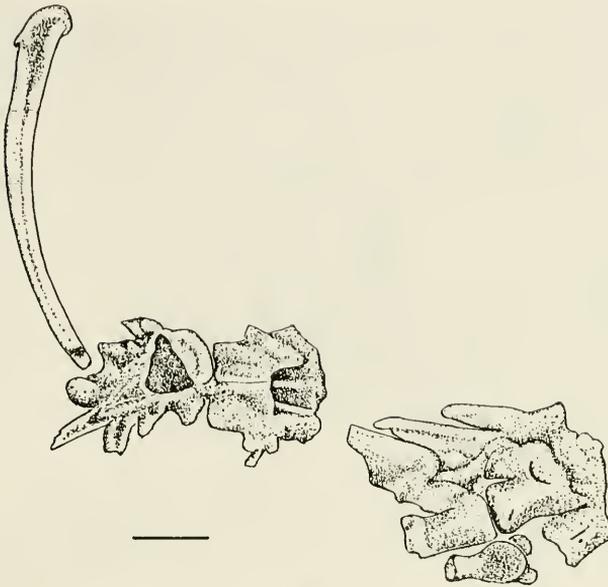


Abb.24. Einige Brustwirbel und eine Rippe von *Steneofiber eseri* von der Westtangente. SMNS 46293. Balken = 1 cm.

Die Unterkieferzähne entsprechen metrisch den anderen der Westtangente und sind auch morphologisch nicht abzutrennen. P4 inf. weist allerdings eine Besonderheit auf: das Parafossettid öffnet sich mesial in eine dünne, ca. 4,5 mm lange Kerbe. Dieses Phänomen konnte vor allem bei Zähnen aus Budenheim beobachtet werden, und eine Öffnung des Parafossettids nach mesial tritt auch bei einigen P4 inf. von der Westtangente auf. Bei einigen Zähnen von *Palaeomys* tritt im linguo-mesialen Bereich eine Kerbe auf, die jedoch nicht auf eine Öffnung der Parafossettide zurückgeht, denn diese ist lingual in ein Parastriid geöffnet.

Der P4 sup. fällt mit seinem L/B-Wert aus der Punktwolke der anderen Biber heraus und läßt sich auch keiner der zum Vergleich herangezogenen Arten zuordnen (Abb.36). Es muß aber festgestellt werden, daß die Molaren in den L/B-Werten nicht von den anderen *Steneofiber eseri* der Westtangente abweichen. Es wird sich also um eine aberrante Variante handeln.

Nicht nur in der Dentition, sondern auch im postcranialen Skelett weicht dieses Stück von den anderen Funden der Westtangente ab. Die Epiphysen der Langknochen sind abgebrochen, was darauf hindeutet, daß die Epiphysen noch nicht geschlossen waren und es sich somit um ein juveniles Individuum handelt. Der geringe Abnutzungsgrad der Zähne unterstreicht dies. Die juvenilen Knochen sind größer als die anderen Biberknochen, deren Epiphysen verwachsen sind und somit von adulten Tieren stammen. Dies legt die Abtrennung dieses Fundes nahe. Andererseits wurde schon auf die große metrische Variabilität der Zähne hingewiesen, die

Abb.23. Postcraniales Bibermaterial in der für die Westtangente typischen Erhaltung. SMNS 46292. Balken 1 = cm.
 A – Astragalus; F – Femur; P – Phalange; T – Tibia.

sicherlich auch für die Knochen gilt, und von *Castor* ist bekannt, daß immer wieder Zahnanomalien auftreten (PIECHOCKI 1977a). Daher wird dieses Fundstück als aberrante Mutante von *Steneofiber eseri* aufgefaßt.

Folgendes läßt sich an dem Fundstück beobachten (Abb. 25):

- die verdrückte Bulla erscheint rundlich;
- die Hinterhauptscondylen sind zu erkennen, sie sind breiter als lang;
- die beiden Gelenkflächen des Atlas zum Epistropheus hin entsprechen denen von *Castor*, sind nur kleiner;
- die Ulna ist tief eingekerbt, wie bei *Castor*; die Incisura semilunaris (Gelenkfläche zum Humerus) erscheint unterschiedlich zu *Castor*: im basalen, ventralen Bereich ist diese nicht zweigeteilt, und der proximale Rand erscheint stärker gewölbt;
- der Femur ist dem von *Castor* ähnlich, nur kleiner; über den Trochanter tertius kann hier nichts ausgesagt werden. Ein Knochengrat als Verbindung zwischen Trochanter tertius und Trochanter majus wie bei *Castor* existiert. Der Trochanter minor ist deutlich ausgebildet, das vorhandene Stück ist kleiner als bei *Castor*, allerdings auch gebrochen.
- beim Humerus scheint kein Foramen supratrochleare vorhanden zu sein, was aber auch auf den Erhaltungszustand zurückzuführen sein könnte; FILHOL (1879) bemerkt, daß einige Humeri von *St. viciacensis* ein „trou sus-condyliens“ haben, andere nicht; es handelt sich somit vielleicht um ein variables Merkmal bei *Steneofiber*; *Castor* hat kein Foramen supratrochleare.
- die Tibia erinnert in der Form und Krümmung an *Castor*; der Schaft der Tibia erscheint lateral im Bereich der Fossa lateralis aber nicht so stark eingekerbt wie der von *Castor*;
- bei dem Wirbel handelt es sich um einen Caudalwirbel, der dem von HUGUENEY & ESCULLÉ (1995) abgebildeten entspricht.

Femur. – Der Trochanter majus ist mindestens so hoch wie der Femurkopf; Trochanter minor und Tr. major stark ausgeprägt.

Länge des vorhandenen Femurstückes: 7,4 cm; Breite, etwa in der Mitte des Schafts: 14,5 cm.

Tibia. – Zwei Tibiae sind vorhanden. Sowohl an den Tibiae als auch am Femur ist zu beobachten, daß die Epiphysen abgebrochen sind, was darauf hindeutet, daß sie noch nicht geschlossen waren und es sich um ein junges Individuum handelt.

Länge: mindestens 8 bis 8,5 cm.

Humerus. – Die Diaphyse erscheint lateral abgeflacht; eine Crista deltoidea und eine Crista supinatoris sind nicht zu erkennen; ob ein Foramen entepicondyleum vorhanden ist, ist aufgrund der schlechten Erhaltung nicht feststellbar.

Länge mindestens: 5,5 cm.

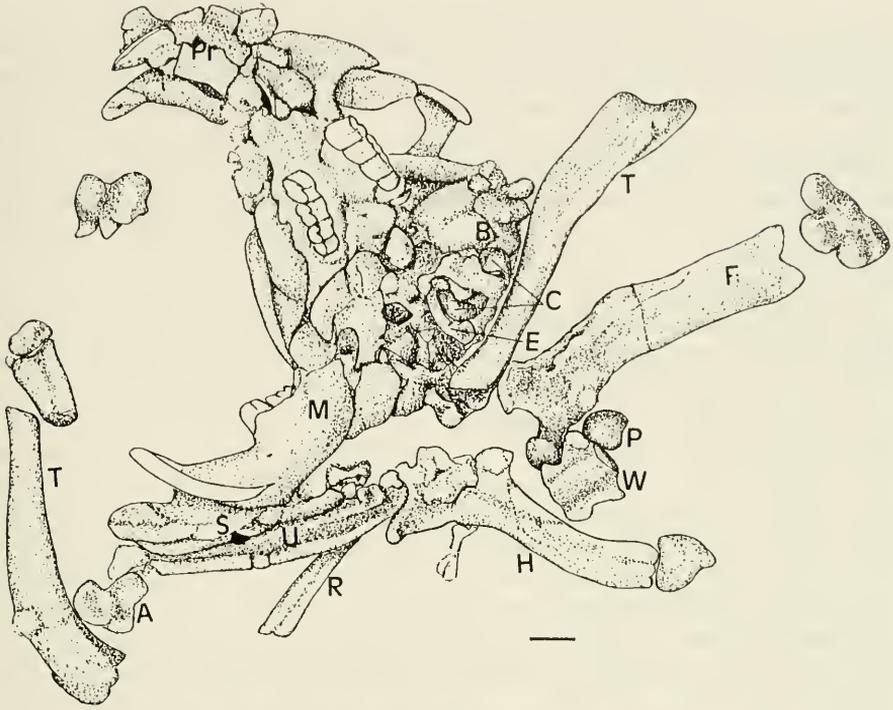
Astragalus. – Proximale Breite: 13 mm.

Wirbel. – Der Wirbel stammt aus dem caudalen Bereich, wie die Proc. laterales zeigen.

Länge: 13 mm; Breite an der schmalsten Stelle: 12 mm.

Abb. 25. *Steneofiber cf. eseri*, aberrante Variante; Foto und Zeichnung, SMNS 46295. Balken = 1 cm.

A – Astragalus; B – Bulla; C – Condylen; E – zum Epistropheus weisende Gelenkfläche des Atlas; F – Femur; H – Humerus; M – Mandibel; P – Patella?; Pr – Praemaxillare; R – Radius; S – Symphysenregion der rechten Mandibel; T – Tibia; U – Ulna; W – Wirbelkörper.



Castoridae indet.

Es liegen zwei nicht zusammengehörige Einzelzähne von nicht näher zu bestimmenden Bibern von der Westtangente vor. Bei einem handelt es sich wahrscheinlich um einen D4 inf. (Abb. 15d). Er weicht in den L/B-Werten von den anderen P4 inf. als auch von den D4 inf. der Westtangente ab (Abb. 10). Das Mesostriid öffnet sich in ein Fossettid, das den mesialen Zahnbereich ausfüllt. Diese Verbindung zwischen Meso- und Parafossettid tritt auch bei anderen Zähnen vereinzelt auf. Die Kombination der Merkmale mit der geringen Größe macht jedoch eine Abtrennung des Zahnes nötig.

In den morphologischen Merkmalen ähnelt er dem von CRUSAFONT et al. (1948) abgebildeten D4 inf. von *Steneofiber depereti*, bei jenem ist jedoch (nach der Abbildung) keine Verbindung vom Mesostriid zum Parafossettid auszumachen. Der von CRUSAFONT et al. abgebildete Zahn ist mit 5,5 x 4,0 mm etwas größer als der von der Westtangente vorliegende mit 5 x 3 mm.

Bei dem zweiten unbestimmten Castoriden handelt es sich um einen P4 sup. (Abb. 22, SMNS 46345), der durch seine Größe und Morphologie von der Grundgesamtheit abweicht. Er zeigt eine Parafossette, die in einer Linie mit dem Hypoflexus liegt und sich nach außen in eine kurze Parastria öffnet. Die Grundform des Zahnes ist leicht dreieckig, was auf *Steneofiber depereti* oder *Trogotherium* hindeutet. Der L/B-Wert des Zahnes liegt im Überschneidungsbereich der Punktwolken von *Trogotherium minutum rhenanum* und *Steneofiber eseri*. So kann es sich kaum um *St. depereti* handeln, dessen P4 sup. länger und breiter sind (Abb. 35). *Tr. m. rhenanum* ist dagegen bisher nur von erheblich jüngeren Fundstellen beschrieben. Da in der Umgebung von Ulm auch ein anderer P4 sup. ein Parastria zeigt, kann es sein, daß sich hier die Entwicklung zu *St. depereti* andeutet.

5. Diskussion

5.1. Die Biberpopulation der Westtangente

Wie bei der Diskussion der einzelnen Zahnpositionen schon deutlich wurde, ist die Streuung der metrischen Werte groß. Die Veränderung der L/B-Werte mit zunehmender Usur und das Vorhandensein aller Zwischengrößen deuten darauf hin, daß es sich im wesentlichen um eine Population handelt. Diese Annahme wird unterstützt durch die Tatsache, daß die bei den P4 inf. unterschiedenen Morphotypen nicht als Cluster aus der Punktwolke herausfallen. Schon VIRET (1929) betont die metrische Variabilität von *Steneofiber*. Daß auch andere Biberpopulationen ähnliche Streuungen der metrischen Werte aufweisen, zeigt z. B. ein Vergleich mit den Werten zu *Trogotherium minutum rhenanum* aus Dorn-Dürkheim (Tab. II).

Auch morphologisch sind die vorliegenden Zähne variabel, so z. B. in der Anzahl, Form und Verteilung der Fossetten/tiden, oder im Vorhandensein zusätzlicher Styli/ide an der Basis der Metastriae/ide. Daß die Anzahl und Verteilung der Fossetten innerhalb der Zahnreihe nicht einheitlich ist, zeigen auch STEHLIN & SCHAUB (1950) in ihren Abbildungen zu *St. viciacensis* (Fig. 79, 239c). Die starke Variabilität in der Form und Lage der Fossetten innerhalb eines Zahnes mit fortschreitender Usur zeigt HÜNERMANN (1966) für *Castor* anhand von horizontalen Serienschnitten. MAYHEW (1979) stellt einige aberrante Varianten der Fossetten/tiden-Verteilung

von *Castor fiber* vor. Somit zeigt sich, daß mit der Verteilung und Zahl der Fossetten keine taxonomischen Abgrenzungen möglich sind. Ebenso verringert sich im Lauf der Abkautung die Zahl der Fossetten/ttiden in den Molaren. Außerdem variiert die Zahl der Fossetten bei den M sup. und besonders bei M3 sup. auch bei gleichem Usurstadium.

Auch die zusätzlich an der Basis des Metastrüds auftretenden Styli/iide stellen ein variables Merkmal dar, wie Zahnreihen zeigen, in denen ein Styloid am P4 inf. vorhanden ist, an den Molaren aber fehlt.

Nicht nur die Backenzähne sind in der Größe variabel, sondern auch die L/B-Werte der Incisiven sind heterogen und fallen in zwei Gruppen (Abb. 5). Einen metrischen Unterschied zwischen oberen und unteren Incisiven kann man nicht feststellen, dafür können die Incisiven mit den kleineren L/B-Werten juvenilen Individuen zugeordnet werden, obwohl nur wenige mit einem D4 assoziiert sind. Aber *Castor fiber* zeigt einen ausgeprägten Größenunterschied zwischen juvenilen und adulten Incisiven; die Wachstumskurve der Incisivengröße erreicht ihr Plateau etwa im Alter von 5 Jahren (MAYHEW 1978).

Die beiden von KUSS (1960) für Incisiven von *St. eseri* angegebenen Werte liegen jeweils unterhalb der beiden Punktwolken von den Incisiven der Westtangente (Abb. 5).

Postcraniales Material. – Außer einem isolierten Astragalus ist das postcraniale Bibermaterial von der Westtangente vielfach so fragmentär erhalten, daß genaue Vergleiche mit anderem Material kaum möglich sind, was von miozänen Bibern ohnehin spärlich ist.

Die vorliegenden Knochen von *Steneofiber* ähneln denen von *Castor*, sind aber kleiner. Eine Ähnlichkeit mit *St. viciacensis* ist auch gegeben, aber die hier meßbaren Knochen von der Westtangente sind etwas größer als die von FILHOL (1879) als *St. viciacensis* beschriebenen. Es ist aber zu wenig vergleichbares Material vorhanden, um dahingehend eine gesicherte Aussage machen zu können. Bedenkt man die metrische Streuung der Zähne, und zu erwartende ontogenetische Unterschiede, muß auch für das postcraniale Material eine erhebliche metrische Variabilität angenommen werden, wie von FILHOLS (1879) Daten angedeutet.

Zur Populationsdynamik. – Versucht man die Größe der Biberpopulation von der Westtangente abzuschätzen, so kommt man auf mindestens 84 Individuen (dabei haben alle zusammengehörigen Kieferbruchstücke sowie die isolierten P4/D4 inf. und sup. einer Kieferhälfte Berücksichtigung gefunden).

Betrachtet man alle Zähne von *Steneofiber eseri* der Westtangente, so fällt auf, daß die meisten stark bis mittelmäßig abgenutzt sind und entsprechend wohl adulten bis sehr alten Tieren zugeordnet werden sollten. Juvenilen Individuen lassen sich 12 D4 inf./sup. und 4 unabgekaute P4 inf.- und 7 P4 sup.-Keime zuordnen.

Tab. 3. Verteilung der Zähne von *Steneofiber eseri* der Westtangente auf Abnutzungsklassen (Abnutzungskl.) in Prozent.

Abnutzungskl.	P4 inf.	M inf.	P4 sup.	M sup.	Alle
nicht	6,98	7,89	9,38	6,25	7,4
kaum	6,98	26,32	9,38	10,94	15,35
mittel	44,19	31,58	40,63	28,13	34,42
stark	41,86	34,21	40,63	54,68	42,79
Anzahl	43	76	32	64	215

Wie Tab. 3 zeigt, ist die Verteilung der verschiedenen Zähne auf die Abnutzungsklassen nicht bis stark abgenutzt nicht ganz einheitlich; vor allem M inf. und M sup. weichen voneinander ab.

In Analogie zum rezenten Biber kann man von diesen Abkaustadien in etwa auf die Altersstruktur der *Steneofiber*-Population der Westtangente schließen. Nach PIECHOCKI & STIEFEL (1977) und PIECHOCKI (1986) bricht der D4 bei *Castor fiber* in der 2. Woche durch und tritt in der 3. Woche in Okklusion, der M3 tritt im 5. Monat in Okklusion, der D4 ist im 6.–8. Monat stark abradiert, die D4 fallen im 10.–12. Monat aus, und der P4 tritt im 10.–14. Monat in Okklusion.

Die juvenilen Zähne der Westtangente liefern – in Analogie zu den Alterstufen von *Castor fiber* – kein einheitliches Altersbild:

- 2 D4 sind nicht abgekaut und lassen auf ein Alter von ca. 2 Wochen schließen,
- 3 D4 sind wenig abgekaut und lassen auf ein Alter zwischen 6. Woche und 5. Monat schließen,
- 5 D4 sind mittelmäßig abgekaut, was auf ein Alter von ca. 5 Monaten hindeutet,
- 2 D4 sind ziemlich abgekaut, was auf ein Alter von ca. 8–10 Monaten hindeutet,
- 11 unabgekaute P4 zeigen ein Alter von 10–14 Monaten an.

Damit kommt man bei 84 Tieren auf 13,1 % etwa Einjährige (10–14 Monate) und 14,2 % unter einem Jahr, die verschiedene Alter aufweisen. Diese Heterogenität der juvenilen Biber ist nicht leicht zu verstehen, denn selbst wenn sich beim rezenten Biber die Wurfzeit von Anfang April bis in die Mitte des Julis hineinzieht (DJOSKIN & SAFONOW 1972) sind damit erst 4 Monate im Altersunterschied abgedeckt und ein Altersunterschied von 2 Wochen (unabgenutzter D4) und 8–10 Monaten (stark usierter D4) ist damit nicht nachvollziehbar. Es fragt sich allerdings, ob die Synchronisation der Fortpflanzungszeit und die Entwicklung der Jungtiere bei *Steneofiber* genau denen von *Castor* entspricht. Außerdem ist zu beachten, daß selbst dann, wenn die Funde von der Westtangente aus einer relativ homogenen Schicht stammen und daher hier als Population betrachtet werden, die einzelnen Individuen doch zeitlich verschiedenen Populationen entstammen können.

Ein Vergleich mit der Populationsstruktur rezenter Biber (Tab. 4) zeigt, daß von der Westtangente weniger Jungtiere überliefert sind als in einer rezenten Population vorhanden sind. DJOSKIN & SAFONOW (1972) geben jedoch an, daß sich lokale Populationen stark in der Anzahl der Jungtiere unterscheiden können, so daß der Anteil von Einjährigen in der Population der Westtangente in etwa der einer rezenten Biberpopulation gleichkommen kann. Der geringe Anteil von juvenilen Tieren an der Westtangente könnte auf Probleme der Fossil-Überlieferung von juvenilen und adulten Tieren zurückzuführen sein, weil „zu berücksichtigen [ist], daß die Jungtiere mehr Verluste erleiden als gefunden werden; denn Jungtiere verfaulen im Sommer schneller und werden wohl auch nicht selten von Fleisch- oder Aasfressern restlos vertilgt“ (PIECHOCKI 1977b: 337).

Tab. 4. Altersstruktur rezenter Biberpopulationen, verändert nach DJOSKIN & SAFONOW (1972: 101).

Population	Alttiere	1-jährige	diesjährige
1.	39,0	17,5	30,7
2.	38,7	16,4	32,2
3.	40,4	17,0	30,3
4.	40,8	11,7	28,0

Eine genaue Korrelation der Abkaustadien zum jeweiligen Lebensalter der adulten, also der mittel bis stark abgekauten Zähne, ist beim fossilen Material nicht möglich, da die Lebensspanne und das Abnutzungsverhalten der subhypodonten Zähne nicht genau bekannt sind, und ein Vergleich mit den hypodonten Zähnen von *Castor* hier schwieriger ist.

Zur Ökologie. – Fundstellen mit ähnlich vielen Biberresten – wie die Westtangente sind im unteren Miozän selten. Vergleichbar ist insbesondere St. Gérard, die Typuslokalität von *Steneofiber*, die auch nur eine Biber-Art geliefert hat. Etwas weniger Biberzähne liegen von Weisenau, Budenheim und Heßler im Mainzer Becken vor.

In St. Gérard, an der Westtangente und in Budenheim handelt es sich um fluvio-lacustrine Sedimente (HEIZMANN et al. 1989; BUCHER et al. 1984; ROTHAUSEN 1988, 1969). Dies deutet auf einen feuchten Lebensraum hin, den *Steneofiber* besiedelt haben muß. Auch HUGUENEY & ESCUILLIÉ (1995) stellen fest, daß *Steneofiber* an ein feuchtes Habitat gebunden war, und GINSBURG (1967) hält *Steneofiber* für ein Wassertier. Nur FRIANT (1937) weist darauf hin, daß *Steneofiber eseri* am Humerus keine Anpassungen ans Schwimmen oder Graben zeigt und eher eine „forme marcheuse terrestre“ darstellt.

Die Gebundenheit von *Steneofiber* an feuchte Habitate wird zunächst durch die Funde bestätigt. Von den erwähnten fluviatilen/lacustrinen Fundstellen liegen relativ viele Biberreste vor, während von trockenen Gebieten, z. B. aus Spaltenfüllungen der Schwäbischen Alb, kaum Biberfunde vorliegen. In reinen Seeablagerungen wie Steinheim finden sich dagegen auch wenige Biber. In Analogie zum rezenten Biber, der fließende Gewässer stehenden Gewässern als Habitat vorzieht, könnte man dies auch für *Steneofiber* annehmen. Warum in den Steinheimer See allerdings wenige Biberreste aus den Zuläufen eingebracht wurden, ist unklar.

Die Tatsache, daß hauptsächlich Biber aus fluviatil/lacustrinen Gebieten vorliegen, ist aber nicht hinreichend, um eine Präsenz von Bibern in anderen Gebieten auszuschließen, denn es können noch eine Reihe anderer Faktoren für diese Ungleichverteilung verantwortlich sein.

5.2. Vergleich mit den Bibern aus Weisenau, Budenheim und Heßler

Einige Biber aus den untermiozänen Fundstellen des Mainzer Beckens konnten zum Vergleich mit *Steneofiber* von der Westtangente untersucht werden.

Aus Budenheim und/oder Heßler (MN 2a) liegen aus dem SMF 45 Einzelzähne bzw. Kieferbruchstücke vor. Metrisch sind die Zähne aus Budenheim nicht von denen der Westtangente zu unterscheiden (Abb. 26–28), obwohl die Mittelwerte der meisten Zahnpositionen größer sind als die von der Westtangente (Abb. 29). In Budenheim sind die P4 inf. kleiner als an der Westtangente, alle anderen Zähne aber geringfügig größer, so daß man davon ausgehen kann, daß der P4 inf. in der Zahnreihe nicht so stark verlängert war wie bei den Bibern der Westtangente.

Genau wie bei den Zähnen der Westtangente ist der Größenunterschied zwischen der Kaufläche und der Zahnbasis deutlich. Die M inf. zeigen eine Trennung in zwei Größenklassen (Abb. 27a), die sich nicht morphologisch untermauern läßt. Inwieweit die kleinen Zähne zu juvenilen Individuen gehören, läßt sich an den Einzelzähnen aus Budenheim/Heßler nicht feststellen.

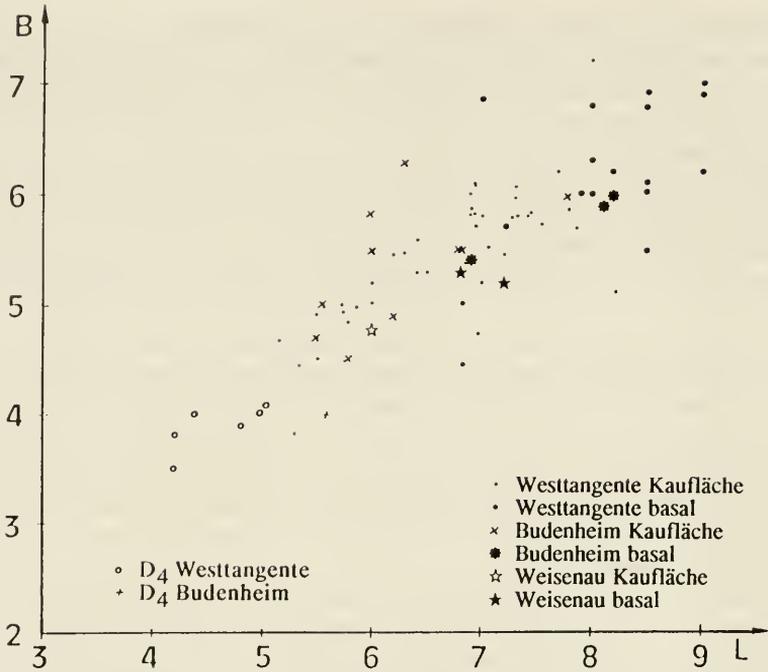


Abb. 26. L/B-Diagramm der D4 und P4 inf. von *St. eseri* aus Budenheim und/oder Heßler und Weisenau im Vergleich zu denen von der Westtangente.

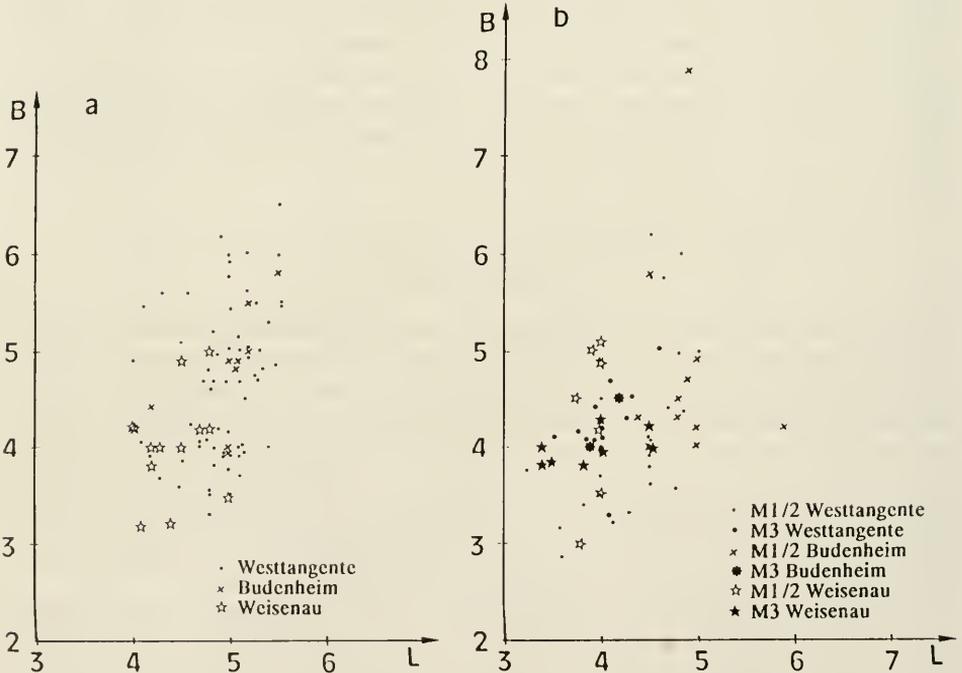


Abb. 27. a: L/B-Diagramm der M inf. von *St. eseri* aus Budenheim und/oder Heßler und Weisenau im Vergleich zu denen von der Westtangente.

b: L/B-Diagramm der M sup. von *St. eseri* aus Budenheim und/oder Heßler und Weisenau im Vergleich zu denen von der Westtangente.

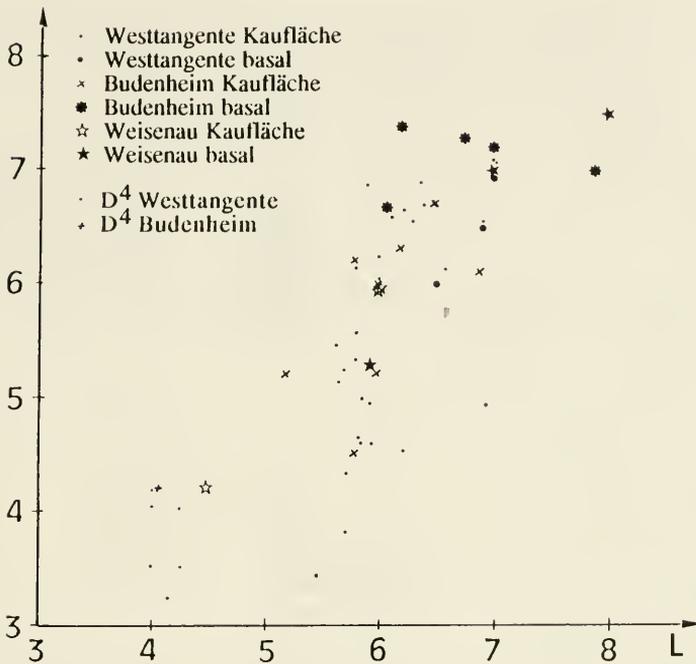


Abb. 28. L/B-Diagramm der P4 sup. von *St. eseri* aus Budenheim und/oder Heßler und Weisenau im Vergleich zu denen von der Westtangente.

Bei den M sup. fällt ein stark abgekauter Zahn besonders durch seine Maße auf, da er sich in der Breite deutlich von den anderen abhebt (Abb. 27b, 30). Die stark schräge Abnutzung des Zahnes erklärt diese außergewöhnlichen Maße, morphologisch läßt er sich jedoch nicht von anderen Zähnen von *St. eseri* abtrennen. Die von Budenheim und/oder Heßler vorliegenden M sup. sind geringfügig größer als die von der Westtangente, während das in anderen Zahnpositionen nicht der Fall ist.

Morphologisch weisen die Zähne aus Budenheim einige Unterschiede zu denen der Westtangente auf:

- P4 inf. ist in Budenheim variabler in der Zahl der mesialen Fossettiden und weniger variabel in der Zahl der distalen Fossettiden; er zeigt in Budenheim öfter kurze Para- und Metastridae; das Paraflexid ist dabei häufig nach mesial geöffnet;
- P4 sup. zeigt in Budenheim öfter eine Metastridia, aber keine Parastridia, während an der Westtangente, wenn Striae vorhanden sind, eine Parastridia zu beobachten ist; in Budenheim treten häufiger Verbindungen zwischen Fossetten auf;
- M sup., auch hier treten in Budenheim häufiger Verbindungen zwischen Fossetten auf;
- M inf., Unterschiede konnten nicht beobachtet werden.

Eine morphologische Besonderheit fällt bei den Zähnen von Budenheim auf: die mesiale Öffnung des Parafossettids in den P4 inf., die ein kurzes, mesiales Striid erzeugt (Abb. 30). Eine mesiale Öffnung der Parafossette kann auch an Biberzähnen von anderen Fundstellen beobachtet werden: ein Zahn aus Eggingen-Mittelhart zeigt dies (SMNS 42989) wie auch einige von der Westtangente (Abb. 8) und einige aus Saulcet und Montaigu (NMB; Abb. 31). Dies zeigt zum einen die grundsätzliche

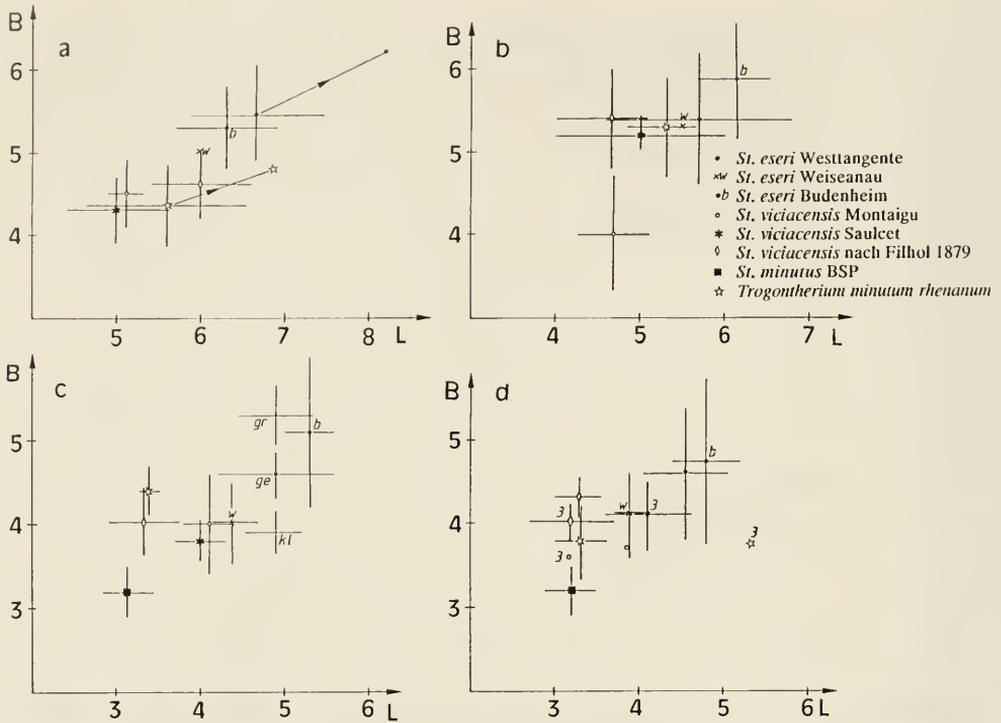


Abb. 29. Mittelwerte der L/B-Werte verschiedener Zahnpositionen für die diskutierten Biber.

a: für P4 inf. Die Veränderung der Maße von der Kaufläche zur Basis hin ist für *St. eseri* der Westtangente und *Trogontherium minutum rhenanum* dargestellt.

b: P4 sup.; c: M inf., w – Weisenu; gr – große M inf. von der Westtangente; ge – alle M inf. von der Westtangente; kl – kleine M inf. von der Westtangente; b – Budenheim; d: M sup., für *St. eseri* aus Budenheim und Weisenu und *St. minutus* ist keine Trennung von M1/2 sup. und M3 sup. vorgenommen worden. 3 zeigt die Werte für M3 sup. an, der andere Wert bezieht sich auf M1/2 sup.

Variabilität der Zähne an, deutet mit unterschiedlichen Häufigkeiten für dieses und andere Merkmale jedoch gleichzeitig darauf hin, daß verschiedene Populationen morphologische Eigentümlichkeiten entwickeln. Eine detaillierte Analyse der Merkmalshäufigkeiten in Bezug zur Abnutzungsklasse bei verschiedenen Arten und Populationen steht noch aus.

Die Biber von Budenheim passen, im ganzen gesehen, morphologisch und metrisch in die für *St. eseri* von der Westtangente herausgearbeitete Variationsbreite und sind daher auch als *St. eseri* zu bezeichnen.

Die Biber von Weisenu (MN 1) sind etwas kleiner, aber morphologisch nicht von denen der Westtangente abzusetzen. Das höhere Alter der Funde kann die geringere Größe erklären, wenn man eine Größenzunahme der Biber im Laufe der Zeit annimmt. Die taxonomische Ansprache der Biber aus Weisenu wird jedoch dadurch erschwert, daß sie größenmäßig zwischen *St. viciacensis* und *St. eseri* liegen (Abb. 29). Dies deutet auf eine Ableitung der *eseri*-Form aus der kleineren *viciacensis*-Form hin.

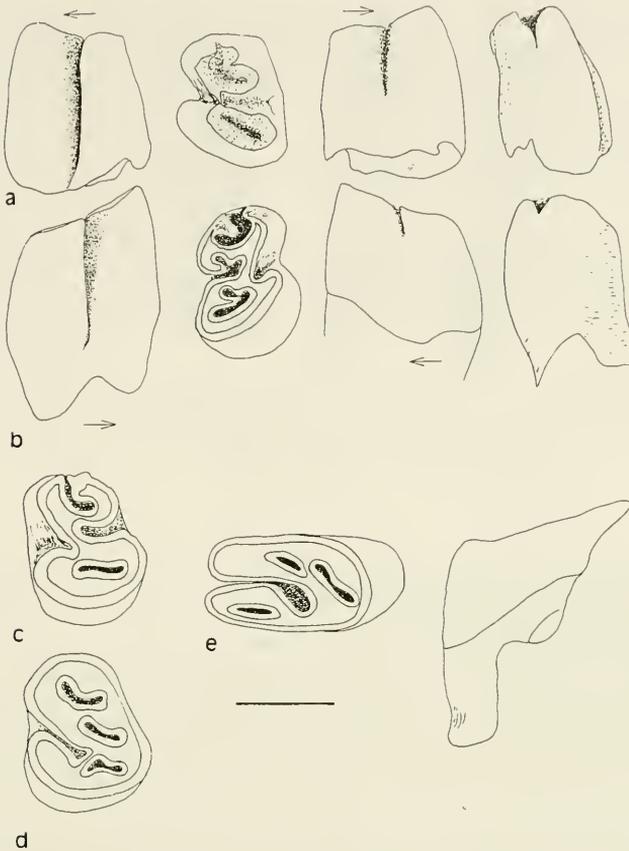


Abb. 30. Verschiedene Zähne von *Steneofiber eseri* aus Budenheim SMF 76/2069–2101. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
 a: buccale, occlusale, linguale und mesiale Ansicht von P4 inf. sin., der eine deutliche Kerbe nach mesial zeigt.
 b: buccale, occlusale, linguale und mesiale Ansicht von P4 inf. dext., der eine deutliche Kerbe nach mesial zeigt
 c–d: occlusale Ansicht zweier P4 inf. sin.
 e: occlusale und mesiale Ansicht eines stark usierten M sup. dext.

5.3. L/B-Werte einzelner Zähne verschiedener Biber im Vergleich

Zum folgenden Vergleich der statistischen Mittelwerte (Abb. 29) der angesprochenen Biber ist zu bemerken, daß in einigen Fällen mit Literaturwerten gearbeitet wird, die anders gemessen sein können als die in der vorliegenden Arbeit, und zum anderen, daß die Grundgesamtheiten unterschiedlich groß sind (Tab. II).

Dem Vergleich liegt folgendes Material zugrunde: *St. eseri* von der Westtangente; *St. viciacensis*, Werte aus St. Gérard (MN 2a) (FILHOL 1879), Werte aus Saulcet (MN 1) und Montaigu (MN 2a), jeweils Messungen im NMB; *Trogotherium minutum rhenanum* aus Dorn-Dürkheim (MN 11), Werte aus FRANZEN & STORCH (1975) und eigene Messungen an diesem Material; *St. depereti*, Artenay (MN 4a), Messungen im NMB; *St. minutus* aus Aumeister und Großlappen (MN 9), Werte von STROMER 1928.

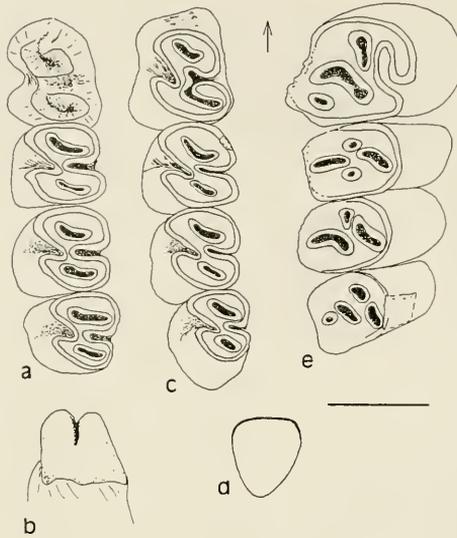


Abb. 31. Verschiedene Mandibular- und Maxillarzähne von *Steneofiber viciacensis*, NMB; Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.

a: P4-M3 sin. aus Saulcet, Sau 798.

b: mesiale Ansicht des P4 inf. von a) Sau 798.

c: P4-M3 inf. sin., der P4 inf. weist eine Verbindung zwischen Meso- und Metafossett auf. Aus Saulcet; Sau 797.

d: stark usierte P4-M3 sup. Nach buccal ist der Schmelzrand usiert und alle Fossetten sind geschlossen. Aus Saulcet; Sau 6.

e: I inf. zu einer juvenilen Dentition; S.G. 18644, aus Montaigu.

Vergleicht man die statistischen Mittelwerte und Standardabweichungen der unterschiedlichen Biberpopulationen für die einzelnen Zähne, ergibt sich ein uneinheitliches Bild:

P4 inf. – Die Mittelwerte für die Populationen von Montaigu und Saulcet liegen eng beieinander in Länge und Breite; in der Breite sind sie auch ähnlich zu denen aus St. Gérard und *Trogotherium minutum rhenanum*, aber diese beiden sind etwas länger; die Population von Artenay weicht deutlich ab; zu beachten ist, daß nur für *Steneofiber eseri* und *Tr. m. rhenanum* die Veränderung der Werte mit zunehmender Usur eingezeichnet sind; bei Budenheim und Weisenau ist der Mittelwert geringfügig kleiner als an der Westtangente.

M inf. – Die Populationen von Montaigu und Saulcet liegen eng beieinander; in der Breite sind sie ähnlich wie die aus St. Gérard, die dortigen Zähne sind aber kürzer; *Tr. m. rhenanum* ebenso; bei *St. eseri* sind die Mittelwerte der kleinen und großen Formen deutlich verschieden; in dieser Zahnposition erscheinen *St. viciacensis* und *St. eseri* deutlich unterschiedlich; in Relation zu den Molaren ist P4 inf. bei *St. viciacensis* aus St. Gérard länger als bei denen von Saulcet und Montaigu; die aus Budenheim sind etwas größer als von der Westtangente, die von Weisenau etwas kleiner als von der Westtangente.

P4 sup. – Bei den Populationen von Saulcet und St. Gérard, bei *St. eseri* und bei *Tr. m. rhenanum* sind diese etwa gleich breit und variieren stärker in den Längswerten, lassen sich aber nicht trennen; Population von Montaigu mit schmälere

und kürzeren Werten; in dieser Zahnposition liegen die Werte der Populationen von Montaigu und Saulcet nicht eng beieinander; die aus Budenheim sind etwas größer und die von Weisenau etwas kleiner als die von der Westtangente.

M sup. – Hier hebt sich nur der L/B-Wert von M1/2 bei *St. eseri* von den anderen ab; M3 ist kleiner als M1/2 bei *St. eseri* und *St. viciacensis*; deutlich verlängerter M3 bei *Tr. m. rhenanum*; M3 aus Budenheim etwas größer und die aus Weisenau etwas kleiner als die von der Westtangente.

Dieser Vergleich der statistischen Mittelwerte einzelner Zahnpositionen verschiedener Biberpopulationen zeigt, wie schwierig es ist, Arten anhand der Größe zu unterscheiden. Bemerkenswert sind besonders die Größenunterschiede zwischen den Populationen von Saulcet, Montaigu und St. Gérard, die alle einer Art, *St. viciacensis* zugeordnet werden.

Bei den verschiedenen Arten unterscheidet sich das Längenverhältnis von M3 sup. zu M1/2 sup. (Abb. 37). Einen Unterschied gibt es auch im Längenverhältnis von P4 inf. zu den M inf., nur ist dieser nicht so offensichtlich.

5.4. Taxonomische Einordnung

Morphologisch und metrisch wird *Steneofiber eseri* von der Westtangente mit verschiedenen Bibern verglichen. Besonders wichtig sind dabei *St. viciacensis* (aus Saulcet, Montaigu, St. Gérard), *St. eseri* (aus Weisenau und Budenheim/Heßler), *St. depereti* (aus Artenay, Baigeneaux und Langenau, alle MN 4b), *St. minutus* (aus Großlappen und Aumeister), *Trogotherium minutum rhenanum* (aus Dorn-Dürkheim) und *Palaeomys* (aus Dorn-Dürkheim, MN 11, und Eppelsheim, MN 9), die ich selber untersuchen konnte.

Die Biber der Westtangente sind von HEIZMANN et al. (1989) zu *Steneofiber eseri* gestellt worden, und diese Zuordnung wird hier unterstützt. Dies gilt für die Hauptzahl der vorliegenden Funde, die abzugrenzenden Formen sind gesondert beschrieben (vgl. 4.7). Eine genaue systematische Einordnung dieser Einzelformen ist nicht möglich. Die Grundgesamtheit der Biber wird als Population von *Steneofiber eseri* betrachtet.

Die ersten Beschreibungen von *Steneofiber* (GEOFFREY 1933; v. MEYER 1846) sind vage und beschränken sich auf relative Größenangaben. POMEL gibt 1853 für *Steneofiber* folgende Merkmale an: Oberkieferzähne eine tiefe Kerbe außen und eine kürzere Kerbe innen; zusätzlich 3 Fossetten auf der Kaufläche; Unterkieferzähne genau umgekehrt. Diese Beschreibung wird von VIRET (1929) übernommen. Die unterschiedliche Länge von Hypo- und Mesostria/striid wird herausgestellt (STIRTON 1935) und von keiner Kerbe wird berichtet, daß sie bis zur Kronenbasis zieht. Zu dieser Beschreibung passen folgende Abbildungen: die von *Chalicomys eseri* von ESER (1847), die von *St. castorinus* von POMEL (1853) und von *St. viciacensis* von GERVAIS (1859). Seit der Beschreibung von CRUSAFONT et al. (1948) jedoch werden *Steneofiber* in den unteren Molaren 3 innere Striide, in den unteren Praemolaren 1 inneres Striud und in den oberen Praemolaren 2 und in den oberen Molaren 1 äußere Stria zugeordnet.

Dieser Wechsel in der Beschreibung der Anzahl der Striae/iide ist wohl auf ein in der Diskussion der einzelnen Zähne schon angesprochenes Phänomen zurückzuführen, nämlich die Veränderung der Kronenform mit der Abnutzung. Wie die Zähne der Westtangente zeigen, treten bei einigen unabgenutzten Keimen ganz kurze

Kerben neben Hypo- und Mesostria/iid auf (Abb. 14c, 15e, 16a, b), die als Ansätze von Para- bzw. Metastriae/iid angesprochen werden können. Sie sind als Kerbe so kurz, daß sie bei beginnender Usur des Zahnes verschwinden. Zur Gattungsdifferenzierung ist dieses Merkmal daher problematisch.

Es deutet sich damit an, daß die evolutive Veränderung der Biberzähne an der Spitze der Krone ansetzt und zur Basis hin fortschreitet. Die späteren Formen *Palaeomys*, *Castor* und *Trogotherium* haben deutlich lange Para-, Meso- und Metastriae/iide, die auch bei fortschreitender Usur zu erkennen sind. Die Anfänge einer solchen Entwicklung können in den Ansätzen zu Kerben bei *Steneofiber* liegen. SCHREUDER (1931: 163) geht von einer solchen Entwicklungslinie für Biber der *Steneofiber-Castor*-Linie aus. Sie nimmt an, daß die kurzen Striae/iide der geologisch älteren Formen, *St. viciacensis*, *St. depereti* und *St. minutus* immer länger werden, bis sie länger als Hypostriae/iid sind.

Die von LAVOCAT (1951) vorgeschlagene Unterscheidung zweier Unterarten *St. eseri eseri* und *St. eseri antiquus* ist hinfällig, weil die von ihm aufgestellte Unterart *St. eseri antiquus* aus Chauffours und Courfonon nach HUGUENEY (1975) mit *St. dehmi* synonym ist.

Beziehung zu *St. viciacensis*

Steneofiber eseri v. MEYER und *St. castorinus* POMEL sind synonym, wie schon POMEL (1853), VIRET (1929) und andere festgestellt haben. Auch *Steneofiber viciacensis* GERVAIS ist von verschiedenen Autoren (POMEL 1853, VIRET 1929, KUSS 1960) mit *Steneofiber eseri* synonymisiert worden. *St. viciacensis* stellt die Typus-Art von *Steneofiber* aus St. Gérard dar und tritt fast zeitgleich mit *St. eseri* auf. Vergleicht man die metrischen Werte beider Arten für verschiedene Zahnpositionen bzw. Zahnreihen, ergibt sich folgendes (vgl. Abb. 32–37):

– P inf. *St. viciacensis* und *St. eseri* sind kaum zu trennen; nur die Mittelwerte sind unterschiedlich

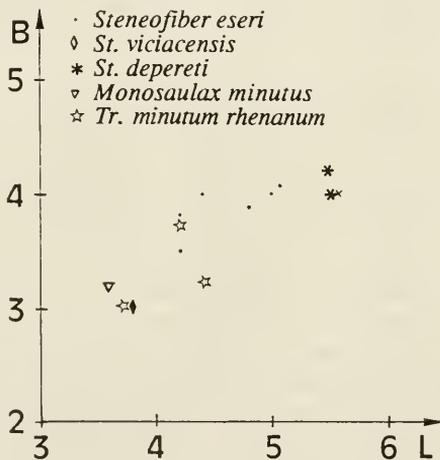


Abb. 32. L/B-Diagramm der D4 inf. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu D4 inf. anderer Biber.

Steneofiber depereti und *Monosaulax minutus* (nach CRUSAFONT et al. 1948); *Trogotherium minutum rhenanum* (FRANZEN & STORCH 1975); *St. viciacensis* (Messungen im NMB).

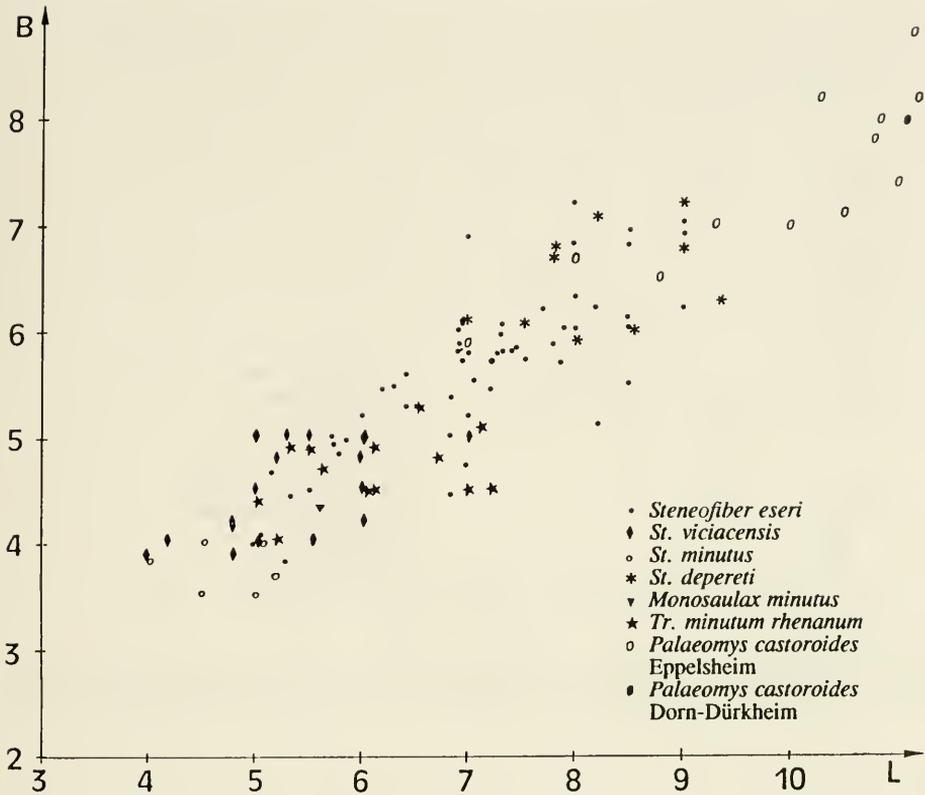


Abb. 33. L/B-Diagramm der P4 inf. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern.

Steneofiber viciacensis (FILHOL 1879); *Steneofiber minutus* (STROMER 1928); *Steneofiber depereti* (CRUSAFONT et al. 1948; Messungen im NMB); *Monosaulax minutus* (nach CRUSAFONT et al. 1948); *Trogontherium minutum rhenanum* (FRANZEN & STORCH 1975); *Palaeomys castoroides* (Eppelsheim, Messungen in Darmstadt); *Palaeomys castoroides* (Dorn-Dürkheim, FRANZEN & STORCH 1975).

- M inf. sind bei *St. viciacensis* kleiner; es gibt zwei distinkte Punktwolken
- P sup. sind bei *St. viciacensis* kleiner
- M sup. sind bei *St. viciacensis* kleiner, die Punktwolken überschneiden sich
- Zahnreihen sind bei *St. viciacensis* geringfügig kleiner als bei *St. eseri*.

Bei dieser Aufstellung ist zu beachten, daß für *St. viciacensis* von FILHOL (1879) und aus eigenen Messungen im NMB weniger Werte vorliegen als für *St. eseri* von der Westtangente. Dennoch stellt sich in Anbetracht der abgegrenzten Punktwolken für die unteren Molaren und P4 sup. die Frage, ob die Synonymie beider Arten gerechtfertigt ist. Eine morphologische Trennung beider Formen scheint jedoch nicht möglich. Nur der M 3 sup. scheint – nach der Abbildung von STEHLIN & SCHAUB (1950) – nicht so dreieckig zu sein wie bei *eseri*. Aber dies könnte auf den Abkaugegrad und auf Variabilität zurückzuführen sein, denn beim Baseler Material aus Saulcet und Montaigu (Sau 6; MA 808) deutet sich ein dreieckiger M3 sup. an.

Man könnte davon ausgehen, daß es sich bei *St. eseri* und *St. viciacensis* um geographisch getrennte Teilpopulationen einer Art handelt, die sich in der Größe unter-

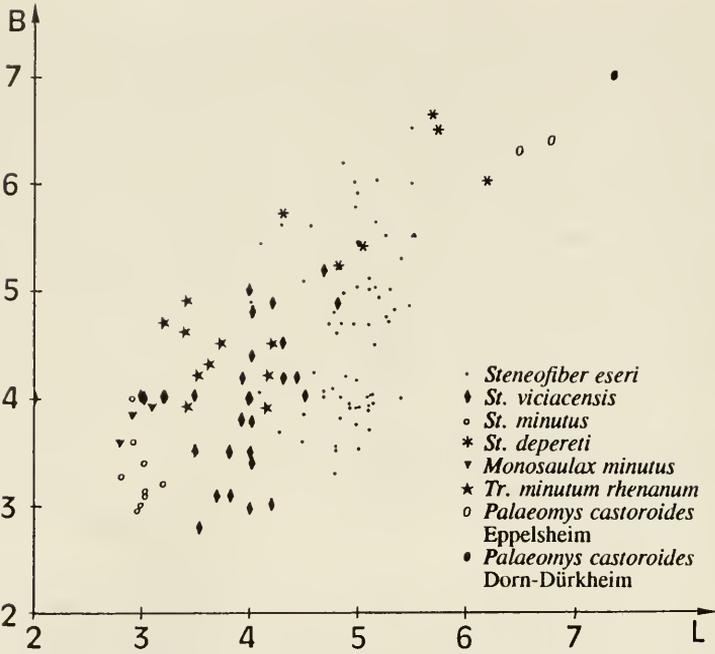


Abb. 34. L/B-Diagramm der M inf. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern (Material wie Abb. 34).

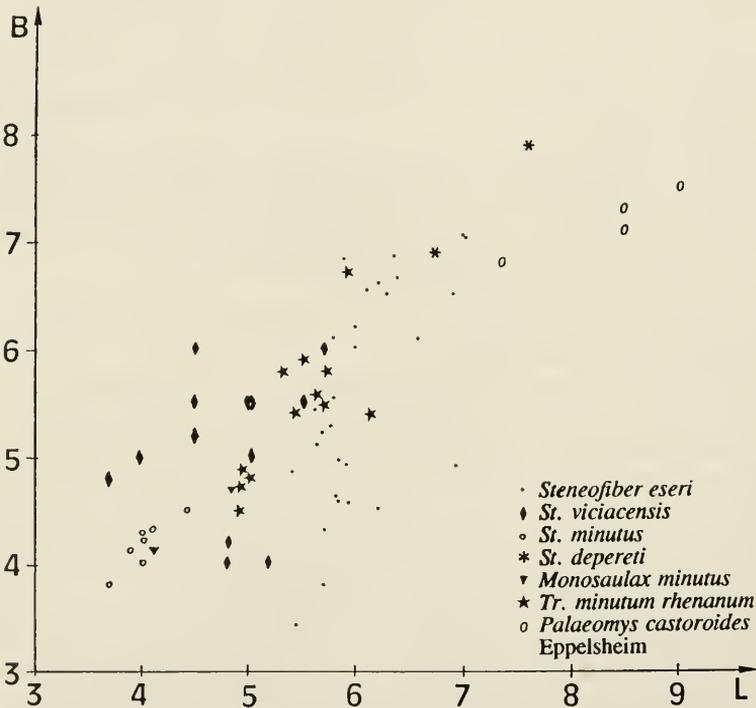


Abb. 35. L/B-Diagramm der P4 sup. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern (Material wie Abb. 34).

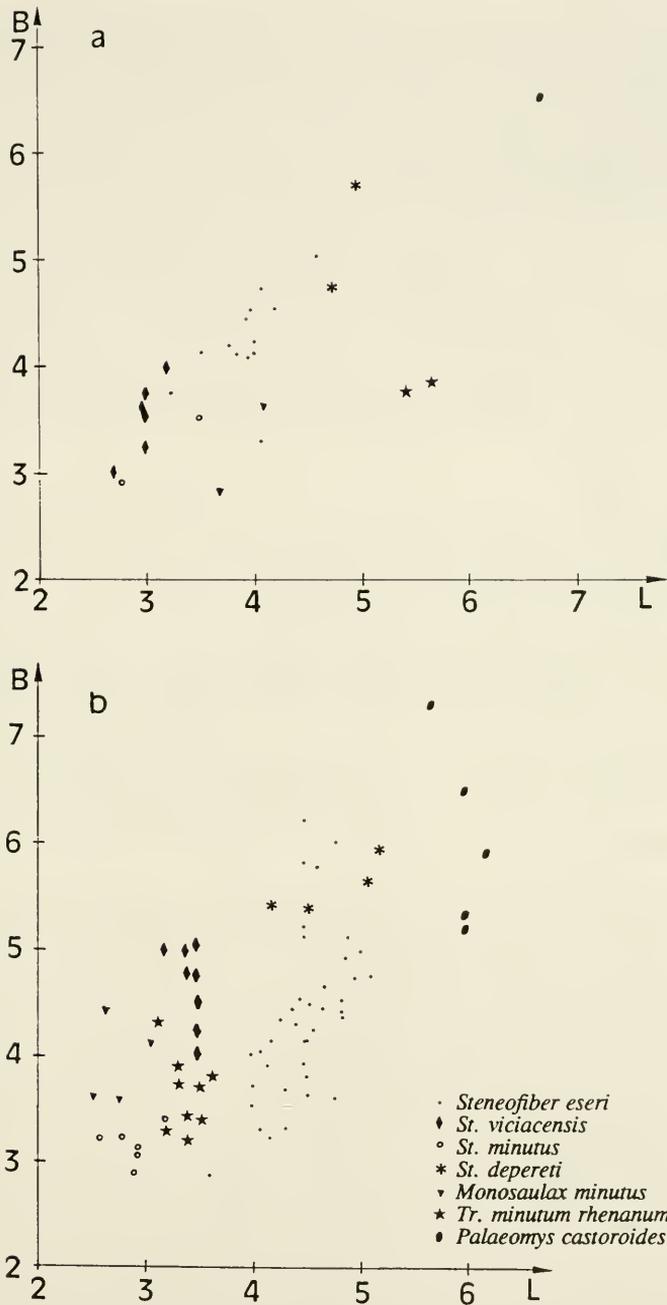


Abb. 36. a: L/B-Diagramm der M3 sup. und b: L/B-Diagramm der M1/2 sup. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern (Material wie Abb. 34).

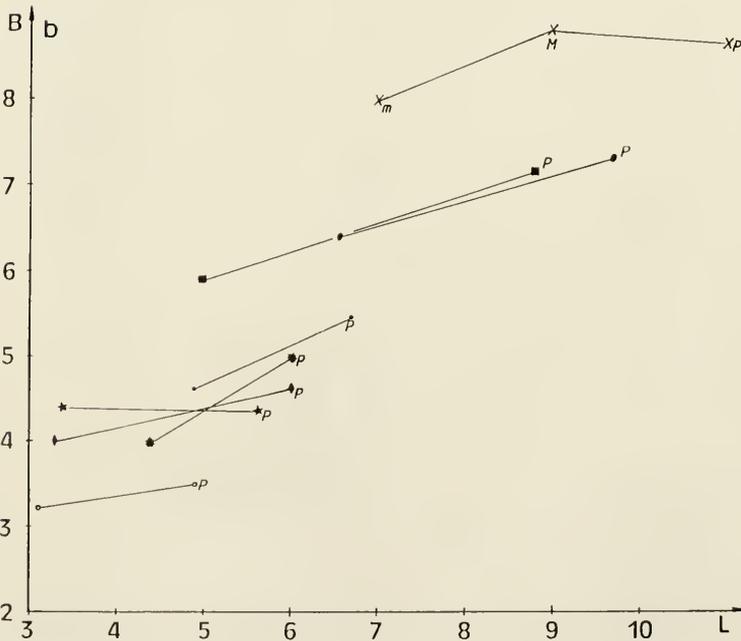
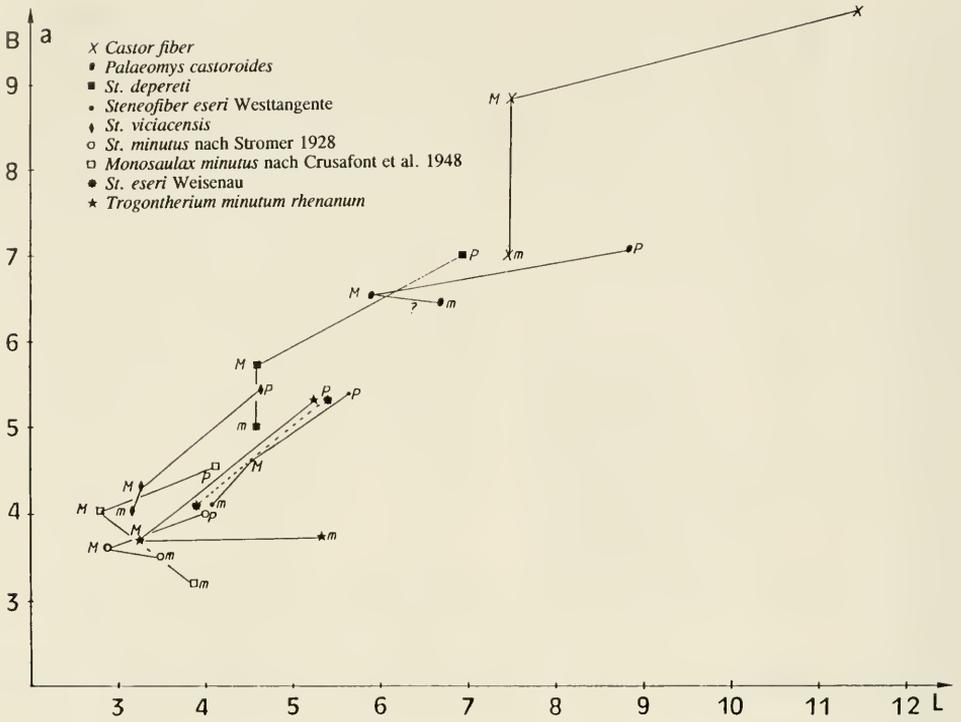


Abb. 37. a: Metrische Verhältnisse der Oberkieferzähne zueinander bei verschiedenen Biber-Arten.

b: Metrische Verhältnisse der P4 inf. zu den M inf. verschiedener Biber-Arten. Mittelwerte in a-b nach eigenen Messungen und Literatur wie in Abb. 34.

scheiden. Denn vom rezenten *Castor fiber* ist bekannt, daß sich Biberpopulationen lange Zeit in sich entwickeln und von den Eigentümlichkeiten der jeweiligen Umwelt geprägt werden (DJOSKIN & SAFANOW 1972). Andererseits erscheinen die Unterschiede der Längen der Molaren eine Trennung beider Formen zu rechtfertigen, so daß beide Arten hier beibehalten werden. Eine den Rahmen der vorliegenden Arbeit überschreitende, eingehende Untersuchung des gesamten Materials aus St. Gérard wäre Voraussetzung, um die Gültigkeit beider Arten zu überprüfen. Die *viciacensis*-Form tritt zeitlich etwas vor der *eseri*-Form auf, zeigt aber eine ähnliche metrische Streuung. Wenn man beide Arten akzeptiert, so stellt die *eseri*-Form wohl eine aus *St. viciacensis* abzuleitende größere Form dar. Beide Gruppen treten geographisch getrennt auf, und das Vorhandensein beider an einer Fundstelle wäre aus ökologischen Gründen kaum vorstellbar. Denn aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit und den nur geringen Größenunterschieden ist eine unterschiedliche ökologische Einnischung beider nicht vorstellbar.

Beziehung zu *St. depereti*

Die L/B-Werte für die Zähne von *Steneofiber depereti* MAYET liegen bei allen Zahnpositionen im oberen Bereich der *St. eseri*-Werte oder sind etwas größer als diese (Abb. 32–37). Bei *St. depereti* handelt es sich um eine jüngere Art, die sich wohl aus *St. eseri* entwickelt hat. Eine Größenzunahme für die *Steneofiber*-Arten mit der Zeit nehmen CRUSAFONT et al. (1948) an, und SCHLOSSER (1924) leitet *St. depereti* vom kleineren *St. viciacensis* ab; *St. eseri* taucht dabei nicht auf.

Steneofiber depereti zeigt auch morphologische Unterschiede zu *St. eseri*:

- P4 sup. ist stärker dreieckig;
- bei P4 sup. ist die Parafossette noch deutlicher in direkter Verlängerung zum Hypoflexus gelegen und nach außen offen;
- M1 & M2 inf. werden bei CRUSAFONT et al. (1948) mit Para- und Metastriid abgebildet;
- P4 inf. läßt eine Öffnung des Metafossettids erkennen. In der Abbildung vom Unterkiefer von MAYET (1908) und beim Material aus Langenau, das jedoch weit abgekaut ist, ist dies nicht zu erkennen, so daß man auch hier von einem nur kurzen Metastriid ausgehen muß. Die Para- und Metafossettiden auf der Kaufläche der Unterkieferzähne sind bei *St. depereti* relativ länger als bei *St. eseri* von der Westtangente.

Die Tatsache, daß bei einem Oberkiefer des Vergleichsmaterials vom Eselsberg aus der Umgebung von Ulm die Parafossette des P4 sup. in direkter Verlängerung zur Hypofossette liegt und die Parafossette lateral offen ist (Abb. 22), könnte die Entwicklung zu *St. depereti* andeuten. Auch sind einige Zähne so groß, daß sie in das L/B-Wertespektrum von *St. depereti* passen. In ähnlicher Weise deutet VIRET (1929: 63) die von POMEL 1953 als größere Formen beschriebenen Biber aus St. Gérard als Mutation, die morphologisch schon *St. depereti* ankündigt.

GINSBURG (1971) schlägt die Untergliederung von *St. depereti* in 3 stratigraphische Unterarten vor, nämlich *St. dep. depereti* MAYET aus Artenay (MN 4a), *St. dep. carnutense* GINSBURG von Chevilly (MN4) und *St. dep. calidorensis* GINSBURG aus Chitenay (MN 3). Als Unterscheidungen gibt er an, daß die Kerbe der lingualen Seite des P4 inf. bei *St. dep. carnutense* weiter zur Basis ziehe als bei *St. dep. depereti*, aber deutlich weniger tief als bei *Palaeomys*, und daß *St. dep. calidorensis* in der Größe zwischen *St. eseri* und *St. dep. depereti* aus Artenay liege. Ich denke aufgrund der generellen Größenzunahme von *Steneofiber*-Arten im Laufe der Evolution, die

auch GINSBURG (1971) herausstellt und eventuell mit den Unterarten verdeutlichen will, ist eine Unterteilung in Unterarten nicht notwendig. Dazu kommt, daß die Länge des Hypostriids und die Größe variabel sind und die Länge des Hypostriids schwer meßbar ist. Die von GINSBURG herausgestellten Unterschiede erscheinen mir aufgrund der nachweisbaren Größenvariabilität innerhalb einer Biberpopulation eine Einteilung in Unterarten nicht zu rechtfertigen.

Die rechteckige Grundform der P4 sup. ist in der ersten Abbildung eines Oberkiefers von *Steneofiber* (*St. castorinus* POMEL 1847) dargestellt und wird auch von STIRTON (1935), CRUSAFONT et al. (1948) und LAVOCAT (1951) als charakteristisches Merkmal für *Steneofiber* angegeben. Doch wie *St. depereti* zeigt, geht die Entwicklung zu einer dreieckigen Form hin, die sich verstärkt bei *Palaeomys* zeigt.

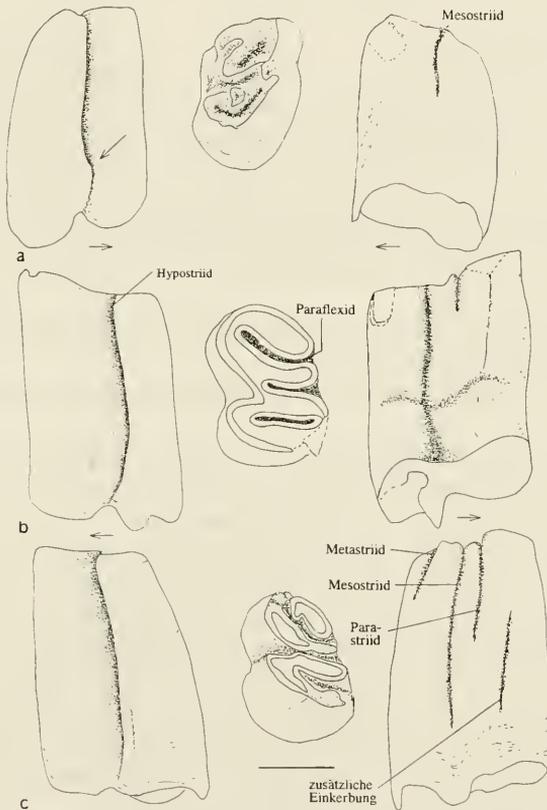


Abb. 38. *Palaeomys castoroides*, P4 inf. verschiedener Fundstellen; Balken = 5 mm.
 a: buccale, oclusale und linguale Ansicht eines P4 inf.-Keims, der lingual nur Mesostrid zeigt. Das Hypostrid zieht nicht ganz bis zur Kronenbasis, sondern verengt sich (Pfeil) und ist darunter nur noch eingekerbt. Reinsburg, BSP 1881 IX 512.
 b: buccale, oclusale und linguale Ansicht eines P4 inf. Der Zahn zeigt lingual 3 Stride und ist vor dem Parastrid im basalen Kronenbereich eingekerbt. Dinotheriensande, Eppelsheim, Slg. Darmstadt, Din 1106.
 c: buccale, oclusale und linguale Ansicht eines P4 inf. Dinotheriensande, Eppelsheim, Slg. Darmstadt, Din 1120.

Beziehung zu *Palaeomys*

Die in der Einleitung angedeutete Frage nach der Synonymie von *Steneofiber* und *Palaeomys* kann im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht eingehend untersucht und abschließend beantwortet werden. Bei dem Studium einiger Biberzähne aus Eggingen-Mittelhart und Hambach wurden allerdings einige Punkte deutlich, die eine Diskussion der Beziehung von *Steneofiber* zu *Palaeomys* notwendig erscheinen lassen.

Zunächst läßt sich festhalten, daß *Palaeomys* deutlich größer ist als *Steneofiber* (Abb. 32–37). Allerdings wird der Größenunterschied durch die metrische Variabilität relativiert. *Palaeomys* ist stärker hypsodont als *Steneofiber* und zeigt auch Unterschiede in den Striae/iiden: im P4 inf. und sup. gehen Hypostria und -striid bis zur Kronenbasis oder im P4 sup. fast bis zur Kronenbasis durch, und es sind weitere Striae/iide vorhanden (Abb. 38).

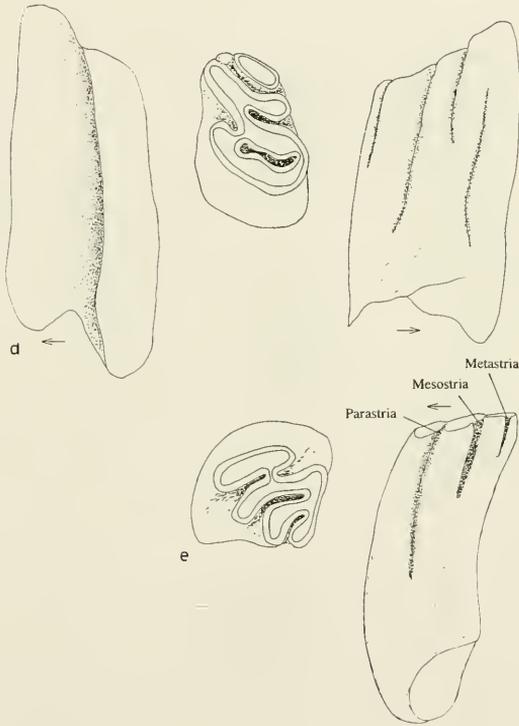


Abb. 38. (Fortsetzung).

d: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 inf. Der Zahn zeigt lingual 3 Striide und ist vor dem Parastriid im basalen Kronenbereich eingekerbt. Esselborn, Slg. Darmstadt, Din 1112.

e: occlusale und buccale Ansicht eines P4 sup. Drei Striae sind zu erkennen, wobei die Länge vom Parastria über die Mesostria zur Metastrria abnimmt. Dinotheriensande, Eppelsheim, Slg. Darmstadt, Din 1116.

Damit sind Unterschiede zu *Steneofiber* gegeben. Es zeigt sich jedoch u.a. durch die vorliegende Studie, daß *Steneofiber* schon im unteren Miozän die ersten Anzeichen zu den bei *Palaeomys* vorhandenen Striae/iiden neben Hypo- und Mesostria/iid zeigt (Parastria in P4 sup., Para- und Metastriid in M inf.). Im Laufe der Evolution der Gruppe werden alle Striae/iide länger (SCHREUDER 1931). Außerdem zeigen die wenigen aus Eppelsheim vorliegenden P4 inf. eine Variabilität in der Ausprägung der Striide (Abb. 38).

Aus Eggingen-Mittelhart (MN 4) sind P4 inf. von Bibern überliefert (SMSN 42989), die sich metrisch und morphologisch ähneln und in dem für Biberpopulationen typischen Variationsbereich liegen. Ein P4 inf. zeigt ein bis zur Kronenbasis ziehendes Hypostriid und ein anderer ein im unteren Drittel der Kronenhöhe endendes Hypostriid (Abb. 39). In ähnlicher Weise nebeneinander auftretende Zähne mit und ohne zur Wurzel durchziehende Hypostriide konnte ich auch in Hambach beobachten.

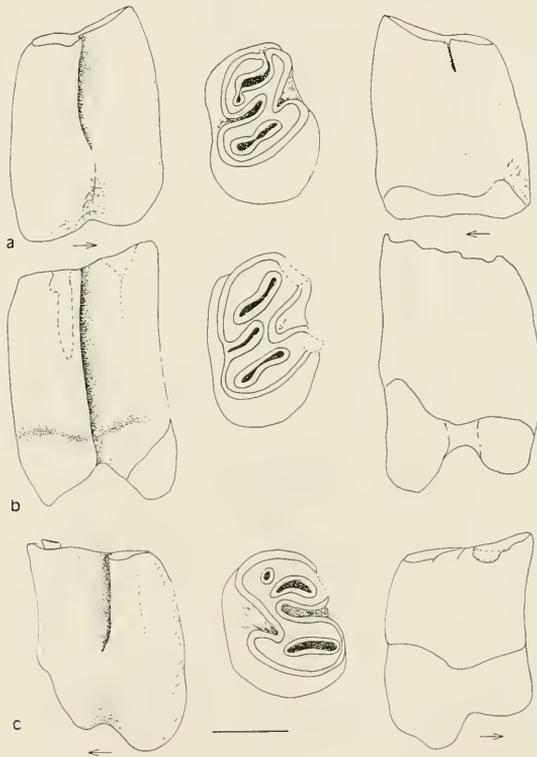


Abb. 39. P4 inf. von *Steneofiber depereti* aus Eggingen Mittelhart. SMNS 42989; Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5mm.

a: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 dext., bei dem das Hypostriid nicht bis zur Kronenbasis durchzieht und das Parafosettoid eine Öffnung nach mesial zeigt.

b: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 dext. bei dem das Hypostriid bis zur Kronenbasis durchzieht.

c: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 dext.

Es fragt sich daher, wie und ab wann die Grenze zwischen *Steneofiber* und *Palaeomys* in dieser Entwicklungslinie zu ziehen ist. Das Nebeneinander von an sich morphologisch gleichen Zähnen, aber mit und ohne zur Kronenbasis durchziehendem Hypostrüid, läßt gewisse Zweifel an der sinnvollen Trennung zwischen *Steneofiber* und *Palaeomys* aufkommen. Es scheint sich in Eggingen-Mittelhart und Hambach vielmehr um Variationen innerhalb einer Population zu handeln, die die phylogenetische Entwicklung zu den *Palaeomys*-Formen mit bis zur Basis ziehendem Hypostrüid andeuten. Die aus Eggingen-Mittelhart vorliegenden Zähne sind usiert, und somit sind Aussagen über die vorhandenen Strüide schwierig. Es läßt sich allerdings bei der gegebenen Kronenhöhe feststellen, daß diese, wenn vorhanden, nicht so lang waren wie bei den späteren *Palaeomys*-Formen. Die phylogenetische Ableitung von *Palaeomys* aus *Steneofiber* wird damit sehr deutlich, wie sie auch von GINSBURG (1971) und anderen postuliert wird.

Ich habe die Namen *Steneofiber* und *Palaeomys* für die unterschiedlich alten Biber beibehalten.

Beziehung zur *minutus*-Form

Inwieweit eine Verbindung von *Steneofiber eseri* zur *minutus*-Form besteht, bleibt im Rahmen der vorliegenden Arbeit offen. V. MEYER (1838) hat *Chalicomys minutus* anhand eines Unterkiefers aus Elgg als spezifisch von *Chalicomys jaegeri* unterschieden aufgestellt. Seine Zahnreihe soll so groß sein, wie die ersten drei Backenzähne im Unterkiefer von *Chalicomys eseri* (ESER 1847).

Neben der Größe läßt – nach der Beschreibung und Abbildung von STROMER (1928) und nach Studium seines Materials – nur der P4 sup. auch eine morphologische Unterscheidung zwischen *St. eseri* und *St. minutus* zu: der P4 sup. ist bei *minutus* dreieckig, Hypo- und Paraflexus liegen deutlich in einer Linie, und der Paraflexus ist in eine kurze Parastria geöffnet.

Die in der Literatur angegebenen L/B-Werte für *Steneofiber minutus* (STROMER 1928) und den dazu synonymen *Monosaulax minutus* sensu CRUSAFONT et al. 1948 unterscheiden sich von den L/B-Werten von *St. eseri*, außer beim P4 inf.

Die *minutus*-Form wird von CRUSAFONT et al. 1948 und ebenfalls von ALDANA CARRASCO (1992) als *Monosaulax minutus* auf Gattungsebene von den anderen europäischen Bibern abgesetzt. Als Hauptunterscheidungsmerkmal von *Monosaulax* gegenüber den anderen Bibern wird die Größe angeführt (ALDANA CARRASCO (1992: 110): „*Monosaulax* se diferencia de otros géneros fundamentalmente por su reducida talla. De las especies de pequeña talla del género *Palaeomys* (*P. butselensis*, *P. dehmi* y *P. aff. dehmi*) por la mayor longitud de la hipostria e hipostriída...“ Betrachtet man die L/B-Werte von *Monosaulax minutus* (nach CRUSAFONT et al. 1948) und *Steneofiber minutus* (nach STROMER 1928), so ist klar, daß das europäische Material einer Art angehört. Die Art sollte als *Steneofiber minutus* bezeichnet werden, da der Bezug des Materials zur amerikanischen Gattung *Monosaulax* nicht klar ist. Allerdings ist zu bemerken, daß bei *Monosaulax* nach den Werten von CRUSAFONT et al. (1948) die M3 sup. länger sind als die M1/2 sup., was bei *Steneofiber minutus* nach STROMER (1928) nicht der Fall ist. Jedoch sind die Unterschiede nicht groß, und es liegen nur wenige Daten vor, so daß hieraus keine Schlüsse gezogen werden können. Denn die große metrische Variabilität bei *St. eseri* macht es durchaus wahrscheinlich, daß es sich hier um zufällige Unterschiede handelt.

Inwieweit die Gattungen *Steneofiber* GEOFFREY und *Monosaulax* STIRTON zu sy-

nonymisieren sind, ist ohne das Studium der amerikanischen Formen nicht zu entscheiden. CRUSAFONT et al. (1948) führen einige Unterschiede zwischen *Monosaulax* und *Steneofiber* an (wobei sie *St. eseri* zu *Monosaulax* stellen).

STIRTON führt *Monosaulax* in erster Linie für amerikanische Formen ein, die als *Steneofiber* beschrieben worden sind, und stellt die europäischen Formen *jaegeri*, *eseri* und *minutus* zu dieser Gattung. Nach den Abbildungen in der Revision von ursprünglich als *Steneofiber*-Arten aufgestellten Bibern von MATTHEW (1902) ist es schwierig, eine Gattungszugehörigkeit der Funde zu beurteilen. STOUT (in SKINNER & TAYLOR 1967) ist der Meinung, daß der Gattungsname *Monosaulax* mit *Eucastor* synonym und damit ungültig sei. VOORHIES & KORTH (in Vorbereitung) dagegen betonen, daß *Eucastor* und *Monosaulax* beides valide Gattungen sind.

SAMSON & RADULESCO (1971) stellen für diese kleine Biber-Form eine eigene Gattung *Euroxenomys* auf, was sicherlich nicht berechtigt ist, da sie als Typusart *Chalicomys minutus* v. MEYER 1838 angeben und damit ein Genusname verfügbar ist. Als Unterschied zu *Steneofiber* geben sie an, daß P4 sup. neben dem Sinus nur eine offene Synklinale, nämlich die erste (also die Parastria) habe. Da dies auch bei *Steneofiber* auftritt, ist die Aufstellung einer neuen Gattung nicht notwendig.

FRANZEN & STORCH (1975) sehen in *Steneofiber minutus*, *Monosaulax minutus* und *Chalicomys minutus* dieselbe Form und stellen diese zu *Trogonthierium*. Eine Auffassung, die von MAYHEW (1978) übernommen wird, der außerdem noch andere Formen, wie *Boreofiber*, *Zamolxifiber*, *Romanocastor* und *Euroxenomys* zu *Trogonthierium* stellt. Er unterscheidet *Trogonthierium minutum*, wozu er die Form aus Dorn-Dürkheim stellt, *Tr. minus* und *Tr. cuvieri*. Er sieht in *Trogonthierium minutum* (MEYER 1838), den er mit *St. minutus* gleichsetzt, das initiale Zeitsegment einer Linie, die zu *Trogonthierium minus* und letztlich zu *Trogonthierium cuvieri* führt.

FRANZEN & STORCH (1975) nennen verschiedene Gattungsmerkmale für *Trogonthierium*, die auch bei der *minutus*-Form auftreten sollen. Als einziges deutlich von *Steneofiber* unterschiedenes Merkmal in der Dentition ist der verlängerte M3 sup. mit konischer Form zu nennen.

Vergleicht man jeweils die Längen der M3 sup. mit denen der M1/2 sup. der verschiedenen hier berücksichtigten Arten, so ist folgendes festzustellen (Abb. 36, 37):

- bei *St. viciacensis* ist M3 etwas kürzer als M1/2 (FILHOL 1879), ebenso ist es bei *St. eseri* von der Westtangenten;
- bei *St. minutus* ist M3 geringfügig länger als M1/2 nach STROMER (1928) bzw. geringfügig kürzer nach HOFMANN (1893) (also M3 etwa gleichlang wie M1/2 sup.);
- bei *St. depereti* ist M3 etwa so lang wie M1/2, zumindest nicht länger;
- bei *Monosaulax minutus* ist M3 länger als M1/2 (CRUSAFONT et al. 1948) und
- bei *Trogonthierium m. rhenanum* ist M3 deutlich länger als M1/2 (FRANZEN & STORCH 1975).

Diese Daten deuten darauf hin, daß man *Steneofiber minutus* und *Trogonthierium minutum rhenanum* aufgrund des Längenverhältnisses von M1/2 sup. zu M3 sup. trennen muß. Außerdem tritt die kleine Biberart stratigraphisch schon früher auf als *Trogonthierium* mit verlängertem M3 sup. *Trogonthierium* könnte sich nach dem Zahnbau aus *Steneofiber* entwickelt haben, denn in *St. minutus* ist die Tendenz zu einem dreieckigen P4 sup. sowie der dreieckige M3 sup. angelegt. Aber nach SCHREUDER (1951) kann *Steneofiber* nicht der Vorläufer von *Trogonthierium* gewesen sein, weil *Trogonthierium* eine Artikulation zwischen Fibula und Calcaneus hat, die *Steneofiber* nicht hat.

Nach ihrer Darstellung ist das alte Gelenk zwischen Fibula und Calcaneus bei *Conodontes* erhalten geblieben, bei *Castor* allerdings fehle es und sei wohl früh in der Serie der Vorfahren verloren gegangen, da es schon bei den ältesten europäischen Arten von *Steneofiber* aus dem Aquitan nicht mehr beobachtet werden könne. SCHREUDER (1929: 307) schreibt allerdings auch: „The joint between fibula and calcaneum ... has no prepondering systematic significance either. It happens that species of the same genus are seen with and without this joint“. Gerade die letzte Feststellung läßt daran zweifeln, ob die Fibula-Calcaneus Artikulation bei *Trogotherium* ein Argument gegen die Ableitung der Gruppe von *Steneofiber* darstellt. Es ist zu wenig über die Osteologie von *St. viciacensis* und *St. eseri* bekannt, um das Merkmal zu überprüfen; weder FILHOL (1879) noch FRIANT (1937) geben Hinweise auf das Fibula-Calcaneus-Gelenk.

Die Schwierigkeit, die Grenze zwischen den Gattungen *Steneofiber* und *Trogotherium* in dieser Entwicklungslinie zu ziehen, wird deutlich. Da die älteren, kleinen Biberformen nicht den für *Trogotherium* charakteristischen verlängerten M3 sup. aufweisen, verwende ich für sie den Namen *Steneofiber* und erst bei *Trogotherium minutum rhenanum* den Gattungsnamen *Trogotherium*.

BERGOUNIOUX & CROUZEL (1964) unterscheiden in den mittelmiozänen Sedimenten von Sansan nochmals zwischen *Steneofiber minutus* v. MEYER und *St. minimus* FILHOL, wobei *St. minimus* etwas größer sein soll als *St. minutus*. Die Untersuchung der *Steneofiber* von der Westtangente zeigt die große metrische Streuung besonders für P4 inf., so daß es problematisch erscheint, anhand der wenigen Zähne, die von BERGOUNIOUX & CROUZEL (1964) beschrieben werden, eine Aufteilung in zwei Arten zu begründen. Von GINSBURG (1967) sind die beiden von BERGOUNIOUX & CROUZEL (1964) unterschiedenen kleinen Biber aus Sansan zu *St. minutus* zusammengefaßt worden.

Schlußfolgerungen

Der dargestellte Unterschied im Längenverhältnis von M3 sup. zu M1/2 sup. deutet zwei parallele Entwicklungslinien von *St. viciacensis*/*St. eseri* ausgehend an: eine zu *St. depereti*, wo der M3 sup. nicht verlängert wird, und eine über die *minutus*-Form zu *Trogotherium*, die eine Verlängerung des M3 sup. aufweist.

Es wäre aber auch denkbar, daß sich *St. minutus* direkt von den kleinen oligozänen *Steneofiber*-Arten ableitet.

Die Betrachtung der L/B-Werte verschiedener Biber der einzelnen Zahnpositionen (Abb. 32–37) zeigt, daß die Werte des P4 inf. für *St. eseri*, *St. viciacensis*, *St. depereti* und *Tr. m. rhenanum* kaum zu trennen sind, obwohl sie aus verschiedenen Zeiten stammen. Auch morphologisch gleichen sich diese Zähne. Für die D4 inf. ist eine Aussage schwierig, weil nur wenige Vergleichswerte vorliegen (Abb. 32). Die Werte für D4 inf. von *St. depereti* liegen am oberen Rand und die von *Tr. m. rhenanum* am unteren Rand der Punktwolke von *St. eseri* der Westtangente. Deutlich von *St. eseri* abgegrenzt ist der Wert des D4 inf. von *Monosaulax minutus* und *St. viciacensis*.

Die unteren Molaren dieser Arten unterscheiden sich leicht in der Größe, wobei allerdings Überschneidungen zwischen den Punktwolken existieren.

Morphologische Unterschiede treten bei den P4 sup. und M3 sup. auf: während *St. viciacensis* und *St. eseri* rechteckige P4 sup. haben, zeigt *St. depereti* einen leicht dreieckigen und *St. minutus* und *Tr. m. rhenanum* einen deutlich dreieckigen P4 sup.

Unterschiede liegen auch in dem Längenverhältnis von M1/2 zu M3 sup. Dies zeigt, daß sich der Unterkiefer und vor allem der P4 inf. konservativ verhält und kaum taxonomische Besonderheiten aufweist. Auf diese Tatsache weist MISONNE (1957: 5) bei der oligozänen Form *St. butselensis* hin: „Les molaires inférieures sont moins caractéristiques et ne diffèrent guère de celles de *Steneofiber viciacensis* Gervais“. Und auch STEHLIN (1925, zitiert nach VIRET & MAZENOT 1948) spricht die Unmöglichkeit der morphologischen Trennung der *Steneofiber*-Arten aus: „entre les *Steneofiber* des phases successives du Miocène, il n'existe pas des différences morphologiques palpables; on ne peut caractériser les mutations que par la taille or les forts sujets du Burdigalien de Baigneaux atteignent déjà la taille habituelle du *St. jaegeri* du Vindobonien supérieur de Käpfnach.“

Die Betrachtung der metrischen Werte der Incisiven verschiedener Arten ist schwierig, weil wenige Vergleichsdaten vorliegen (Abb. 5). Da die Form der Incisiven bei *Steneofiber* recht gleichförmig ist, ist die Heranziehung dieser Zähne zu systematischen Überlegungen kaum möglich, obwohl CRUSAFONT et al. (1948) und SAMSON & RADULESCO (1971) Unterschiede in den Incisiven zwischen verschiedenen Bibern angeben. Ihre Unterscheidung zwischen konvexer, leicht konvexer und semiplaner Schmelzseite ist problematisch, da eine solche Einteilung subjektiv bleibt. Außerdem spielt ein Größeneffekt bei der Beurteilung eine Rolle: bei größeren Incisiven wirkt dieselbe Krümmung des rostralen Schmelzbandes anders als bei kleinen.

Die Schwierigkeit, die *Steneofiber*-Arten taxonomisch anhand der Zähne zu trennen, wird in dieser Diskussion deutlich. Im Laufe der Evolution der *Steneofiber*-Arten ist es zu einer graduellen Größenzunahme ohne deutliche morphologische Veränderungen gekommen, wie auch HÜNERMANN (1966) feststellt: „Nicht nur der Kronenbau der Molaren sondern auch der des Praemolaren ist innerhalb der Castoridae prinzipiell so gleichförmig, daß man ihn seit Beginn des Miozäns als konstant ansehen muß, was Funde aus der Molasse und aus Spaltenfüllungen beweisen. Unterschiede sind lediglich darin zu sehen, daß die Querschnittsgröße und die Hypsodontie allmählich zugenommen haben. Die Variabilität der Schmelzfiguren ist hingegen nicht bereichert worden.“

6. Evolution der miozänen Biber in Europa anhand der Zähne

Die Beobachtungen an *Steneofiber eseri* zeigen, daß evolutive Veränderungen in der *Steneofiber-Palaeomys*- und in der *Steneofiber-Trogotherium*-Linie am Oberkiefer stärker sind und sich der Unterkiefer konservativer verhält. An den einzelnen Zähnen gehen die Entwicklungen von den Zahnspitzen aus und sind daher bei abgenutzten Zähnen nicht zu beurteilen. Die Entwicklung äußert sich insbesondere in einer schrittweisen Verlängerung der Striae/iide, einer generellen Größenzunahme und einer Verstärkung der Hypsodontie. Neben der Verlängerung der Striae/iide an den einzelnen Zähnen wird die Zahnreihe im ganzen etwas länger und der Praemolar, besonders im Unterkiefer, im Verhältnis zu den Molaren verlängert. Dies ist bei *Castor* nicht so deutlich, weshalb er nicht in diese Entwicklungslinie eingereiht werden kann. Dabei ist die Unterkieferzahnreihe immer länger als die Oberkieferzahnreihe.

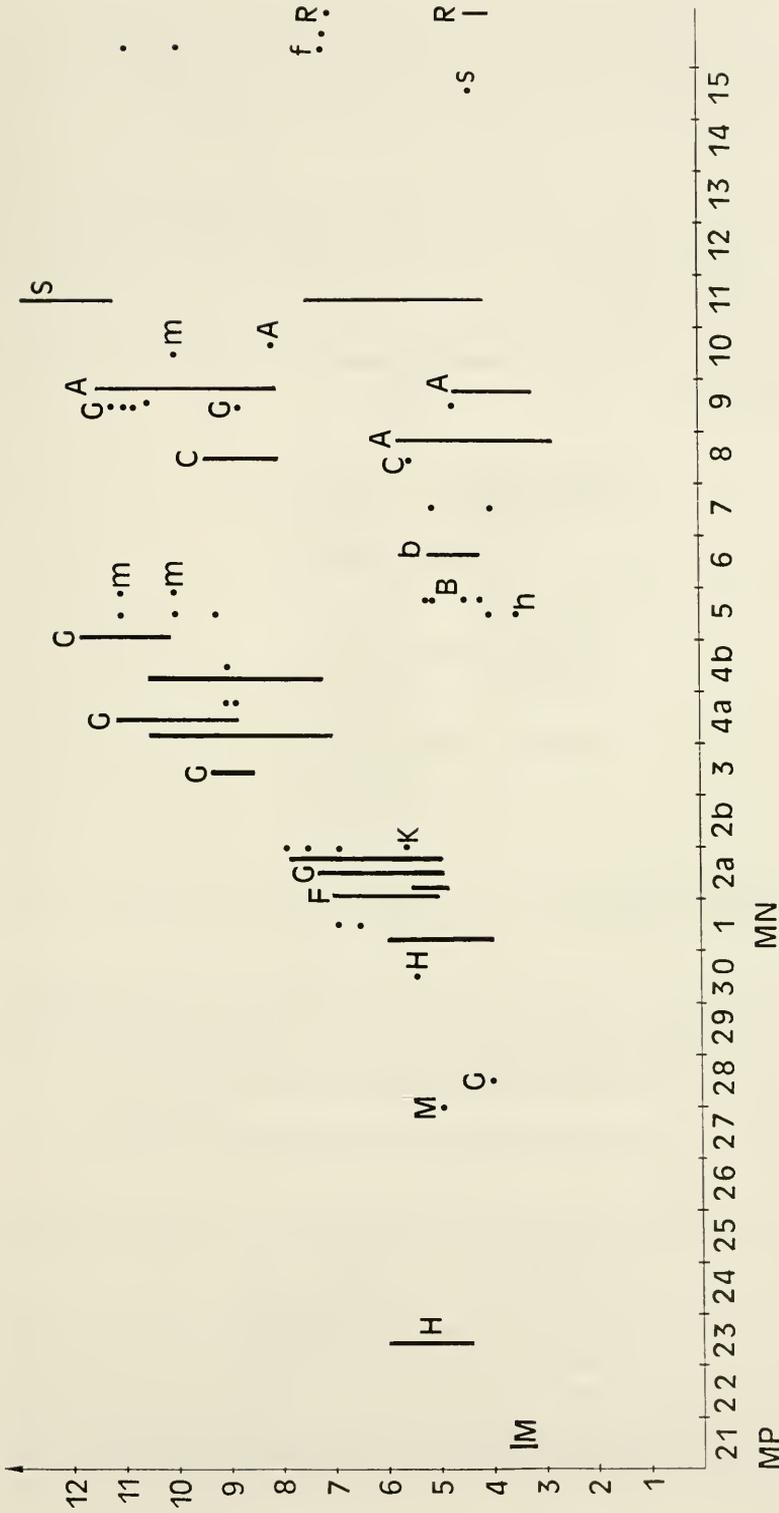


Abb. 40. Längen einiger P4 inf. verschiedener Biber nach Alter der Fundstellen aufgetragen. Auf die Eintragung von Artnamen wird hier verzichtet. Die Daten entstammen verschiedener Literatur (A – ALDANA CARRASCO 1992; B – BERGOUNIOUX & CROUZEL 1964; C – CRUSAFONT et al. 1948; f – FEJFAR 1964; F – FILHOL 1879; G – GINSBURG 1971; h – HOFMANN 1893; H – HUGUENEY 1975; K – KUSS 1960; m – MAYET 1908; M – MISONNE 1957; R – RADULESCO & SAMSON 1967, 1972; s – SULIMSKI 1964; S – FRANZEN & STORCH 1975) sowie eigenen Messungen in verschiedenen Sammlungen (nicht gekennzeichnet).

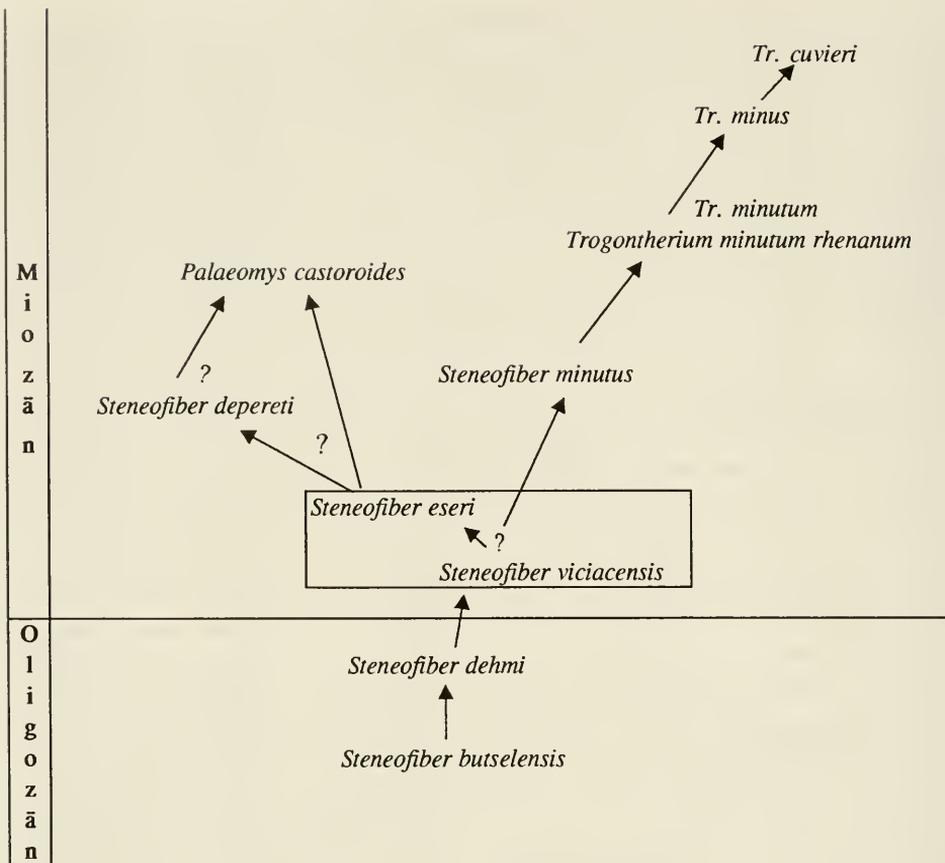


Abb. 41. Hypothetische Phylogenie der europäischen miozänen Biber der *Steneofiber*-Linie anhand der Zahnmorphologie.

Die Auftragung der Zahnreihenlängen und der L/B-Werte einzelner Zahnpositionen, bes. P4 inf. (Abb. 40), in Abhängigkeit vom Alter der Fundstelle gibt einige Hinweise zur Evolution der Biber (Abb. 41):

- Die Schmelzfalten werden länger und nehmen immer mehr Raum auf der Kaufläche ein.
- Aus dem Oligozän sind nur wenige Biber aus wenigen Fundstellen bekannt, die alle klein sind.
- Zu Beginn des Miozäns setzt eine starke metrische Variabilität ein, wie sie bei *St. viciacensis* aus St. Gérard und *St. eseri* von der Westtangente und im Mainzer Becken festzustellen ist.
- Aus dieser heterogenen Gruppe entwickelt sich die größere Form *St. depereti* und wohl parallel die kleine Form *St. minutus*; diese Arten verlängern den M3 sup. nicht.
- Auf *Steneofiber* läßt sich *Palaeomys castoroides* zurückführen, der die grundlegende Zahnmorphologie von *Steneofiber* beibehält, aber die Hypostriate/iide in den Praemolaren bis zur Zahnbasis hin verlängert und auch die anderen Striae/iide verlängert. In dieser Entwicklungslinie wird der P4 sup. stärker dreieckig. Es fragt sich aufgrund der recht früh auftretenden P4 inf. mit zur Basis durchgehenden Hypo-

striide, ob sich *Palaeomys* und *St. depereti* nicht etwa gleichzeitig von *St. eseri/vicia-censis* ableiten, oder ob *Palaeomys* auf *St. depereti* zurückgeht.

– Über die *St. minutus*-Form entwickelt sich *Trogotherium* mit deutlich verlängerten M3 sup. Auch in dieser Linie wird der P4 sup. stärker dreieckig. Die Formen von *Trogotherium* erlebten eine Größenzunahme im oberen Miozän bis Pleistozän (MAYHEW 1978).

– Die Aufspaltung in eine größere und kleinere Form wird beim Material von Langenau, Günzburg/Reisensburg und Steinheim deutlich, wo jeweils eine kleine und eine große Biber-Art zusammen vorkommen:

In Langenau (MN 4b) (Material SMNS) handelt es sich um *St. minutus* und *St. depereti* (Abb. 42), in Günzburg/Reisensburg (MN 5) (Material BSP) und in Steinheim (MN 7) (Material SMNS) um *Palaeomys castoroides* und *St. minutus* (Abb. 43; Tab. III).

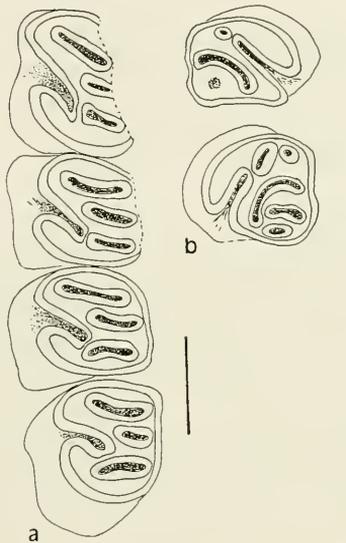


Abb. 42. Großer und kleiner Castoride aus Langenau; Balken = 5mm.
 a: Mandibularzahnreihe sin. von *St. depereti*; SMNS 40686.
 b: M 1/2 sup. sin. von *St. minutus*; SMNS 43113; M3 sup. dext. von *St. minutus*; SMNS 43131.
 c: buccale, oclusale und linguale Ansicht eines P4 dext.

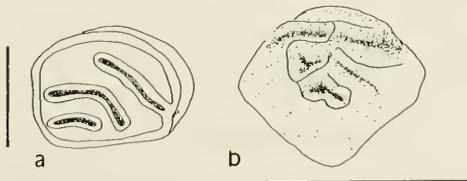


Abb. 43. Großer und kleiner Castoride aus Steinheim; Balken = 5mm.
 a: stark usierter M1/2 sup. sin. von *St. depereti*; SMNS 46196.
 b: Keim eines P4 sup. sin. von *St. minutus*; SMNS 42774.

7. Zusammenfassung der taxonomischen Zahn-Merkmale

Es wird versucht, die für die Taxonomie wichtigen morphologischen Merkmale der diskutierten Biber zusammenfassend darzustellen. Die Beschreibungen basieren auf den Untersuchungen des in der Einleitung erwähnten Materials sowie bei *Trogotherium* im wesentlichen auf den Abbildungen von SCHREUDER 1929.

Gattung *Steneofiber* GEOFFREY 1833

- Zähne subhypsodont mit deutlichen Wurzeln; Praemolar ist der längste Zahn in der Mandibular- und Maxillarzahnreihe; Striae/iide nie mit Zement gefüllt;
- Backenzähne mit Hypostria/iid, das jeweils bis in das untere Drittel der Kronenhöhe zieht und Mesostria/iid, das etwa ein Viertel der Kronenhöhe hinabzieht;
- M inf. quadratisch bis rechteckig, werden mit zunehmender Usur breiter und kürzer;
- M sup. durch stark gebogenen Mesoflexus charakterisiert; M3 sup. nicht verlängert, etwa so lang oder geringfügig kürzer als M1/2 sup.; variabel in der Verteilung der Fossetten;
- Incisiv mit leicht convexer Schmelzseite; dreieckig im Querschnitt, eher etwas länger als breit (vgl. Abb. 4 für Meßstrecken); glatter bis leicht geriefter Schmelz.

Steneofiber eseri (v. MEYER 1846)

- P4 inf. etwa achtförmig in unabgekautem Zustand; nur mit Hypo- und Mesostriid; Ansätze zu lingualer oder mesialer Öffnung von Parafossettid vorhanden;
- M inf. Para- und Metafossettid zeigen in unabgenutztem Zustand Öffnung nach lingual, von Striiden kann kaum gesprochen werden; 1 zusätzliches mesiales Fossettid, so lange Mesostriid nicht geschlossen ist; M1,2,3 inf. morphologisch gleichförmig, M3 nur geringfügig kleiner;
- P4 sup. rechteckig in der Grundform; Parafossette zeigt in wenig abgekautem Zustand Öffnung nach lateral; Parafossette mesial von Hypoflexus gelegen;
- M1,2 sup. etwa quadratisch, werden mit zunehmender Usur breiter; Ansätze zu Metastriae sind vorhanden; M3 sup. Tendenz zu dreieckigem Kauflächenquerschnitt.
- P4 inf. Ansätze zu 1–2 Striiden lingual
- M inf. Ansätze zu 3 Striiden lingual
- P4 sup. 2 kurze Striae buccal
- M sup. 1–2 Striae buccal

Steneofiber viciacensis GERVAIS 1852

Wie *Steneofiber eseri*, nur etwas kleiner.

Steneofiber depereti MAYET 1908

- Backenzähne stärker hypsodont als bei *St. eseri* und *St. viciacensis*; Para- und Metafossetten/ttiden füllen in buccal-lingualer Richtung größeren Bereich der Kaufläche aus;
- M inf. Para- und Metastriid eher sichtbar, länger als bei *St. eseri* und *viciacensis*;

- P4 sup. Kauflächenquerschnitt stärker dreieckig und mit Parastria; Parafossette auf der Kaufläche in deutlicher Verlängerung des Hypoflexus gelegen, beide bilden eine Linie im vorderen Drittel des Zahnes.

Stenofiber minutus v. MEYER 1838

- P4 sup. Kauflächenquerschnitt dreieckig; Paraflexus in deutlicher Verlängerung des Hypoflexus gelegen, beide bilden eine Linie im vorderen Drittel des Zahnes; kurze Parastria vorhanden;
- kleinere Zähne als *St. viciacensis*; M3 sup. etwas kürzer als M1/2 sup.

Gattung *Palaeomys* KAUP 1832

Palaeomys castoroides KAUP 1832

Bezug: Material aus Eppelsheim, Slg Darmstadt.

- Zähne hypsodont, bilden aber spät noch kurze Wurzeln aus; Para- und Metafossetten/tide auf der Kaufläche sehr lang, fast vom ligualen Rand bis zum buccalen Rand durchgehend, gerade bis leicht gebogen oder gewellt; Striae/tide teils mit Zement gefüllt;
- Incisiv mit glattem bis leicht gerieftem Schmelz; Schmelzband nach rostral gerade bis leicht gewölbt;
- P4 inf. längster Zahn im Unterkiefer, länglich bis leicht 8-förmig; Hypostriid breit, bis zum Wurzelansatz durchziehend; Mesostriid lang, zwischen der Hälfte der Kronenhöhe und fast der Basis des Zahnes. Wie das Material zeigt, sind die Striide variabel (Abb. 39): 3 von 4 P4 inf. haben ein Parastriid, das etwa halb so lang ist wie das Mesostriid, 1 Zahn hat nur Metastriid, das etwa halb so lang ist wie Mesostriid, 1 Zahn hat sowohl Para- als auch Metastriid; hier ist Parastriid länger als Metastriid; 2 Zähne zeigen Para- und Mesostriid, hier könnte Metastriid schon geschlossen sein; 2 Zähne sind lingual vor Parastriid im unteren Kronenbereich nochmals eingekerbt;
- M inf., ein wenig abgekauter zeigt Para-, Meso- und Metastriid, beide ca. halb so lang wie Mesostriid, dies weniger als 1/3 der Kronenhöhe lang; Hypostriid bis fast zur Kronenbasis;
- P4 sup. längster Zahn in der Zahnreihe; M1, 2, 3 sup. etwa gleichlang; P4 sup. Hypostria bis zur Basis oder bis fast zur Basis; Kaufläche rechteckig bis deutlich dreieckig, je nach Abkaugegrad; wenig usierter P4 sup. zeigt Para-, Meso- und Metastria, wobei Parastria am längsten und fast so lang wie Hypostria ist, Mesostria etwa 1/3 der Kronenhöhe und Metastria etwa halb so lang wie Mesostria, d. h. bei stärker usierten Zähnen nur Para- und Mesostria zu erkennen; Hypoflexus zieht auf der Kaufläche gerade nach mesio-lingual und liegt in einer Linie mit dem Paraflexus;
- M3 sup. zeigt Para-, Meso- und Metastria; es ist anzunehmen, daß dasselbe Muster für die anderen M sup. auch gilt. M3 sup. hat eine dreieckige Grundform, ist aber nicht konisch verlängert.
- P4 inf. 3 Striide lingual
- M inf. 2–3 Striide lingual
- P4 sup. 3 Striae buccal
- M sup. 3 Striae? – nach M3 sup. wahrscheinlich

Gattung *Trogotherium* FISCHER 1809

- Striae/iide nie mit Zement gefüllt wie bei *Castor*; Para-, Meso- und Metastriae/iide in allen Zähnen deutlich und lang; Hypostriae/iid reicht nicht bis zur Kronenbasis;
- im Laufe der Evolution Größenzunahme der Arten (vgl. MAYHEW 1978);
- P4 inf. längster Zahn in der Mandibularzahnreihe, rechteckig, in juvenilem Zustand 8-förmig, länglich oval bei starker Usur; Hyposträid ca. 1/2 bis 1/3 der Kronenhöhe (Unterschied kommt durch Wachstum des Zahnes zustande); Para-, Meso- und Metasträid; Mesosträid am längsten, Metasträid etwas kürzer als Parasträid; 1 Zahn zeigt kein Parasträid, aber mesial von der Position des Parasträids eine Kerbe; Para- und Metafossette auf Kaufläche sehr lang;
- M1–3 inf. morphologisch ähnlich, rechteckig bis quadratisch, in sehr stark usiertem Zustand leicht oval; dann nur noch Hypo- und Mesofossettid vorhanden; in juvenilen M inf. Para-, Meso- und Metafossettid offen;
- P4 sup. und M3 sup. die längsten Zähne, mit zunehmender Usur wird M3 sup. länger als P4 sup.;
- P4 sup. leicht dreieckig, variiert bei den Arten; Hypostriae nicht zur Basis durchgehend; liegt im vorderen Drittel des Zahnes; Para- Meso- und Metastriae, wobei Metastriae am kürzesten ist; Mesoflexus stark gebogen und zieht disto-lateral bis zum lingualen Schmelzrand; auch Metaflexus stark gebogen; im hinteren Bereich des Zahnes ist der äußere Schmelz sehr dünn, oder stark abgenutzt, so daß er kaum in Erscheinung tritt und es so aussieht, als würden Metaflexus und Mesoflexus in den hinteren Zahnrand hineinragen; Hypo- und Paraflexus auf der Kaufläche in einer Linie;
- M1/2 sup. rechteckig bis leicht dreieckig, mit zunehmender Usur werden sie stärker oval; in wenig usiertem Zustand Para- und Hypoflexus in einer Linie; liegen beide im vorderen Drittel des Zahnes; Meso- und Metaflexus stark gebogen, ähnlich wie beim Praemolar; mit Para-, Meso- und Metastriae;
- M3 sup. dreieckig, konisch verlängert, was mit fortschreitender Usur verstärkt wird; im distalen Bereich zusätzliche Fossetten, die nach außen offen sind.
- P4 inf. 3 Striide lingual
- M inf. 3 Striide lingual
- P4 sup. 3 Striae buccal
- M sup. 3 Striae buccal

Gattung *Castor* LINNÉ 1758

Castor fiber LINNÉ

- Striide/iae mit Zement gefüllt;
- Incisiven der adulten Tiere mit fast geradem Schmelzband nach rostral, aber bei juvenilen Tieren ist es konvex gebogen; glatter Schmelz;
- Para-, Meso- und Metaflexid/us jeweils lang, ziehen auf der Kaufläche fast bis zur gegenüberliegenden Seite;
- P4 inf. längster Zahn im Unterkiefer, der Längenunterschied zu M inf. aber nicht so ausgeprägt wie bei *Steneofiber*; Grundform rechteckig; Hyposträid reicht bis fast zur Kronenbasis, bei stark abgekauten Zähnen ist der Abstand zur Basis größer (bedingt durch Hypsodontie); Para-, Meso-, und Metasträid; Mesosträid bis fast zur

- Wurzel, Parastriid geringfügig kürzer, Metastriid noch etwas kürzer; Form und Verteilung der Fossettiden variabel (vgl. HÜNERMANN 1966); Mesoflexid zieht mit zunehmender Usur stärker gebogen nach mesio-buccal;
- M inf. Länge und Breite nimmt von M1 zu M3 ab; Striide und Fossettiden wie bei P4; Para-, Meso- und Metaflexid bleiben im wesentlichen gerade;
 - P4 sup. leicht dreieckig, besonders bei stärkerer Usur; längster Zahn im Oberkiefer; Hypostria nicht ganz bis zur Basis durchziehend, aber doch lang; Para-, Meso- und Metastria; Para- und Mesostria etwa gleich lang, Mesostria ca. 1/3 kürzer als Hypostria; Metastria etwas kürzer; Hypo- und Paraflexus im vorderen Drittel des Zahnes in einer Linie;
 - M sup. Länge und Breite nehmen von M1 nach M3 ab; M1/2 sup. rechteckig, im juvenilen Stadium länger als breit, mit zunehmender Usur etwas breiter als lang; Mesoflexus gebogen, Hypo- und Paraflexus in einer Linie, im vorderen Teil des Zahnes, aber nicht so ausgeprägt im vorderen Drittel wie bei P4 sup.; mit zunehmender Usur wird Hypoflexus mächtiger und Parafossette verschwindet; Meso- und Metaflexus lang, später dominiert der gebogene Mesoflexus auf der Kaufläche und für Metafossette nur wenig Raum; Para-, Meso- und Metastriae wie bei P4 sup.;
 - M3 sup. dreieckig, in der Länge gegenüber den anderen Molaren leicht reduziert; Paraflexus auf der Kaufläche länger als Hypoflexus (kann aber ein variables Merkmal sein); Mesoflexus scheint in juvenilen Zähnen den distalen Bereich des Zahnes durch eine Öffnung sowohl lingual als auch buccal abzuschnüren; distal mehrere isolierte Schmelzinseln, im usierten Zustand nur noch Metafossette.
- P4 inf. 3 Striidae lingual, lang
 - M inf. 3 Striidae lingual, lang
 - P4 sup. 3 Striae buccal,
 - M sup. 3 Striae buccal

8. Literatur

- ALDANA CARRASCO, E. J. (1992): Los Castoridae (Rodentia, Mammalia) del Neógeno de Cataluña (España). – *Treb. Mus. geol. Barcelona* 2, 99–141; Barcelona.
- BAUDELLOT, S. (1972): Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Mioène de Sansan (Gers). – Thèse Univ. Toulouse, 364+XVI S., 90 Abb., 16 Taf.; Toulouse.
- BERGOUNIOUX, F.-M. & CROUZEL, F. (1964): Sur quelques Castoridés du bassin d'Aquitaine. – *Bull. Soc. géol. France, sér. 7*, 6: 253–258; Paris.
- BUCHER, H., GINSBURG, L. & CHENEVAL, J. (1985): Nouvelles données et interprétations sur la formation des gisements de vertébrés aquitaniens de Saint-Gérand-Le-Puy (Allier, France). – *Geobios*, 18/6: 823–832, 6 Abb.; Lyon.
- CRUSAFONT, P. M., VILLATA, F. & BATALLER, I. R. (1948): Los Castores fósiles de España. Parte 1 und 2. – *Bol. Inst. Geol. España*, 61: 319–449, 11 Taf.; Madrid.
- DJOSKIN, W. W. & SAFANOW, W. G. (1972): Die Biber der Alten und Neuen Welt. – *Die Neue Brehm Bücherei*, 437, 168 S., 50 Abb., 25 Abb.; Lutherstadt.
- ESER (1847): Vorzeigung von Fossilien aus dem Portland-Kalk und dem Süßwasserkalk von Ulm (Vortragsreferat). – *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, 2: 147, Taf. 3, Abb. 1a,b; Stuttgart.
- FEJFAR, O. (1964): The Lower-Villafranchian vertebrates from Hajanácka near Filákovo in Southern Slovakia. – *Rozpr. ústredn. ústav. geol.*, 30: 1–115, 58 Abb., 20 Taf.; Praha.
- FILHOL, M.H. (1879): Étude des mammifères fossiles de Saint-Gérand le Puy (Allier). – *Ann. Sci. géol.*, 10: 1–252, 30 Taf.; Paris.

- FRANZEN, J. J. & STORCH, G. (1975): Die unterpliozäne (turolische) Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland); 1. Entdeckung, Geologie, Mammalia: Carnivora, Proboscidea, Rodentia. Grabungsergebnisse 1972–1973. – Senckenbergiana lethaea, 56/4–5: 233–303, 8 Taf.; Frankfurt.
- FREYE, H.-A. (1959): Descriptive Anatomie des Craniums vom Elbe-Biber (*Castor fiber albicus* MATSCHIE 1907). – Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. R., 8: 913–962, 29 Abb.; Halle.
- FRIANT, M. (1937): Recherches sur les caractères ostéologiques des Castoridés (*Steneofiber*, *Castor*). – Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, sér. 6, 14: 105–124, pl. 8 & 9; Paris.
- GEOFFREY, E.-F. (1833): Considérations sur des ossements fossiles la plupart inconnus, trouvés et observés dans les bassins de l'Auvergne. – Révue encyclopédique (Paris), 59: 76–95; Paris.
- GERVAIS, P. (1859): Zoologie et Paléontologie française. (Animaux vertébrés): Première partie: Mammifères. 2. Ed., 544 S., 84 Taf.; Paris (Arthur Bertrand).
- GINSBURG, L. (1967): Une faune de Mammifères dans l'Helvétien marin de Sos (Lot-et-Garonne) et de Rimbez (Landes). – Bull. Soc. géol. France, sér. 7, 9: 5–18; Paris.
- (1971): Sur l'évolution des *Steneofiber* (Mammalia, Rodentia) en France. – C.R. Acad. Sci. Paris, sér. D, 273: 2159–2161; Paris.
- (1975): Étude paléontologique des Vertébrés pliocènes de Pont-de-Gail (Cantal). – Bull. Soc. géol. France, sér. 7, 17: 752–759, 1 Taf.; Paris.
- HEIZMANN, E. P. J., BLOOS, G., BÖTTCHER, R., WERNER, J. & ZIEGLER, R. (1989): Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik: zwei neue Wirbeltier-Faunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 153: 14 S., 6 Abb.; Stuttgart.
- HOFMANN, A. (1893): Die Fauna von Göriach. – Abh. kais.-k. geol. Reichsanst., 15/6: 1–87, 17 Taf.; Wien.
- HUGENEY, M. (1975): Les Castoridae (Mammalia, Rodentia) dans l'Oligocène d'Europe. – Colloques Internat. Centre National de la Recherche Scientifique, 218: 791–804, 2 Taf.; Paris.
- HUGENEY, M. & ESCUILLIÉ, F. (1995): K-strategy and adaptive specialization in *Steneofiber* from Montaigu-le-Blin (Dept. Allier, France; Lower Miocene, MN 2a ± 23 Ma): first evidence of fossil life-history strategies in castorid rodents. – Palaeogeography, -climatology, -ecology, 113: 217–225; Amsterdam.
- HÜNERMANN, K. A. (1966): Der Bau des Biber-Praemolaren und seine Verwendbarkeit für die Systematik der Castoridae (Rodentia, Mammalia). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 125: 227–234; Stuttgart.
- KAUP, J. J. (1832): Beschreibung dreier Gattungen urweltlicher Nager des zoologischen Museums zu Darmstadt, welche von den jetzt lebenden Genera verschieden sind. – Isis, 1832/9: 992–995, Taf. 26; Leipzig.
- (1839): Mitteilungen an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. Geol. Pal., 1839: 315–316; Stuttgart.
- KUSS, S. F. (1960): Eine neuentdeckte Säugetierfauna aus dem Aquitan von Büchelberg in der Pfalz. – Notizbl. Hess. Landesamt Bodenforsch., 88: 29–62, Taf. 3–7; Wiesbaden.
- LARTET (1851): Notice sur la colline de Sansan. 47 S.; Auch (Portes).
- LAVOCAT, R. (1951): Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. 153 S., 26 Taf., 1 Karte; Paris (Editions Sciences et Avenir).
- MATTHEW, W. D. (1902): A horned rodent from the Colorado Miocene. With a revision of the Mylagauli, beavers, and horned hares of the American Tertiary. – Bull. Amer. Mus., 16: 291–310; New York.
- MAYET, L. (1908): Étude des Mammifères Miocènes des sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. – Ann. Univ. Lyon, n. s. 1, 24: 1–336, 100 Abb., 12 Taf.; Lyon & Paris.
- MAYHEW, D. F. (1978): Reinterpretation of the extinct beaver *Trogotherium*. – Phil. Trans. R. Soc. London S. B., 281: 407–438, 9 Abb.; London.
- (1979): Evolution of a dental character in the beaver *Castor fiber* L. (Mammalia: Rodentia). – Zool. J. Linn. Soc., 65: 177–184; London.
- MEYER, H. v. (1838): Mitteilungen an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. Geol. Pal., 1838: 413–418, Stuttgart.
- (1846): Mitteilungen an Prof. Bronn. N. Jb. Min. Geol. Pal., 1846: 462–476; Stuttgart.
- MISONNE, X. (1957): Mammifères oligocènes de Hoogbutsel et de Hoeleden. – Bull. Inst. R. Sci. nat. Belgique, 33/51: 1–16, 2 Taf.; Brüssel.

- PIECHOCKI, R. (1977): Zahnanomalien beim Elbebiber *Castor fiber albicus*. – Hercyna, NF 14/2: 187–195; Leipzig. – [1977a]
- (1977): Ökologische Todesursachenforschung am Elbebiber (*Castor fiber albicus*). – In: STUBBE, H. (Hrsg.): Beiträge zur Jagd- und Wildforschung 10: 332–341; Berlin. – [1977b]
- (1986): Osteologische Kriterien zur Altersbestimmung des Elbebibers *Castor fiber albicus*. – Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden, 41/15: 177–183; Dresden.
- PIECHOCKI, R. & STIEFEL, A. (1977): Zahndurchbruch und Zahnwechsel beim Elbebiber, *Castor fiber albicus*. – Anat. Anz., 142: 374–384; Dresden.
- POMEL, A. (1847): Note sur des animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. – Bull. Soc. géol. France, 4: 378–385, Taf. 4; Paris.
- (1853): Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier, 1853; Paris (Baillière).
- RADULESCO, C. & SAMSON, P.-M. (1967): Observations sur les Castoridés du Villafranchien inférieur de Romanie. – C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D, 265: 591–594; Paris.
- RADULESCO, C. & SAMSON, P.-M. (1972): Nouvelles données sur les Castoridés (Rodentia, Mamm.) du Villafranchien inférieur de la Dépression de Brasov (Roumanie). – N. Jb. Geol. Pal. Mh., 1972/2: 95–107; Stuttgart.
- ROTHAUSEN, K. (1969): Zonierung und Konnexen einer Abfolge oberaquitainer Land-Ökosysteme. – Notizbl. Hess. Landesamt Bodenforsch., 97: 81–97; Wiesbaden.
- (1988): Carnivoren im Kalktertiär (Oberoligozän–Untermiozän) des Mainzer Beckens (1. Amphicyonidae). – Geol. Jb., A, 110: 241–260; Hannover.
- SAMSON, P.-M. & RADULESCO, C. (1971): Remarques sur l'évolution des Castoridés (Rodentia, Mammalia). – Livre du cinquantenaire de l'Institut de Spéologie „Émile Racovitza“, Colloque natl. de Spéologie, 1971: 437–449; Bucarest.
- SCHLOSSER, M. (1884): Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. – Palaeontographica, 31: 19–162, 7 Taf.; Cassel.
- (1924): Tertiary Vertebrates from Mongolia. – Palaeontologica Sinica, Ser. C, 1: 1–132, 6 Taf.; Peking.
- SCHREUDER, A. (1929): *Conodontes (Trogontherium)* and *Castor* from the Teglian Clay compared with the Castoridae from other localities. – Archives du Musée Teyler, sér. III, 6: 99–321, 16 Taf.; Haarlem.
- (1931): *Conodontes, Trogontherium* and the other Castoridae. – Pal. Z., 13, 148–176; Berlin.
- (1951): The three species of *Trogontherium*, with a remark on *Anchitheriomys*. – Archives Néerlandaises de Zoologie Leiden, 8/4: 400–433; Leiden.
- SKINNER, M. F. & TAYLOR, B. E. (1967): A revision of the geology and paleontology of the Bijou Hills, South Dakota. Darin: Addendum: rodent identification by T. M. Stout. – Amer. Mus. Novitates, 2300: 1–53; New York.
- STEHLIN, H. G. & SCHAUB, S. (1950): Die Trigonodontie der simplidentaten Nager. – Schweiz. Palaeont. Abh., 67: 5–385, 620 Abb.; Basel.
- STIRTON, R. A. (1935): A review of tertiary beavers. – Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 23/13: 391–458, 142 Abb., 2 Kt., 2 charts; Berkeley.
- STROMER, E. (1928): Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-nat. Abt., 32/1: 1–71, 3 Taf.; München.
- SULIMSKI, A. (1964): Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Weze I (Poland). – Acta Palaeontologica Polonica, 9/2: 1–244, 16 Taf.; Warszawa.
- TULLBERG, T. (1899): Über das System der Nagetiere. Eine phylogenetische Studie. – Nova Acta Reg. Soc. Upsal., Ser. 3, 18: 1–514; Upsala.
- VIRET, J. (1925): Sur la faune de Rongeurs de Saint-Gérand-le-Puy (Allier). – C.R. Acad. Paris, 181/1: 337–339; Paris.
- (1929): Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. – Ann. Univ. Lyon, n. s. 1, 47: 1–305., 32 fig, 32 Taf.; Lyon/Paris.
- VIRET, J. & MAZENOT, G. (1948): Nouveaux restes de mammifères dans le gisement de lignite Pontien de Soblay (Ain). – Ann. Paléont./Vertébrés, 34: 19–58, 2 Taf.; Paris.
- VOORHIES, M. R. & KÖRTH, W. W. (in Vorbereitung): Validity of the later Tertiary beaver genera *Eucastor* Leidy and *Monosaulax* Stirton (Castoridae, Rodentia).

WERNER, J. (1994): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süd-deutschlands – Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 200: 263 S., 8 Taf., 139+XIII Abb., 21 Tab.; Stuttgart.

ZIEGLER, R. & WERNER, J. (1994): Die Kleinsäugerfauna von Lautern 2 bei Ulm – Ein Beitrag zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 207: 69 S., 5 Taf., 10 Abb., 7 Tab.; Stuttgart.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. C. Stefen, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D 70191 Stuttgart.

Anhang

Tab. I. Statistische Werte zu den Incisiven von *Steneofiber eseri* von der Westtangente. Der kleinste Zahn, der aus beiden Gruppen herausfällt, bleibt unberücksichtigt.

Zahn	Fund.		N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.
Incisiven klein	WT	L	8	3	4	3,78	0,368
		B	8	4,3	4,9	4,56	0,329
Incisiven groß	WT	L	28	4,9	6,2	5,26	0,345
		B	27	4,9	6,9	6,01	0,493

Abkürzungen:

Fund. – Fundort; WT – Westtangente; x min. – kleinster Wert; x max. – größter Wert; Mw. – Mittelwert; Stabw. – Standardabweichung; L – Länge; B – Breite.

Tab. II. Statistische Werte zu *Steneofiber eseri* von der Westtangente und zu anderen Bibern.

Zahn / Taxon	Fund./ Lit.		N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.	$\mu =$ $x \pm \dots$
D4 inf. <i>St. eseri</i>	WT	L	6	4,2	5,14	4,62	0,412	$\pm 0,432$
		B	5	3,0	4,05	3,77	0,441	$\pm 0,547$
P4 inf. <i>St. eseri</i>	WT	L	41	4,9	8,0	6,67	0,882	$\pm 0,278$
		B	39	4,47	6,1	5,47	0,656	$\pm 0,215$
P4 inf. basal <i>St. eseri</i>	WT	L	21	7,0	9,0	8,22	0,547	$\pm 0,248$
		B	23	5,5	7,0	6,29	0,452	$\pm 0,195$
M1 inf. <i>St. eseri</i>	WT	L	18	4,35	5,5	5,11	0,311	$\pm 0,154$
		B	17	3,5	6,5	5,01	0,853	$\pm 0,438$
M1 inf. klein <i>St. eseri</i>	WT	L	5	5,0	5,25	5,14	0,123	$\pm 0,152$
		B	5	3,5	4,75	4,04	0,454	$\pm 0,563$
M1 inf. groß <i>St. eseri</i>	WT	L	18	5,0	5,5	4,96	0,418	$\pm 0,207$
		B	14	5,0	6,5	5,54	0,422	$\pm 0,244$
M2 inf. <i>St. eseri</i>	WT	L	15	4,14	5,2	4,86	0,429	$\pm 0,238$
		B	14	3,3	6,2	4,78	0,798	$\pm 0,461$
M2 inf. klein <i>St. eseri</i>	WT	L	4	4,5	5,12	4,78	0,259	$\pm 0,412$
		B	4	3,3	4,09	3,72	0,327	$\pm 0,519$

Zahn / Taxon	Fund./ Lit.	N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.	$\mu =$ $x \pm \dots$	
M2 inf. groß <i>St. eseri</i>	WT	L	10	4,14	5,49	4,98	0,406	$\pm 0,290$
		B	12	4,68	6,2	5,22	0,395	$\pm 0,251$
M3 inf. <i>St. eseri</i>	WT	L	7	4,66	5,19	4,89	0,179	$\pm 0,166$
		B	7	3,8	4,59	4,47	0,316	$\pm 0,292$
M3 inf. klein <i>St. eseri</i>	WT	L	2	4,66	5,0	—	—	—
		B	2	3,8	4,26	—	—	—
M3 inf. groß <i>St. eseri</i>	WT	L	5	4,75	5,19	4,92	0,177	$\pm 0,219$
		B	5	4,5	4,8	4,65	0,113	$\pm 0,140$
M inf. gem. <i>St. eseri</i>	WT	L	28	4,15	5,5	4,95	0,314	$\pm 0,122$
		B	27	3,52	5,5	4,33	0,699	$\pm 0,277$
M inf. gem. kl. <i>St. eseri</i>	WT	L	17	4,15	5,42	4,83	0,293	$\pm 0,151$
		B	18	3,5	4,3	3,9	0,228	$\pm 0,113$
M inf. gem. gr. <i>St. eseri</i>	WT	L	10	4,85	5,48	5,19	0,216	$\pm 0,155$
		B	9	4,69	6,0	5,18	0,501	$\pm 0,385$
M inf. alle <i>St. eseri</i>	WT	L	67	4,14	5,5	4,97	0,338	$\pm 0,037$
		B	68	3,3	6,5	4,67	0,782	$\pm 0,089$
M 1/2 inf. kl. <i>St. eseri</i>	WT	L	11	4,14	5,12	4,95	0,251	$\pm 0,169$
		B	28	3,3	4,75	3,93	0,319	$\pm 0,125$
M 1/2 inf. gr. <i>St. eseri</i>	WT	L	33	4,14	5,49	4,96	0,379	$\pm 0,135$
		B	36	4,68	6,5	5,32	0,458	$\pm 0,208$
D4 sup. <i>St. eseri</i>	WT	L	6	4,0	4,25	4,12	0,139	$\pm 0,146$
		B	6	3,23	4,0	3,74	0,380	$\pm 0,399$
P4 sup. <i>St. eseri</i>	WT	L	27	4,99	7,77	6,06	0,607	$\pm 0,320$
		B	24	3,42	7,0	5,58	0,987	$\pm 0,502$
M1 sup. <i>St. eseri</i>	WT	L	16	3,95	6,2	4,88	0,612	$\pm 0,324$
		B	20	3,67	7,0	5,02	0,887	$\pm 0,453$
M2 sup. <i>St. eseri</i>	WT	L	14	4,0	4,9	4,46	0,302	$\pm 0,221$
		B	12	3,7	5,2	4,38	0,386	$\pm 0,139$
M1/2 sup. <i>St. eseri</i>	WT	L	43	4,0	4,9	4,66	0,501	$\pm 0,157$
		B	44	3,67	7,0	4,71	0,835	$\pm 0,277$
M3 sup. <i>St. eseri</i>	WT	L	20	3,25	4,9	4,08	0,401	$\pm 0,188$
		B	18	2,71	5,04	4,15	0,572	$\pm 0,285$
M1/2s. gem. <i>St. eseri</i>	WT	L	12	4,0	5,73	4,67	0,422	$\pm 0,363$
		B	12	3,32	6,2	4,48	0,948	$\pm 0,641$
M sup. <i>St. minutus</i>	Au/G	L	6	2,88	3,2	3,01	0,107	$\pm 0,112$
		B	7	2,95	3,6	3,06	0,205	$\pm 0,246$
M inf. <i>St. minutus</i>	Au/G	L	6	2,99	4,0	3,22	0,391	$\pm 0,410$
		B	6	2,92	3,2	3,23	0,346	$\pm 0,364$
P4 inf. <i>Tr.m.rb.</i>	DD	L	31	4,0	7,5	5,68	0,917	$\pm 0,336$
		B	31	4,2	5,2	4,37	0,381	$\pm 0,139$
P4 inf. basal <i>Tr.m.rb.</i>	DD	L	20	5,8	8,0	6,92	0,389	$\pm 0,182$
		B	29	4,5	6,2	4,86	0,528	$\pm 0,167$

Zahn / Taxon	Fund./ Lit.	N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.	$\mu =$ $x \pm \dots$	
P4 sup. <i>Tr.m.rb.</i>	DD	L	14	4,9	6,1	5,34	0,425	$\pm 0,162$
		B	14	4,5	6,7	5,34	0,608	$\pm 0,196$
M1/2 sup. <i>Tr.m.rb.</i>	DD	L	19	2,9	3,9	3,34	0,335	$\pm 0,193$
		B	19	3,2	4,4	3,83	0,406	$\pm 0,234$
M3 sup. <i>Tr.m.rb.</i>	DD	L	3	5,1	5,6	5,37	—	—
		B	3	3,8	3,9	3,87	—	—
M inf. <i>St. viciacensis</i>	MA	L	30	3,5	4,8	4,19	0,310	$\pm 0,116$
		B	32	3,2	4,9	4,04	0,694	$\pm 0,251$
P4 sup. <i>St. viciacensis</i>	MA	L	7	4,0	5,2	4,74	0,496	$\pm 0,364$
		B	7	3,0	4,8	4,014	0,722	$\pm 0,530$
M1/2 sup. <i>St. viciacensis</i>	MA	L	10	3,8	4,0	3,9	0,094	$\pm 0,067$
		B	10	3,5	4,9	3,7	0,641	$\pm 0,459$
M1/2/3 sup. <i>St. viciacensis</i>	MA	L	12	3,1	4,0	3,81	0,274	$\pm 0,174$
		B	12	3,0	4,9	3,68	0,60~	$\pm 0,385$
M3 sup. <i>St. viciacensis</i>	MA	L	2	3,0	3,7	—	—	—
		B	2	3,2	4,0	—	—	—
P4 sup. <i>St. viciacensis</i>	Sau	L	5	4,8	5,5	5,06	0,271	$\pm 0,823$
		B	5	4,0	6,8	5,28	1,013	$\pm 0,388$
M1/2 sup. <i>St. viciacensis</i>	Sau	L	15	3,5	3,8	3,6	0,226	$\pm 0,125$
		B	15	3,0	5,5	4,38	1,077	$\pm 0,596$
M1/2/3 sup. <i>St. viciacensis</i>	Sau	L	19	3,2	3,8	4,31	0,981	$\pm 0,473$
		B	19	2,4	5,5	4,31	0,981	$\pm 0,473$
M3 sup. <i>St. viciacensis</i>	Sau	L	4	3,2	3,7	3,55	0,265	$\pm 0,422$
		B	4	3,7	4,0	3,85	0,705	$\pm 1,122$
M inf. <i>St. viciacensis</i>	Sau	L	9	3,7	4,5	4,02	0,291	$\pm 0,224$
		B	9	3,1	4,0	3,81	0,310	$\pm 0,238$
P4 inf. <i>St. viciacensis</i>	Fi	L	6	5,0	7,0	6	0,632	$\pm 0,663$
		B	6	4,0	5,0	4,62	0,449	$\pm 0,471$
M inf. <i>St. viciacensis</i>	Fi	L	18	2,0	4,0	3,36	0,473	$\pm 0,235$
		B	18	3,2	4,0	4,04	0,411	$\pm 0,204$
P4 sup. <i>St. viciacensis</i>	Fi	L	9	3,7	5,5	4,66	0,577	$\pm 0,444$
		B	10	4,8	6,0	5,4	0,406	$\pm 0,291$
M1/2 sup. <i>St. viciacensis</i>	Fi	L	20	3,0	3,5	3,32	0,177	$\pm 0,083$
		B	20	3,8	5,0	4,33	0,378	$\pm 0,177$
M1/2/3 sup. <i>St. viciacensis</i>	Fi	L	30	2,7	3,5	3,21	0,223	$\pm 0,083$
		B	30	3,0	5,0	4,06	0,518	$\pm 0,193$
M3 sup. <i>St. viciacensis</i>	Fi	L	10	2,7	3,2	2,99	0,119	$\pm 0,085$
		B	10	3,0	3,7	3,52	0,274	$\pm 0,199$
P4 inf. <i>St. depereti</i>	Art	L	8	7,0	11,0	8,85	1,480	$\pm 1,238$
		B	8	6,0	8,9	7,15	0,932	$\pm 0,779$
M inf. <i>St. eseri</i>	Weis	L	14	4,0	4,8	4,46	0,329	$\pm 0,156$
		B	13	3,2	5,0	4,05	0,541	$\pm 0,267$

Zahn / Taxon	Fund./ Lit.	N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.	$\mu =$ $x \pm \dots$	
M sup. <i>St. eseri</i>	Weis	L B	20 20	3,4 3,5	4,5 5,2	3,93 4,18	0,256 0,547	$\pm 0,099$ $\pm 0,211$
P4 sup. <i>St. eseri</i>	Weis	L B	3 3	4,5 4,2	6,0 6,0	5,5 5,33	– –	– –
P4 inf. <i>St. eseri</i>	Weis	L B	2 2	6,0 4,8	6,0 4,9	– –	– –	– –
P4 inf. <i>St. eseri</i>	B/H	L B	10 10	5,5 4,5	7,8 6,0	6,28 5,37	0,692 0,583	$\pm 0,401$ $\pm 0,338$
P4 sup. <i>St. eseri</i>	B/H	L B	9 9	5,5 4,5	6,9 6,7	6,14 5,87	0,439 0,751	$\pm 0,272$ $\pm 0,459$
M inf. <i>St. eseri</i>	B/H	L B	10 8	5,0 3,9	6,0 6,8	5,33 5,1	0,365 0,947	$\pm 0,212$ $\pm 0,635$
<i>St. eseri</i>	B/H	L	13	3,9	5,9	4,79	0,483	$\pm 0,239$
M sup., alle		B	13	4,0	7,9	4,72	1,075	$\pm 0,531$

Abkürzungen:

Fund./Lit. – Fundort bzw. Literatur; WT – Westtangente; Au/G – Aumeister, Großlappen, BSP; DD – Dorn-Dürkheim, SMF; MA – Montaigu, NMB; Sau – Saulcet, NMB; Fi – Filhol 1879; Art – Artenay, Slg. Basel; Weis – Weisenau; B/H – Budenheim und/oder Heßler, SMF; gr. – groß; kl. – klein; gem. – gemischt; *T.m. rh.* – *Trogontherium minutum rhenanum*; Abkürzungen der statistischen Maße wie in Tab. I.

Tab. III. L/B-Werte verschiedener Einzelzähne von mitberücksichtigten Bibern. Alle Maße in mm.

Stenofiber / Palacomys, Eggingen-Mittelhart

P4 inf.	9 x 7 / 10,7 x 6,9	Hypostriid bis zur Basis	SMNS 42989
P4 inf.	7 x 6 / 10,2 x 7,8	Hypostriid bis zur Basis	SMNS 42989
P4 inf.	9 x 6,2 / 9,9 x 6,8		SMNS 42989
P4 inf.	6 x 6,2 / 7,2 x 8,5		SMNS 42989
P4 inf.	7,2 x 5 / 10 x 6,8		SMNS 40106
M inf.	3,5 x 3,5		SMNS 43289

Stenofiber depereti, Langenau 1

P4 inf.	9 x 6,8		SMNS 41627
I inf.	6,2 x 7		SMNS 41627
I	6 x 6,8		SMNS 41058
M sup.	5 x 6,7		SMNS 41573
M sup.	6 x 8		SMNS 41574
Mandibularzahnreihe 27		Alveolarlänge 29,8	SMNS 40686
P4 inf.	8 x 5,5		
M1 inf.	5,8 x 6,2		
M2 inf.	5,7 x 6		
M3 inf.	6,7 x 6		

Stenofiber depereti, Steinheim

M1/2 sup.	5,5 x 7		SMNS 46196 (stark abgekaut)
P4 sup.	5,9 x 6		SMNS 41397

Tab. III. (Fortsetzung).

Steneofiber minutus, Langenau 1

M3 sup.	3,6 x 3	SMNS 43131
M sup.	2,7 x 3	SMNS 43113
M sup.	2,8 x 2,8	SMNS 41059

Steneofiber minutus, Steinheim

P4 sup.	3,2 x 3,9	SMNS 42774
---------	-----------	------------

Steneofiber minutus, Bohliger Schlucht, Schrotzburg
FS 36.288 Geol Pal. Inst. Freiburg, jetzt Sammlung Karlsruhe

D4 sup.	5,8 x 5
P4 sup.	3,8 x 4
P4 sup.	3,5 x 5
P4 sup.	3 x 4
M3 sup.	3,2 x 4

Steneofiber eseri, Schienerberg

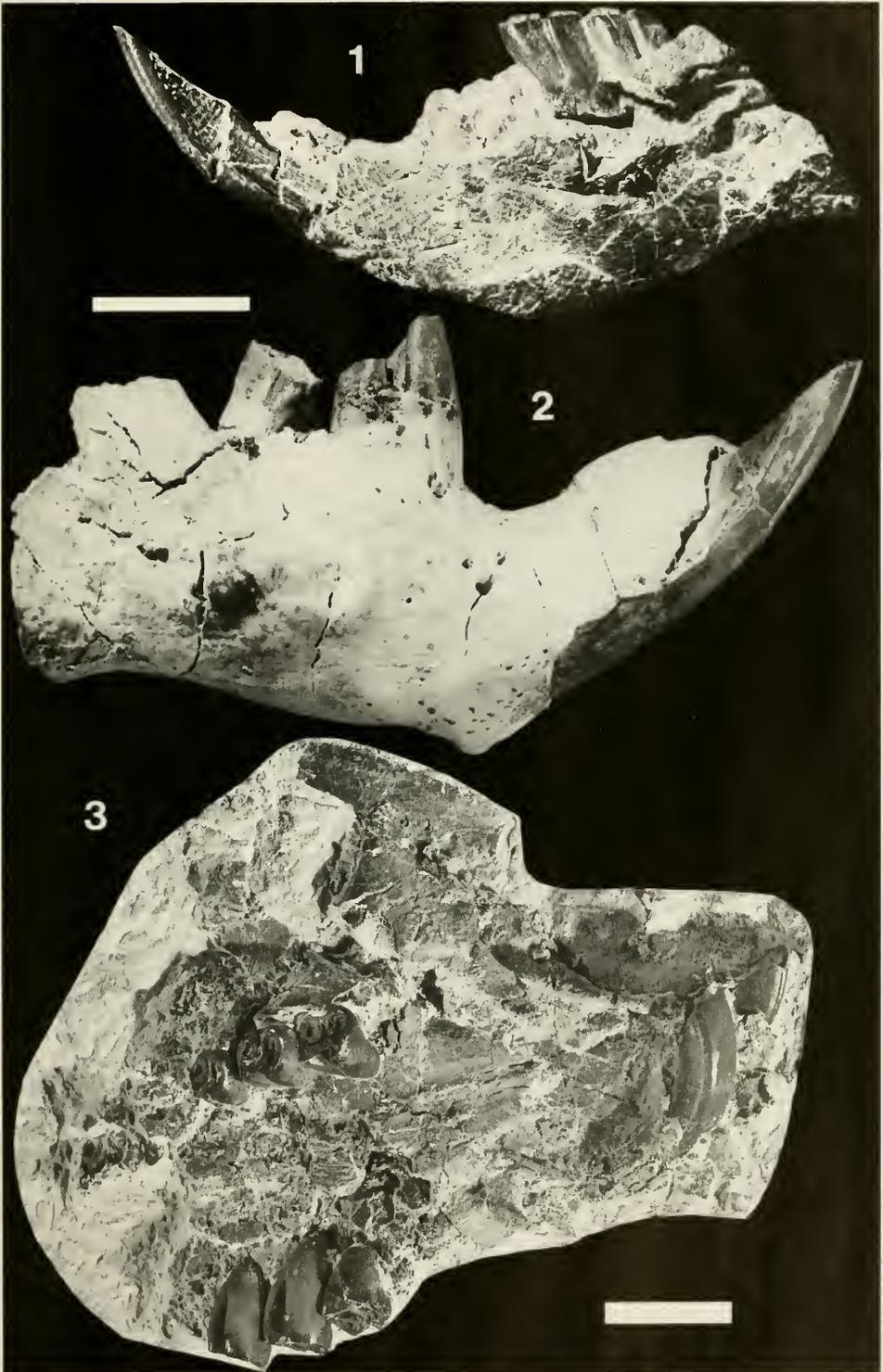
Msup.	5,2 x 5	SMNS 42142
P4 inf.	4 x 3,2 / 5,1 x 3,8 mm	SMNS 42943

St. viciacensis, Montaigu le Blin

M inf.	4 x 4,5	BSP 1993 IX 283
M inf.	4 x 4	BSP 1993 IX 285
I	2,6 x 3	BSP 1993 IX 282

Tafel 1

- Fig. 1. Unterkiefer von *Steneofiber eseri* von der Westtangente. Deutlich ist der Kinnfortsatz zu erkennen. Balken = 1 cm; SMNS 46253.
- Fig. 2. Unterkiefer eines Jungtiers von *Steneofiber eseri* mit M1, M2 inf. Balken = 1 cm; SMNS 46257.
- Fig. 3. Juveniler Schädel von *Steneofiber eseri* mit D4-M2 dext. und M1-M3 sin. Balken = 1 cm; SMNS 46245.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B \[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [255_B](#)

Autor(en)/Author(s): Stefen Clara

Artikel/Article: [Steneofiber eseri \(Castoridae, Mammalia\) von der Westtangente bei Ulm im Vergleich zu anderen Biberpopulationen 1-73](#)