

ELMAR P. J. HEIZMANN & ELENA G. KORDIKOVA

Zur systematischen Stellung von „*Amphicyon*“ *intermedius* H. v. MEYER, 1849 (Carnivora, Amphicyonidae)

Dem Freund und Kollegen Prof. Dr. SIEGFRIED RIETSCHEL zum 65. Geburtstag gewidmet

Kurzfassung

Mit Hilfe von Neufunden von der untermiozänen Fundstelle Ulm-Westtangente (Baden-Württemberg) und von schon früher gemachten Funden aus Selles-sur-Cher (Frankreich) wird die systematische Stellung von „*Amphicyon*“ *intermedius* überprüft. Für die Art wird das neue Genus *Crassidia* aufgestellt. Diese Gattung wird innerhalb der Amphicyoninae zusammen mit *Ysengrinia* und *Amphicyonopsis* auf Grund des übereinstimmenden Bezahnungstyps, der einen spezifischen Abkauungsmodus bewirkt, zu der neuen Tribus Ysengriniini zusammengefaßt.

Abstract

Systematical assessment of „*Amphicyon*“ *intermedius* H. v. MEYER, 1849 (Carnivora, Amphicyonidae)

New material from the early Miocene locality Ulm-Westtangente (SW-Germany) and old finds from Selles-sur-Cher (France) provide new evidence for the reconsideration of the systematic position of „*Amphicyon*“ *intermedius*. A new genus *Crassidia* is described on the basis of a specific type of dental morphology of this species as well as the pronounced sharing function of the dentition. On the basis of these peculiarities *Crassidia* together with *Ysengrinia* and *Amphicyonopsis* is referred to the new tribe Ysengriniini.

Résumé

La position systématique d'„*Amphicyon*“ *intermedius* H. v. MEYER, 1849 (Carnivora, Amphicyonidae)

De nouvelles trouvailles d'Amphicyonidés provenant du miocène inférieur de la localité Ulm-Westtangente (Allemagne du Sud-Ouest) et des matériaux des anciennes collections de Selles-sur-Cher (France) permettent de reconsidérer la position systématique de l'espèce „*Amphicyon*“ *intermedius* et de créer le nouveau genre *Crassidia*. Ce genre est réuni avec *Ysengrinia* et *Amphicyonopsis* dans la nouvelle tribu Ysengriniini, unité systématique, qui est caractérisée par un type de dentition assez spécial contribuant à une fonction coupante bien avancée.

Autoren

ELMAR P. J. HEIZMANN, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart; e-mail: heizmann@gmx.de
ELENA G. KORDIKOVA, Kapchagay Geological Expedition at the Ministry of Ecology and National Resources of Kazakhstan Republics, Shevchenko Str.162-Zh, Almaty 480008, Kazakhstan; e-mail: e_l_n_@hotmail.com

1. Einleitung

Innerhalb der Schichtfolge des süddeutschen Molassebeckens hat die oberligozän-untermiozäne Untere Süßwassermolasse an vielen Fundpunkten, vor allem am Nordrand des Beckens, Wirbeltierreste geliefert (HEIZMANN 1992). Ganz besonders trifft dies auf den miozänen Anteil dieser Ablagerungen zu, die Ulmer Schichten, die in der Umgebung der namengebenden Stadt großflächig anstehen. Trotz zahlreicher Fossilfunde sind Raubtierreste aber lange Zeit ausgesprochen selten geblieben.

Dies änderte sich erst, als im Juni 1987 beim Bau der Westtangente auf dem Eselsberg in Ulm ein Fossilager angeschnitten wurde, aus dem vom Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS) in einer sechsmonatigen Notgrabung weit über 10 000 Wirbeltierreste geborgen werden konnten (HEIZMANN 1989, HEIZMANN et al. 1989). Unter den mehr als 45 Säugerarten sind die Carnivora mit mindestens 10 Arten vertreten, von denen bisher erst eine *Amphictis*-Art näher beschrieben wurde (HEIZMANN & MORLO 1994). Dominiert wird die Carnivorenfauna von den mit 5 Arten belegten Amphicyoniden, unter denen die größte Art ursprünglich als *Amphicyon* cf. *intermedius* bestimmt wurde (HEIZMANN et al. 1989).

Amphicyon intermedius wurde erstmals von HERMANN VON MEYER 1849 auf der Basis eines M1 aus Süßwasserkalken der Unteren Süßwassermolasse des Michelsberges in Ulm beschrieben und im darauffolgenden Jahr von PLIENINGER (1850: Taf. 1, Fig. 8) und JÄGER (1850: Taf. 72, Fig. 22, 23) abgebildet. Die Fundstelle liegt in einem Niveau, das altersmäßig in etwa der Lokalität Ulm-Westtangente entspricht (oberes Agenium, MN2). Im Laufe der Zeit wurde die Art von zahlreichen weiteren Fundstellen gemeldet: Aus der Unteren Süßwassermolasse von Ermingen (H. v. MEYER 1858), Eggingen (H. v. MEYER 1863) und Ulm-Westtangente (cf., HEIZMANN et al. 1989), dem Mainzer Becken (Weisenau, TOBIEN 1980), der Schweiz (Käpfnach, H. v. MEYER 1851; Elgg, GINSBURG 1986), aus Frankreich (Langy, KUSS 1965) und aus Ungarn (Rudabanya, cf., RABEDER 1985). Von KUSS (1965) wurde die Art, für die er auf Seite 110/111 eine vollständige Synonymieliste gibt, als Subspecies von

Pseudocyon intermedius aufgefaßt. Die Form aus dem Ober-Agenium von Langy, die KUSS ebenfalls unter *Pseudocyon sansaniensis intermedius* (H. v. MEYER) aufführt, war ursprünglich von POMEL (1853) als *Amphicyon crassidens* beschrieben worden. Dieser Art sind weitere Funde aus Frankreich (Laugnac, [cf.], VIRET 1929; Auterives, [aff.], VIRET 1929; Selles-sur-Cher, [?], GINSBURG & HUGUENEY 1980), Deutschland (Wintershof-West, [aff.], DEHM 1950) und Spanien (Casa de la Vega, GOLPE-POSSE 1974) zugeordnet worden.

Das neue Material von Ulm-Westtangente hat uns veranlaßt, den taxonomischen und systematischen Status dieser beiden Arten zu überprüfen. Diese Untersuchung ist Teil einer von uns in Angriff genommenen Gesamtrevision der Amphicyonidae (siehe auch KORDIKOVA et al., im Druck).

Ergänzend muß noch darauf hingewiesen werden, daß der Arname *Amphicyon intermedius* WHITE, 1940, der für ein Mandibularfragment aus der untermiozänen Hawthorne-Formation der Fundstelle Thomas Farm, Gilchrist county in Florida (USA) aufgestellt wurde, durch *A. intermedius* H. v. MEYER, 1849 präokkupiert ist. Beide Homonyme beziehen sich auf völlig verschiedene Arten (siehe auch KUSS 1965, S.110). Nach OLSEN (1960) ist die amerikanische Form identisch mit der ebenfalls von der Thomas Farm beschriebenen Art *Amphicyon longiramus* WHITE, 1942, wodurch dieses jüngere Synonym zur gültigen Artbezeichnung wird.

Danksagung

Das hier bearbeitete Material wurde 1987 während einer sechsmonatigen Notgrabung des SMNS geborgen, an der sich dankenswerterweise fast alle Mitglieder der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Museums sowie mehrere freiwillige Helfer aus Ulm und Umgebung beteiligten, von denen Herr K.-D. HILDEBRANDT, Ermingen, der die Fundstelle

dem Museum meldete, namentlich hervorgehoben sei. Besonders herzlich bedanken möchten wir uns bei Herrn Prof. Dr. L. GINSBURG (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, MNHNP), der uns großzügigerweise unpubliziertes Amphicyonidenmaterial von Selles-sur-Cher für diese Untersuchung zur Bearbeitung überlassen hat und einem von uns (E.H.) während eines Aufenthaltes in Paris spontane Gastfreundschaft gewährt hat, die zahlreiche anregende Diskussionen zu dem hier behandelten Thema mit sich brachte. Seine kritische Durchsicht des Manuskriptes war für den Abschluß der Arbeit äußerst hilfreich. Unser Dank gilt ferner den Herren Prof. Dr. V. FAHLBUSCH und Prof. Dr. K. HEISSIG (Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München) für die Erlaubnis, das Amphicyoniden-Material der Münchener Sammlung zu vergleichen und für Anregungen und Hinweise. Herrn Dr. B. ENGESSER und Frau M. SUTERMEISTER (Naturhistorisches Museum Basel) danken wir herzlich für ihre Unterstützung, Herrn Dr. ENGESSER insbesondere dafür, daß er einem von uns (E. K.) während eines einwöchigen Aufenthaltes in Basel großzügigen Zugang zu den Sammlungen gewährte. Des weiteren danken wir Frau R. HARLING (SMNS) für die Erstellung der Fotovorlagen und Herrn P. RIEDERLE für die sachkundige Präparation der Neufunde.

2. Beschreibung

Material und Maße: L = Länge; B = Breite
SMNS Nr. 4568: M1 dext.; Michelsberg in Ulm (Holotypus von *Amphicyon intermedius* H. v. MEYER, 1849) (Abb. 1): L x B: 21,42 x 27,1.

SMNS Nr. 46684: Mandibula sin. mit c, p3-m2 und Alveolen von p1, p2 und m3; Mandibula dext. mit c-Fragment, p3-m2 und Alveolen von m3; isolierte P3, P4, M1-Fragment dext. (individuell zusammengehörend); Ulm Westtangente. Paratypus (Abb. 2 & 3).

C sin.:	L x B (basal): 25,81 x 18,04.
Alveole p1 sin.:	L x B: 7,33 x 5,09.
Alveole p2 sin.:	L x B: 15,20 x 5,73.
p3 sin.:	L x B: 14,04 x 8,52.
p3 dext.:	L x B: 14,91 x 8,24.

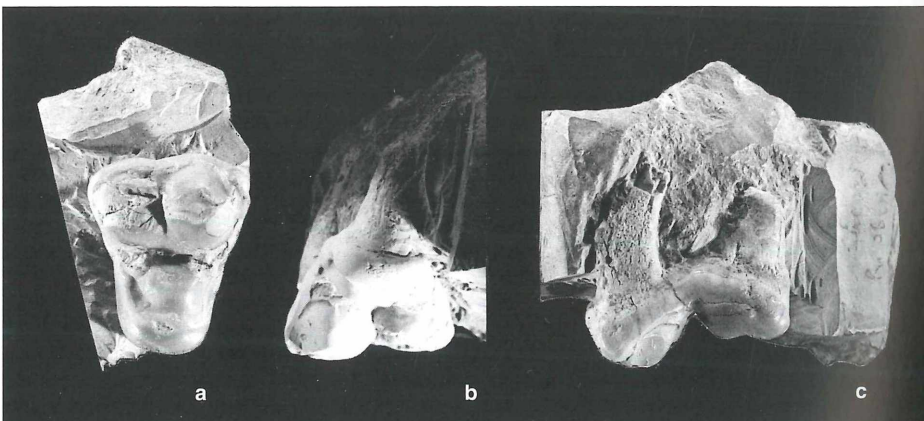


Abbildung 1. M1 dext. (SMNS 4568), Holotypus, Ulm-Michelsberg; a) Occlusalansicht, b) Lingualansicht, c) Rostralansicht; alle x 1. – Fotos: P. RIEDERLE.

p4 sin.:	L x B: 20,46 x 10,35.
p4 dext.:	L x B: 20,01 x 11,54.
m1 sin.:	L x B: 32,59 x 16,35.
m1 dext.:	L x B: 32,70 x 16,78.
m2 sin.:	L x B: 19,00 x 13,84.
m2 dext.:	L x B: 19,06 x 14,47.
Alveole m3 sin.:	L x B: 12,50 x 5,10.
Alveole m3 dext.:	L x B: 11,80 x 5,60.
P3 dext.	L x B: 15,30 x 8,60
P4 dext.:	L x B: 30,15 x 18,45.
Fragment M1 dext.:	Talonlänge: 14,65.

Beschreibung des Holotypus:

Der in ein Stück Süßwasserkalk eingebettete rechte M1 eines voll adulten Individuums hat einen subtriangulären Umriß. Die linguale Zahnhälfte ist gegenüber der labialen leicht verdreht, d.h. die Lingualhälfte ist leicht nach rostral geneigt. Der Metaconus hat eine nur unwesentlich schwächere Kronenbasis als der Paraconus, ist aber im Gegensatz zu diesem fast bis auf die Basis abgekaut. Der niedrige Protoconus ist aus der Zahnmedianen etwas nach rostral gerückt und kaum von der Abkautung betroffen. Seine nach labial gerichteten Grate bilden ein V und sind wulstig ausgebildet. Der Bereich der Zwischenhügel ist ausgekaut, immerhin ist aber noch erkennbar, daß ein Metaconulus vorhanden war. Der linguale Zahnabschnitt wird gleichmäßig von einem Cingulum umzogen, von dem in der Zahnmedianen ein schwacher Wulst gegen den Protoconus gerichtet ist. Das Labialcingulum ist ebenfalls vollständig und endet rostral in einem stark angekauften Parastyl. Von den drei Wurzeln sind nur die linguale und die rostralabiale erkennbar, da die posterolabiale im Gestein steckt.

Übrige Funde

Von der Westtangente in Ulm liegen zwei nahezu vollständige Mandibeln sowie einige Zähne bzw. Zahnfragmente der Maxillarbezahnung vor, die alle von ei-

nem subadulten Individuum stammen, bei dem der Abkautungsprozess gerade erst begonnen hat.

Der P3 hat einen in Aufsicht annähernd elliptischen Umriß und ist deutlich niedrigkroniger als der entsprechende Zahn des Unterkiefers. Über den ganzen Zahn läuft in der Medianen ein Längsgrat, der rostral in einem winzigen Parastyl endet. Der Haupthügel liegt etwa in der Zahnmitte. Etwas posterolingual von ihm ist die Zahnbasis ein wenig ausgebeult. Das posteriore Ende dieser Vorwölbung ist am lingualen Zahnhang durch eine Furche markiert.

Der dreiwurzelige P4 (Abb. 2) ist in Aufsicht annähernd dreieckig. Wie am M1 sind die labialen Wurzelenden nach lingual abgebogen. Auffälligste Merkmale des Zahns sind die gewölbte labiale Basis von Paraconus und Metaconus, sowie der stark reduzierte Protoconus, der nur ein winziges Spitzchen bildet. Das Parastyl ist wohlentwickelt. Von ihm ausgehend zieht der scharfe Längsgrat, der die Brechschere bildet, über den ganzen Zahn. Am Paraconusvorderhang ist er leicht gewellt und reicht nicht ganz bis an die Zahnspitze. Der Einschnitt zwischen Para- und Metaconus formt labial einen engen Trichter. Im Gegensatz zur geschwollenen Labialseite ist die Lingualseite des Zahns ziemlich flach. Ein schwaches Cingulum läuft oberhalb des Metaconus an der labialen Zahnbasis entlang. Es endet auf Höhe des Hinterendes der Metaconschneide in einer kaum auffallenden Verdickung.

Vom M1 ist nur der Lingualabschnitt und ein unbedeutendes Fragment eines Labialhügels erhalten. Die Morphologie entspricht weitgehend dem Holotypus. Allerdings ist der Zahn etwas größer, die Labialseite ist etwas weniger gerundet und das Tal zwischen Cingulum und Protoconus relativ schmaler.

Beide vorhandenen Mandibeläste sind ein wenig verdrückt, ansonsten aber fast vollständig erhalten. Der

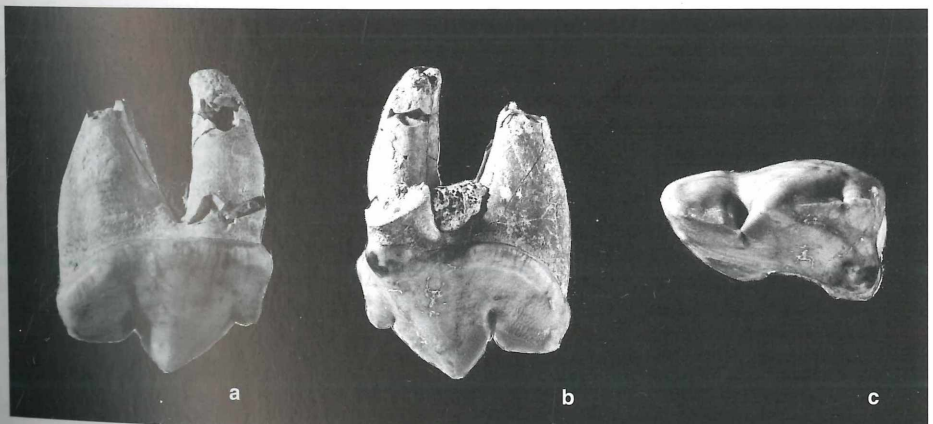


Abbildung 2. P4 dext. (SMNS 46684), Ulm-Westtangente, a) Labialansicht, b) Lingualansicht, c) Occlusalansicht, alle x 1.

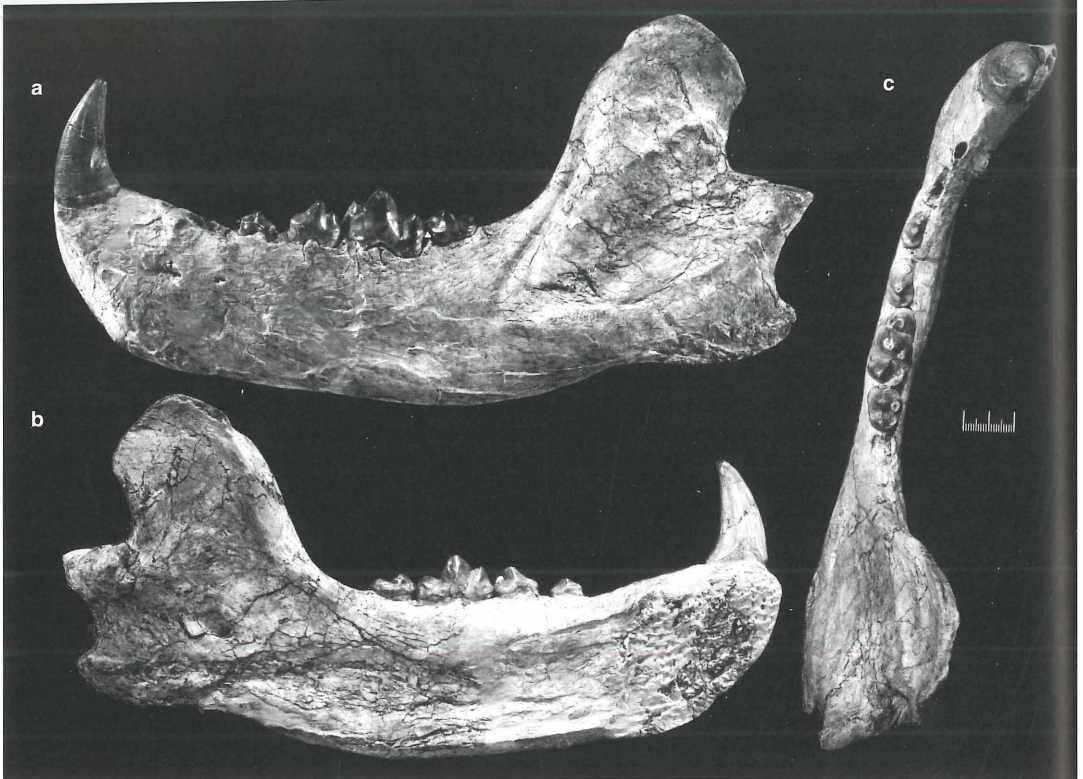


Abbildung 3. *Crassidia intermedia* (v. MEYER 1849); Mandibula sin. mit c, p3-m2 und Alveolen von p1 und p2 (SMNS 46684); Ulm-Westtangente. Maßstab = 2cm; a) Labialansicht; b) Lingualansicht; c) Occlusalansicht.

Kiefer (Abb. 3) wirkt massig durch seine große Höhe im zahntragenden Teil und durch die Großflächigkeit des aufsteigenden Astes. Die größte Höhe beträgt unter m2 63 bzw. 65,5 mm. Die Symphyse ist massiv und reicht bis unter das Hinterende von p2. Das rostrale Kieferende geht in gleichmäßiger Rundung in den Kieferunterrand über. Das Foramen dentale öffnet sich etwa unter der Mitte der Basis des Processus coronoideus 31 bzw 31,5 mm über dem Kieferunterrand. Der Processus angularis ist stumpf und labial durch eine 29 bzw. 31 mm lange Knochenkante geteilt, unterhalb derer der M. pterygoideus medialis ansetzt. Vom Processus articularis ist er durch eine Incisur getrennt. Der Rostralrand des aufsteigenden Astes bildet eine schmale Fläche, die unmittelbar hinter der Bezahnung anterolingual gerichtet ist und gegen das obere Ende des Processus auf die Labialseite hinüberzieht. Die labiale Begrenzung dieser Fläche beginnt am Oberende des Processus scharfkantig und geht nach anteroventral in einen Wulst über, der sich unter m3 verliert. Dieser Wulst ist gleichzeitig die rostrale Begrenzung der Ansatzfläche der Musculi masseter und temporalis. Das Oberende des Proces-

sus coronoideus ist gerundet dachförmig abgestutzt. Auf seiner Labialseite sind die Ansatzflächen von M. masseter und M. temporalis durch eine schwache, schräg von anteroventral nach posterodorsal verlaufende Knochenleiste getrennt. Die Labialseite des Proc. angularis ist von einer länglichen Knochenrauigkeit überzogen, die einem Teil des M. masseter als Ansatz dient. Der etwas verdrückte, walzenförmige Processus articularis ist lingual hoch (25 bzw. 28 mm) und läuft labial spitz aus. In transversaler Richtung mißt er 40 bzw. 42 mm. Die extreme Schrägstellung gegenüber der Kieferlängsachse ist bei beiden Kiefern sicher der Deformierung zuzuschreiben. Labial sind zwei Foramina mentalia im oberen Drittel des Kiefers vorhanden: Eines unter der Hinterwurzel von p2 und ein weiteres unter dessen Vorderwurzel (Abstand der beiden Foramina: 13 mm).

Der incisiventragende Teil beider Mandibeln ist weggebrochen bzw. ergänzt, sodaß über deren Größe und Gestalt nichts ausgesagt werden kann.

Der Canin ist kräftig und von ovalem Querschnitt. Von den beiden Längskanten ist die posteriore stumpf und wenig entwickelt, die anteromediane dagegen deutlich

ausgebildet. Letztere ist weniger gekrümmt wie der Zahnvorderrand.

Die Prämolaren stehen lückig. Das größte Diastem besteht zwischen c und p1 (18,5 mm), die übrigen Abstände sind ungefähr gleich groß (p1-p2: 5,3 mm; p2-p3: 5,5 mm; p3-p4: 3,4 bzw. 3,5 mm).

Der vorderste Prämolare ist nicht erhalten, seine Alveole zeigt aber, daß p1 einwurzelig war.

Der ebenfalls beidseitig fehlende p2 war wie die folgenden Prämolaren zweiwurzelig, wie aus den Alveolen hervorgeht.

Der niedrigkronige p3 ist einhügelig. Vorder- und Hinterhang der mittig angeordneten Zahnspitze sind in Seitenansicht konkav. Über den ganzen Zahn läuft ein schwach ausgeprägter Längsgrat. Der hintere Zahnabschnitt ist verbreitert.

In Aufsicht ist der p4 suboval mit leicht eingebuchteter Lingualkontur. Sein in der Zahnmitte angeordneter Haupthügel ist gegen den m1 geneigt. Ein anteriorer Längsgrat ist nur angedeutet; er endet linguorostral in einer kleinen Nebenspitze. Wesentlich kräftiger ist der posteriore Nebenhügel, der durch einen Einschnitt vom Haupthügel getrennt ist. Der posteriore Längsgrat überzieht beide Hügel als scharfe Kante und geht über einen Knick in ein posterolinguales Cingulum über.

Am m1 ist das Paraconid kurz und hoch. Sein Vorderend steht nicht senkrecht, sondern verläuft schräg gegen den p4. Der linguale Einschnitt zwischen Para- und Protoconid ist relativ seicht. Protoconidvorder- und -hintergrat sind gut ausgeprägt. Der Trigonidhinterhang fällt schräg gegen das Talonid ab. Aus ihm ist posterolingual vom Protoconid ein vergleichsweise schwaches Metaconid ausgegliedert, dessen Spitze in etwa auf gleicher Höhe liegt wie das Paraconid. Das Talonid nimmt ziemlich genau ein Drittel der gesamten Zahnlänge ein und ist etwas nach labial abgelenkt. Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, daß der Hypoconidvordergrat nicht in der Zahnlängsachse verläuft, sondern schräg gegen die Mitte des Trigonidhinterhanges gerichtet ist. Der viel steilere Hypoconidhintergrat geht in einen Grat über, der lingual bogenförmig das ganze Talonid umzieht. Aus ihm ist ein schwaches Entoconid ausgegliedert. Vor und hinter dem Entoconid bildet der Talonidgrat zwei winzige Spitzchen. Die Talonidgrube ist schmal und verläuft wie der Hypoconidvordergrat schräg.

Am länglichen m2 ist die Labialseite ziemlich gerade, während die Lingualkontur gerundet ist. Durch die Abschrägung des rostralen Zahnrandes wirkt die rostrallabiale Ecke betont. Proto- und Hypoconid sind nach lingual gerückt, sodaß sie fast in der Zahmedianen liegen. Dadurch sind die Labialhänge dieser Hügel schräger als an m1. Das kräftige Metaconid ist gegenüber dem Protoconid nur wenig zurückversetzt, aber deutlich niedriger. Die Protoconidvorderkante geht bogenförmig in ein gratförmiges Rostralingulum über, das an der Basis des Metaconids endet. Dagegen bildet

das Labialcingulum nur einen schwachen Wulst. Das Talonid ist schmaler als das Trigonid. Aus dem lingualen Talonidgrat ist kein Entoconid ausgegliedert.

An beiden Mandibeln ist der m3 ausgefallen. Auf Grund der Alveolenform kann auf einen stark reduzierten längsovalen Zahn geschlossen werden. An der Mandibula dext. waren die beiden Wurzeln offenbar verschmolzen, während auf der Gegenseite zwei getrennte Alveolen vorhanden sind.

3. Zur Okklusion von „*Amphicyon*“ *intermedius* (Abb. 4)

Amphicyoniden vereinigen in ihrer Bezahnung schneidende und quetschende bzw. brechende Funktionen. Die Anteile dieser Funktionen sind bei den einzelnen Gruppen der Amphicyoniden in charakteristischer Weise verschieden: So überwiegt bei den Amphicyoninae die quetschend/brechende Funktion, bei den Thaumastocyoninae dagegen die schneidende Funktion. Bei „*A. intermedius*“ wird durch die Aufblähung der Labialseite der Mandibularbezahnung und die Schrägstellung der labialen Zahnflanken die schneidende Funktion betont, ohne daß die quetschende Funktion aufgegeben wird. Außerdem ändert sich die Kaufunktion während des individuellen Alterns. Mit zunehmendem Alter gewinnt die quetschende Funktion wegen der horizontalen Abtragung der Zahnhügel mehr und mehr an Bedeutung.

Das Vordergebiß hat mit den massiven Caninen eine Zubeiß- und Haltefunktion. Am unteren Canin ist der Kronenschmelz posterolabial durch eine 36,5 mm lange Usur des C sup. stellenweise schon bis auf das Zahnbein ausgekaut. Eine weitere schwächere, vom I3 verursachte Usur von 17 mm Länge findet sich anteromedial nahe der Kronenbasis. Die trotz noch nicht weit fortgeschrittenem individuellem Alter kräftige Abkauungsmarke des C sup. zeigt in Verbindung mit der vom I3 erzeugten Facette, daß das Vordergebiß eine engständige Okklusion aufwies.

Die einzige an p3 vorhandene Abkauungsfläche ist eine schwache horizontale Spitzenusur. Da sowohl p3 als auch P3 niedrig sind, ist das nicht weiter verwunderlich, da die Zähne bei Okklusion ebenso wie vermutlich die beiden nicht überlieferten vorderen Prämolaren nur indirekt über dazwischengeklemmte Nahrung miteinander in Kontakt kamen. Antagonist des Haupthügels von p3 ist das Vorderende von P3.

An p4 sind drei horizontale Facetten an den Spitzen von Haupthügel und beiden Nebenhügeln auszumachen (a, b, d). Die Usur des vorderen Nebenhügels wird durch indirekten Kontakt mit dem posterolingualen Abschnitt von P3 erzeugt, die des Haupthügels (b) durch ebensolchen Kontakt mit dem Gaumen, die des posterioren Nebenhügels durch Okklusion mit dem Protoconus des P4. Bei fortschreitender Abkauung

müssen durch die schneidende Funktion von Parastyl und Paraconusvorderkante an P4 (B, C) mit dem p4-Hintergrat als Antagonisten steile Facetten auf der Labialseite von posterolabialem Haupthügelhang und auf der Kronenbasis unter dem posterioren Nebenhügel von p4 entstehen (c, e).

Auf der Labialseite des Trigonids von m1 ziehen von Paraconidschneide und anteriorer Protoconidkante ausgehend steilstehende Facetten gegen die Zahnbasis. Die beiden genannten Schneiden bilden zusammen mit Paraconushinterkante und Metaconusschneide von P4 die Brechschere. Den V-förmigen Labialfacetten des m1 Trigonids (g, h) entsprechen daher die \wedge -förmigen Abkautungsflächen auf dem Lingualhang von P4 (G, H). Die etwas unterschiedliche Ausbildung dieser Facetten an beiden Mandibeln verdeutlicht den Einfluß der Zahnstellung auf ihre Konfiguration. Das Paraconid trägt eine horizontale Facette (f), für die es in der Oberkieferbezahnung keinen direkten Antagonisten gibt. Vermutlich hat der harte Gaumen diese Funktion übernommen. Das linguale Cingulum von P4 ist dafür jedenfalls zu schwach. Auch die Spitzen von Protoconid (i) und Metaconid (l) sind horizontal usiert. Während das Metaconid mit dem anterioren Cingulum von M1 in Kontakt tritt (L), gilt für die Protoconidspitze das gleiche wie für den Paraconidgrat. Eine weitere Kontaktfläche befindet sich auf dem Hinterhang des Trigonids ungefähr in Höhe des Metaconids (m). Sie entsteht durch den Kontakt mit dem anterioren Rand von M1 (M). Vor und hinter dem tiefen labialen Einschnitt zwischen Trigonid und Talonid erscheinen auf dem basalen Protoconidhinterhang und auf der anterolabialen Seite des Hypoconids zwei steilstehende Facetten (j, k), die durch das Vorbeigleiten des Lingualhangs des M1-Paraconus (J, K) erzeugt werden. Die an der vorliegenden Mandibel noch kleinflächigen Facetten werden bei fortschreitender Abkautung zwangsläufig großflächiger. Am Talonid trifft das Entoconid (p) auf das Lingualcingulum von M1 (P). Der Hypoconidhügel (n) erzeugt die Auskaungsmarke am Protoconulus (N). Da beide Labialhügel am M1 massiv horizontal durch das m1-Hypoconid (n) und das m2-Protoconid (s) abgenutzt werden (Q, N), muß der Kauvorgang mehrphasig sein, da die übrigen beschriebenen Usuren bei einem labialen Vorbeigleiten von Paraconus und Metaconus an den labialen Mandibularhügeln entstehen (siehe unten). Der M1-Protoconus (O) trifft in das Talonidbecken von m1 (o) und das m1-Entoconid (p) verursacht eine Auskaungsspur am M1-Cingulum (P).

Das Protoconid von m2 trägt außer einer horizontalen, apikalen Facette (s) eine weitere, vom Vordergrat ausgehende labiale Usurfläche (q), die vom posterioren Lingualhang des M1-Metaconus erzeugt wird (Q'). Von diesem wird auch die Usur r hervorgerufen, die im weiteren Verlauf der Abkautung mit r' zu einer einheitlichen großen Facette verschmilzt. Die Protoconidspit-

zenusur ist auf den Kontakt mit dem M2-Protoconulus zurückzuführen. Eine weitere Usur wird vom Paraconidgrat (q) am posterioren Cingulum von M1 verursacht (Q"). Das Metaconid steht über eine horizontale Usur (v) mit dem anterolingualen Teil von M2 in Verbindung. Die Verteilung der Usuren am Hypoconid entspricht der am Protoconid: Neben einer horizontalen Apikalusur (w) existieren zwei anterolabiale Abkautungsflächen (t, u). Alle diese Usuren werden vom Paraconus des M2 erzeugt. Eine relativ große Usur im Talonidbecken (y) stammt vermutlich vom Protoconus des M2.

Wegen des Fehlens von m3, M2 und M3 können die Okklusionsverhältnisse der hinteren Molaren nicht analysiert werden.

An der Bezahnung von „A.“ *intermedius* lassen sich mehrere Gradienten von schneidend zu kauend/quetschend ablesen: Einerseits von rostral nach aboral, da im hinteren Zahnabschnitt die quetschende Funktion überwiegt; andererseits aber auch von labial nach lingual, da die schneidende Wirkung der Bezahnung auf die Labialseite konzentriert ist. Diese Funktionsverteilung geht aus der Anordnung der horizontalen Facetten (F, N, N', O, P und Q an der Maxillarbezahnung; a, b, d, f, i, l, n, o, o' p. s, v, x, y, und w an der Mandibularbezahnung) und der steilstehenden Usuren (B, E, G, H, J, K, L, M, P und Q' an der Maxillarbezahnung; c, e, g, h, j, k, m, q, r, r', t und u an der Mandibularbezahnung) klar hervor. Hinzu kommt ein ontogenetischer Gradient: Während bei juvenilen Tieren die schneidende Funktion der Bezahnung im Vordergrund steht, gewinnt mit zunehmender flächenmäßiger Ausdehnung der Horizontalusuren die quetschende Kaufunktion mehr und mehr an Bedeutung.

Außerdem verläuft der Kauprozeß offenbar mehrphasig: In einer ersten Phase treten bei den Molaren die Labialhügel direkt miteinander in Kontakt. In einer zweiten Phase rücken die maxillaren Molaren gegenüber den mandibularen nach labial, sodaß nun die maxillaren Zwischenhügel die Antagonisten der maxillaren Labialhügel sind. Aus geometrischen Gründen müssen die beiden Phasen auf den beiden Kieferhälften (rechts und links) alternieren. Daß eine solche leichte Lateralbewegung möglich gewesen sein muß, geht auch aus der Form des Gelenkscondylus hervor. Antero-posteriore Kieferbewegungen konnten wegen der Anordnung der Vorderbezahnung (I3, C, c) dagegen so gut wie gar nicht durchgeführt werden. Die Großflächigkeit des aufsteigenden Kieferastes belegt eine überdurchschnittlich kräftige Kiefermuskulatur, die in der Lage war, einen erheblichen Kaudruck zu erzeugen.

Die Gattung *Ysengrinia* weist eine ähnliche Zahnmorphologie und damit auch einen vergleichbaren Abkautungsmodus auf.

Bei *Amphicyonopsis serus* ist der hintere Bezahnungsabschnitt noch stärker reduziert als bei *Ysengri-*

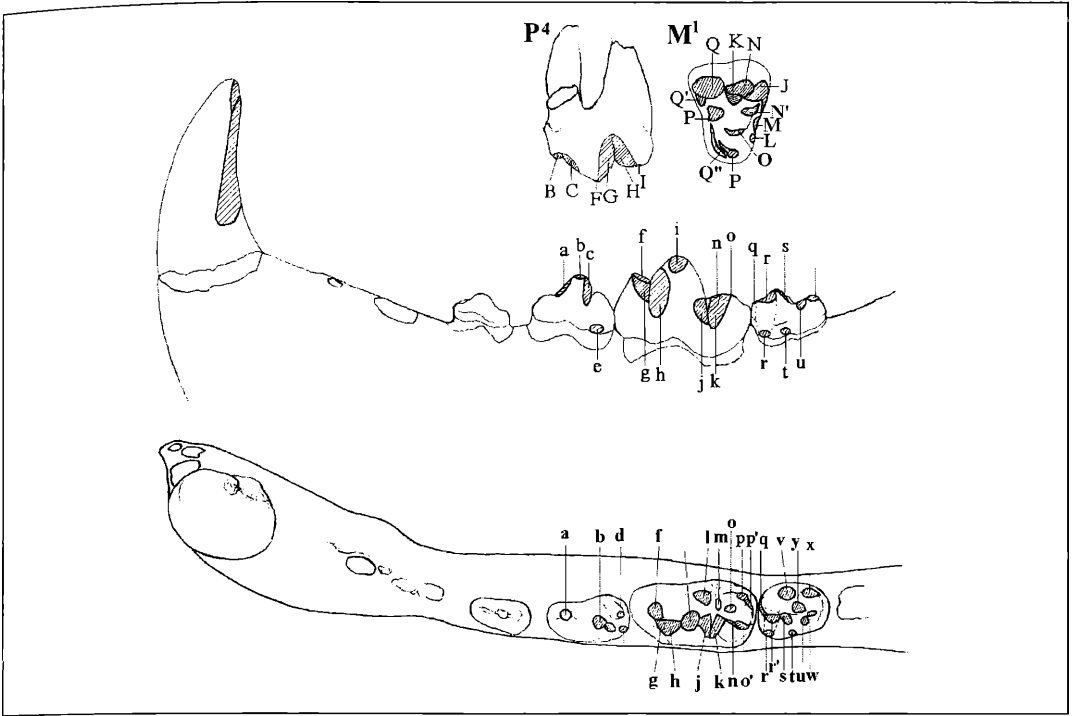


Abbildung 4. Schema der Abkauungsfacetten an der Bezahnung von *Crassidia intermedia* (v. MEYER, 1849). – Erklärung der Abkürzungen und funktionelle Interpretation erfolgen im Text.

nia oder „A.“ *intermedius* (HEIZMANN 1973: 22-24, Abb. 4-6). Die prinzipielle Anordnung der Abkauungsfacetten ist aber die gleiche: Einer schneidenden labialen Bezahnungsseite steht eine quetschende linguale gegenüber. Der M2 weist auf der lingualen Paraconusseite zwei steilstehende Facetten für den Kontakt mit dem labialen Protoconidhinterhang und dem labialen Hypoconidvorderhang von m2 auf. Eine weitere quer-gestellte, längliche Facette auf dem posterioren Cingulum ist auf den Kontakt mit dem rostralen Abschnitt von m3 zurückzuführen. Da der M3 bei dieser Art offenbar völlig fehlt (keine Kontaktfacette an M2), muß auch der m3 stark reduziert gewesen sein. Die erwähnte Usur auf dem M2-Cingulum zeigt aber, daß er nicht völlig verloren gegangen war.

4. Vergleiche

Für eine Einordnung von „A.“ *intermedius* H. v. MEYER, 1849 muß zunächst einmal die Beziehung zu *A. crassidens* POMEL, 1853 geprüft werden, einer Art, die von KUSS (1965) mit „A.“ *intermedius* synonymisiert wurde. Da die Typen der beiden Arten sich auf unterschiedliche Teile der Bezahnung beziehen (M1 bzw. m1), ist ein direkter Vergleich nicht möglich. Die neuen Funde

von der Westtangente stellen nun die Verbindung zwischen beiden Arten her. Der Typus von *A. crassidens*, ein m1 dext. aus dem Ober-Agenium (MN 2) von Langy (GERVAIS 1859, Taf. 28, Fig. 12, 12a; VIRET 1929, Taf. 3, Fig. 4), der im Museum Lyon aufbewahrt wird, ist geringfügig kleiner als diejenigen von der Westtangente (Länge: 30 gegenüber 32,6 bzw. 32,7 mm). Ansonsten besteht zwischen diesen Zähnen fast völlige morphologische Übereinstimmung, wenn man davon absieht, daß das Metaconid am Zahn von Langy nach der Abbildung eventuell etwas voluminöser ist als an den Zähnen von der Westtangente. Insbesondere ist der Talonidbau mit der ausgeprägten Schrägstellung der Hypoconidvorderkante und der entsprechend schräg angeordneten Talonidgrube absolut identisch. Wir halten daher die von KUSS vorgenommene Synonymisierung, insbesondere an Betracht der gleichen stratigraphischen Position der Fundstellen, für gerechtfertigt. Die gleiche Art kommt auch in Paulhiac vor, wie ein gut vergleichbarer m1 (Pa 954) in der Basler Sammlung belegt, sodaß die Art schon ab MN 1 nachgewiesen ist.

Die Nennungen der Arten *intermedius* und *crassidens* in der Literatur sind zahlreich, aber in den wenigsten Fällen nachprüfbar. H. v. MEYER (1858, 1863) zitiert *A. intermedius* aus der Unteren Süßwassermolasse (MN

2) von Ermingen und Eggingen. Wir konnten in den in Frage kommenden Sammlungen keine hierauf beziehbaren Belege auffinden. Ebenso bleibt unklar, auf welche Materialien sich die Anführung der Art aus den etwas jüngeren schweizerischen Fundstellen Käpfnach und Elgg bezieht (H. v. MEYER 1851, GINSBURG 1986). Von Weisenau wird die Art von TOBIEN (1980) zitiert. Ob er sich dabei auf das Material bezog, das später von ROTHAUSEN (1988) als *Cynelos crassidens rugosidens* beschrieben wurde, läßt sich im Nachhinein nicht mehr feststellen. Jedenfalls haben diese *Cynelos*-Belege nichts mit „A.“ *intermedius* zu tun. Naheliegender ist es, die Belege dazu wegen zahlreicher Übereinstimmungen zwischen *Ysengrinia* und „A.“ *intermedius* unter den schon von DE BONIS (1973) als *Y tolosana* von dieser Fundstelle angeführten Belegen zu suchen. Unter der Bezeichnung *crassidens* wird die Art von GINSBURG & HUGUENEY (1980) aus Selles-sur-Cher gemeldet, aber nicht näher beschrieben oder abgebildet. Die relativ vollständigen Maxillar- und Mandibularbezahnungsreste von dort ergänzen in einigen Punkten das Material von Ulm. Wir sind daher Prof. L. GINSBURG (Paris) zu größtem Dank verpflichtet, daß er uns das weiter unten beschriebene Material zur Bearbeitung überlassen hat. Nicht zu beurteilen ohne Kenntnis des Originalmaterials sind zwei Belege aus Auterives und Laugnac, die VIRET (1929) anlässlich der Originalbeschreibung von *A. crassidens* dieser Art zuordnete. Aus Frankreich ist die Art auch noch von Montaignu-le-Blin (= St. Gérard) gemeldet (MEIN 1989) und GOLPE-POSSE (1974) erwähnt sie in einer Faunenliste der spanischen Fundstelle Casa de la Vega. Der von DEHM (1950) aus Wintershof-West angeführte m1 wurde schon von ihm wegen der Unterschiede in Bau und Position des Metaconids und der Neigung des Trigonidhinterhangs gegenüber *A. crassidens* (= *intermedius*) nur mit Vorbehalt dieser Art zugeordnet. Da auch der Hypoconidvordergrat mehr longitudinal angeordnet ist als bei „A.“ *intermedius*, halten wir trotz ähnlicher Größe eine artliche Identität für ausgeschlossen.

Aus den angeführten Vergleichen geht hervor, daß die Art mit Sicherheit nur aus der Umgebung von Ulm und Saint-Gérard sowie aus Paulhiac und fraglich aus Selles-sur-Cher (siehe weiter unten) nachgewiesen ist. Sie hat damit ein zentral-/westeuropäisches Verbreitungsgebiet (Abb. 5).

Die Art *intermedius* hat im Laufe der Zeit unterschiedliche generische Zuordnungen erfahren: Ursprünglich wurde sie als *Amphicyon* beschrieben. Gegenüber der stratigraphisch jüngeren und etwa gleich großen Typusart *A. major* bestehen Unterschiede, die eine Ableitung von *intermedius*, und sei es über ein Zwischenstadium, unmöglich erscheinen lassen. Vor allem die Kombination von reduzierten Prämolaren einerseits und ausgedehntem hinterem Bezahnungsabschnitt andererseits zusammen mit einem betont hori-

zontalen Abkantungstyp bei *A. major* zeigt, daß wir es bei dieser Art mit einem völlig anderen Anpassungstyp zu tun haben.

Von Kuss (1965) wurde die Art als Subspecies zur Typusart des Genus *Pseudocyon*, *Ps. sansaniensis* gestellt. Zweifellos bestehen in der Mandibularbezahnung gewisse Ähnlichkeiten zu *Pseudocyon*, etwa im Bau des m2; auch die gegenüber „A.“ *intermedius* merkliche Verkürzung und Reduzierung der Prämolarenreihe könnte gegebenenfalls noch als Spezialisierung interpretiert werden. Mit einer solchen Deutung nicht vereinbar sind aber der in Aufsicht viel schlankere m1, an dem insbesondere das Talonid kaum breiter ist als das Trigonid, und der p4, dem die für „A.“ *intermedius* typische Aufblähung fehlt. Außerdem würde eine phylogenetische Beziehung zwischen beiden Arten eine zwar nicht ausschließende, aber doch unwahrscheinliche Größenreduktion erfordern.

Um die systematische Position von „A.“ *intermedius* festlegen zu können, muß auch die Gattung *Ysengrinia* in die Betrachtungen einbezogen werden. Begründet wurde dieses Genus von GINSBURG (1965) auf der Typusart *Pseudocyon gerandianus* VIRET 1929. Abgesehen von der geringeren Größe bestehen zwischen *Y. gerandiana* und „A.“ *intermedius* mancherlei Übereinstimmungen wie die lückig stehenden Prämolaren, der etwas gegen den m1 geneigte p4 mit starker posteriorer Nebenzacke und die Größenrelation dieser beiden Zähne zueinander. Die Reduktion der Prämolarenreihe scheint auf den ersten Blick bei *Ysengrinia* noch weiter fortgeschritten zu sein als bei „A.“ *intermedius*, besonders, wenn man das von DE BONIS (1973: Taf. 7, Fig. 5) abgebildete Mandibularfragment von *Y tolosana* aus Paulhiac berücksichtigt. Allerdings handelt es sich nach unserer Überzeugung beim vordersten Prämolaren dieses Stückes nicht um einen p2, sondern um einen falsch eingesetzten p1, wodurch sich dieser Unterschied stark relativiert. Ein weiteres, an *Y tolosana* überprüfbares, übereinstimmendes Merkmal ist die Reduktion des m2 mit einem gegenüber dem Trigonid verschmälerten Talonid. Daß „A.“ *intermedius* dennoch nicht zu *Ysengrinia* gestellt werden kann, begründet sich in der insgesamt massiger wirkenden Mandibularbezahnung dieser Art, dem schwächeren posterioren Cingulum an p4 und dem gegenüber *Ysengrinia* verbreiterten m1-Talonid mit seinem abweichenden Verlauf des Hypoconid-Vordergrates. Der M1 von „A.“ *intermedius* weicht von *Ysengrinia* bei ähnlichem Gesamthabitus vor allem durch die weniger eingezogene anteriore und posteriore Begrenzung ab.

5. Systematische Einordnung

Aus den oben durchgeführten Vergleichen geht hervor, daß „*Amphicyon intermedius*“ zusammen mit *Ysengri-*

nia und mit *Amphicyonopsis* (wie weiter unten zu erläutern sein wird) zu einer Gruppe nah verwandter Genera gehört, die wir als eigene Tribus ausweisen.

Amphicyonidae TROUËSSART, 1885

Amphicyoninae TROUËSSART, 1885

Diagnose: klein- bis großwüchsige Amphicyonidae mit niedrigen, lückig stehenden Prämolaren; m1 mit Metaconid; P4 mit meist schwach entwickeltem Protoconus.

Ysengriniini tribus nova

Typus-Genus: *Ysengrinia* GINSBURG, 1965

Diagnose: mittel- bis großwüchsige Amphicyoninae mit der Tendenz zur Reduktion der posterioren Molaren; P4 mit gut entwickelten Schneiden von Parastyl, Paraconus und Metaconus und mit reduziertem Protoconus; M1 in Aufsicht dreieckig mit mehr oder weniger konkaver anteriorer und posteriorer Begrenzung und mit gleichmäßig gerundetem Lingualcingulum; p4 groß, mit kräftiger hinterer Nebenzacke; Prämolaren lückig stehend.

Zugeordnete Genera: *Amphicyonopsis* VIRET, 1951 mit einer Art; *Crassidia* genus novum mit einer Art; *Ysengrinia* mit ?4 Arten (siehe unten).

Amphicyonopsis VIRET 1951

Monotypisch mit der Typusart *Amphicyonopsis serus* (KUSS, 1965). Steinheim a. A., MN7

Diagnose: großwüchsige Amphicyoninae mit verkürztem posterioren Bezahnungsabschnitt unter Verlust von M3; M2 mit reduziertem, nach posterolingual verlagertem Metaconus; m1 und m2 mit stark verkürztem Talonid.

Bemerkung: Die Gattung *Amphicyonopsis* wird wegen der gegenüber *Crassidia* nov. gen. und *Ysengrinia* noch verstärkten Reduktion des posterioren Bezahnungsabschnittes und wegen des übereinstimmenden Abkautungsmodus zu den Ysengriniini gestellt.

Crassidia genus novum

Monotypisch mit der Typusart *Amphicyon intermedius* H. v. MEYER, 1849

Derivatio nominis: nach crassus (lat.) = dick; wegen des geblähten Habitus der Mandibularzähne.

Diagnose: großwüchsige Amphicyoninae mit massiger, hoher Mandibel und hochkronigen, in Aufsicht geschwollen wirkenden Mandibularzähnen; hinterer Bezahnungsabschnitt relativ kurz; c plump; p4 mit kräftiger hinterer Nebenzacke, kurzem posteriorem Cingulum und gegen den m1 geneigtem Haupthügel; m1 mit hohem, kurzem Paraconid, kräftigem Metaconid und breitem Talonid, Hypoconid mit anterolingual gerichtetem Vordergrat; m2 mit gegenüber dem Trigonid verschmälertem Talonid und kräftigem, gegenüber dem Protoconid leicht zurückversetztem Metaconid; m3 klein, mit zwei Wurzeln, die verschmolzen sein können; P4 massig, mit scharfen Parastyl-, Paraconus- und Metaconus-Schneiden, Linguallobus schwach, mit stark reduziertem Protoconus; M1 in Aufsicht annähernd dreieckig, mit gleichmäßig gerundetem Talon, Metaconulus vorhanden.

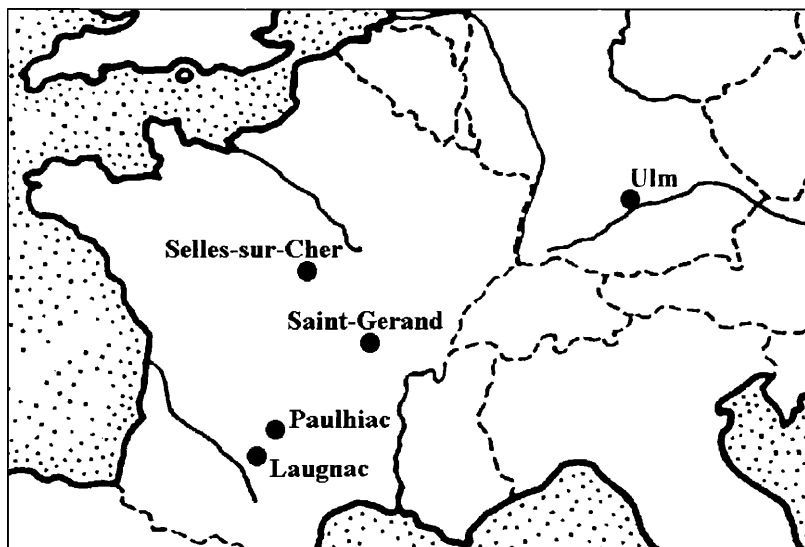


Abbildung 5. Karte mit Fundstellen von *Crassidia intermedius* (v. MEYER 1849)

Differentialdiagnosen: Von *Amphicyonopsis* VIRET, 1951 unterscheidet sich *Crassidia* durch die weniger verkürzten Talonide an m1 und m2 und durch das gegenüber dem Trigonid verschmälerte m2-Talonid. Gegenüber *Ysengrinia* besitzt das Genus einen nach lingual gedrehten Vordergrat am Hypoconid von m1 und insgesamt massigere Zähne. Im Vergleich zu *Pseudocyon* besitzt *Crassidia* einen kräftigeren Mandibularcanin, einen in Relation zu m1 kleineren p4 und schlankere mandibulare Molaren. Die Reduktion des hinteren Bezahnungsabschnittes, der kräftigere p4, das schneidende Parastyl und die relativ größere anteriore Breite an P4 sowie die symmetrischer zur medianen Zahnquerachse ausgebildete linguale Zahnhälfte an M1 (Protoconus und Lingualcingulum) unterscheiden *Crassidia* von *Amphicyon*.

Bemerkung: In einer soeben erschienenen Gesamtübersicht über die Gattungen und Untergattungen der Säugetiere (KRETZOI & KRETZOI 2000: 18) wird *A. intermedius* VON MEYER als Typusart von *Amphalopex* KAUP, 1862 angeführt. Dadurch würde *Crassidia* zum jüngeren Synonym dieses Genus. Tatsächlich ist die Typusart dieses aus dem Obermiozän (MN9) von Eppelsheim (Rheinhausen) belegten Genus aber die Art *Amphalopex diaphorus* (KAUP, 1832) und das Genus synonym mit *Simocyon* WAGNER, 1858. Daher ist die Verfügbarkeit von *Crassidia* nicht tangiert.

Crassidia intermedia (H. v. MEYER, 1849)

v 1849 *Amphicyon intermedius* H.V.MEYER, Neues Jahrb. Min. Geol. Paläont., 1849: 548.

v 1849 *Amphicyon intermedius* – PLIENINGER, Jh. Ver. vaterl. Naturk. Würt. 5 (1850): Taf. I, Fig. 8.

v 1850 *Amphicyon intermedius* – JÄGER, Übersicht der fossilen Säugethiere.....Taf. 72, Fig. 22, 23.

1923 *Amphicyon crassidens* POM. – DEPÉRET, Bull. Serv. Carte géol. Fr. 26 (147): pl. VII.

1929 *Amphicyon crassidens* POM. – VIRET, Ann. Univ. Lyon, Sci. Méd. 47: fig. 15, pl. III - fig. 5, 6.

v 1965 *Pseudocyon sansaniensis intermedius* (H.V.MEYER) – KUSS, Sitz.ber. Heidelberger Akad. Wiss. 1: Abb. 75.

1974 *Amphicyon crassidens* POM. – GOLPE-POSSE, Palaeont. Evol. 8: 22.

v 1980 *Amphicyon ? crassidens* POM. – GINSBURG & HUGUENEY, Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 4e sér., 2, C, 3: 273.

Holotypus: SMNS Nr. 4568: M1 dext.

Locus typicus: Ulm, Michelsberg; Baden-Württemberg; Bundesrepublik Deutschland.

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse, Ulmer Schichten; Unter-Miozän, Mittel-Agenium, MN2a.

Weitere Fundstellen: Ulm-Westtangente, Paulhiac, Saint-Gérard, Selles-sur-Cher (cf.).

Diagnose: wie für das Genus.

Ysengrinia GINSBURG, 1965

Typusart: *Pseudocyon gerandianus* VIRET, 1929.

Diagnose: mittel- bis großwüchsige Amphicyoninae mit lückig stehenden Prämolaren; Mandibularmolaren und p4 schlank; p4 mit kräftiger posteriorer Nebenzacke und breitem posteriorem Cingulum; m1 mit in Zahn-längsachse verlaufendem oder nur wenig nach lingual gedrehtem Hypoconidvordergrat; m2 mit gegenüber dem Trigonid schmälere Talonid; P4 mit schwach entwickeltem Protoconus; Maxillarmolaren mit weitgehend symmetrisch gebautem Talon; M1 mit annähernd dreieckigem Umriß mit eingezogenen Vorder- und Hinterflanken; M2 oval bis bohnenförmig, mit reduziertem Metaconus.

Zugeordnete Arten:

Y. gerandiana (VIRET, 1929); Saint-Gérard-le-Puy (Frankreich); MN2

Y. tolosana (NOULET, 1876); Le Cammas (Frankreich); Unter-Agenium

Y. depereti (MAYET, 1908); Chilleurs-aux-Bois (Frankreich); MN3

Y. valentiniana BELINCHON & MORALES, 1989; Bunol (Spanien); MN4a

Y. ginsburgi MORALES, PICKFORD, SORIA & FRAILE, 1998; Arrisdrift (Namibia); MN4a

Bemerkung: Die Zugehörigkeit der letzteren Art zu dieser Gattung erscheint uns anbedachts des kleinen p4, des kaum nach lingual abgelenkten Paraconids an m1 und wegen des langen, gegenüber dem Trigonid nur wenig verschmälerten Talonids von m2 fraglich.

Ysengrinia und *Amphicyonopsis* werden vor allem wegen des gleichen Abkautungsmodus mit *Crassidia* in einer Tribus vereinigt. Darüber hinaus stehen sich *Ysengrinia* und *Crassidia* auch im allgemeinen Bezahnungsbau sehr nahe. Das Genus *Amphicyonopsis* erlaubt wegen seiner schlechten Dokumentation noch keine endgültige Beurteilung seiner phylogenetischen Position und wird daher nur mit Vorbehalt hierher gestellt.

6. *Crassidia* cf. *intermedia* von Selles-sur-Cher

Von Selles-sur-Cher, genauer vom Gebiet der Gemeinde Billy westlich von Selles, stammen einige Belege aus der Collection Bourgeois, die von GINSBURG & HUGUENEY (1980) erwähnt wurden. Da sie in einigen Punkten unsere Kenntnis über *C. intermedia* erweitern, seien sie hier genauer beschrieben.

Material und Maße (Material im MNHN): Bei den Incisiven sind die Breiten- und Tiefen-Maße an der Kronenbasis genommen, das Höhenmaß gibt die Distanz von der posterioren Kronenbasis zur Zahnschmelzspitze an. Die Zähne mit gleicher Inventar-Nummer gehören individuell zusammen. B = Breite; H = Höhe; L = Länge; T = Tiefe

m1-Talonid dext. (SEL 127) B	17,7
m2 sin. (SEL 522) L x B	17,7 x 13,9
m2 dext. (SEL 728) L x B	18,8 x 13,6
I3 sin. (SEL 127) B x T x H	13,0 x 16,3 x -
I3 dext. (SEL127) B x T x H	12,9 x 16,0 x 19,2

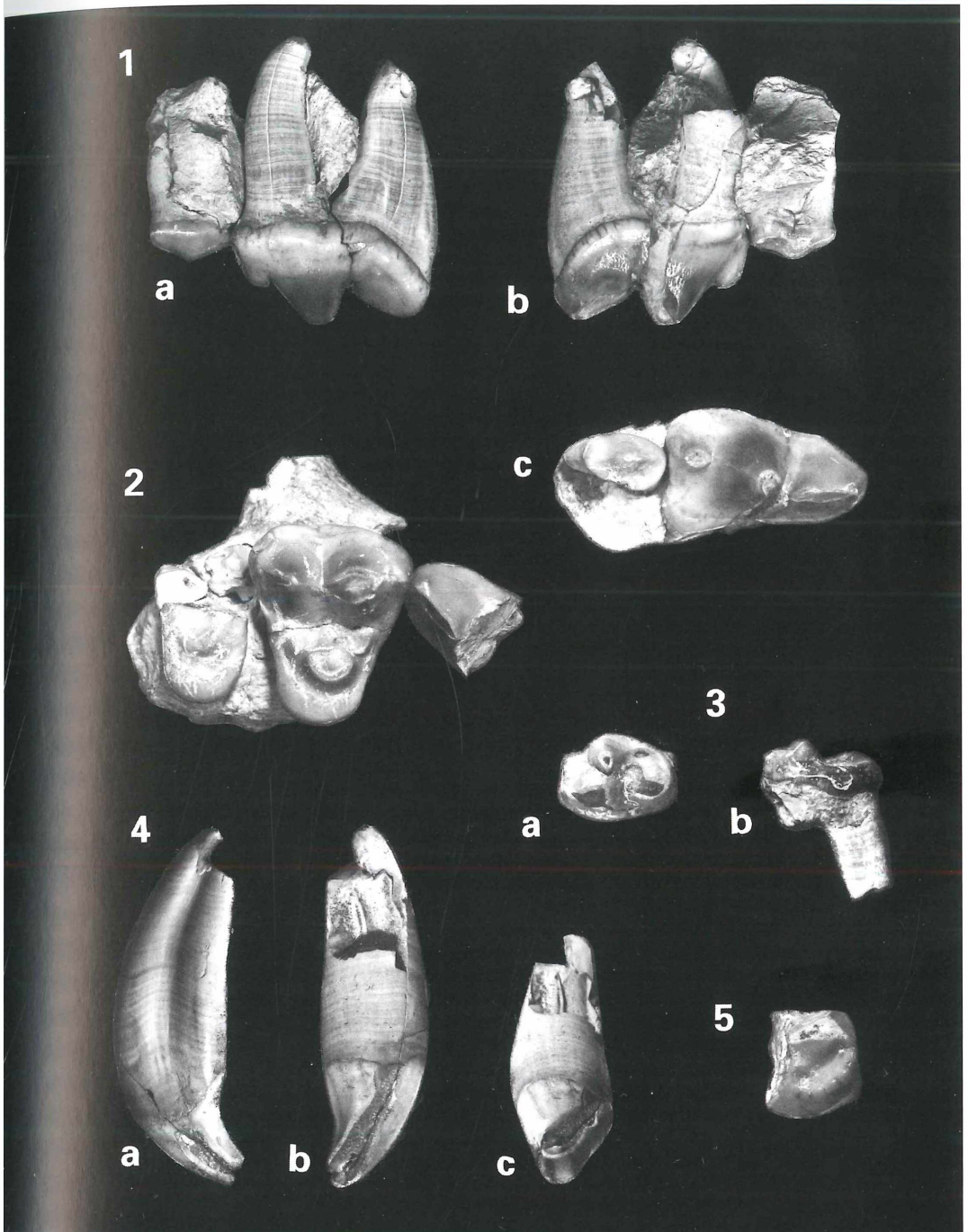


Abbildung 6. *Crassidia cf. intermedia* (v. MEYER, 1849). Selles-sur-Cher. alle x 1;

1: Maxillarfragment sin. mit P3 und P4 (SEL 127), a) Labialansicht; b) Lingualansicht; c) Occlusalansicht; 2: Maxillarfragment dext. mit M1 und Fragmenten von P4 und M2 (SEL 127), Occlusalansicht; 3: m2 sin. (SEL 128), a) Occlusalansicht; b) Lingualansicht; 4: I3 dext. (SEL 127) a) Medialansicht, b) Lateralansicht; c) Occlusalansicht; 5: m1-Talonid dext. (SEL 127), Occlusalansicht.

I3 dext. (SEL 8)	B x T x H	11,0 x 14,8 x 16,1
P3 sin. (SEL 127)	L x B	12,9 x 8,2
P4 sin. (SEL 127)	L x B	30,1 x 19,4
P4-Fragment dext. (SEL 127)		
M1 dext. (SEL 127)	L x B	24,2 x 29,7
M2-Fragment dext. (SEL 127)		

Beschreibung und Vergleich mit dem Material von Ulm-Westtangente (Abb. 6):

Die I3 (Abb. 6: 4) besitzen eine kompakte, kurze, stark zurückgebogene, einspitzige Krone von gerundet dreieckigem Querschnitt. Über die gesamte Länge der Lateralseite der Krone erstreckt sich eine vom c verursachte Usurfläche. Eine weitere rinnenförmige, vom i3 erzeugte Usur bedeckt die Medialseite der Krone. Beide Usuren sind durch den dünnen Schmelz bis auf das Dentin vorgedrungen. Die Kronenbasis reicht lateral erheblich weiter gegen den Kiefer als medial. Insgesamt ist die Krone gegenüber der Wurzel nach hinten abgeknickt. Die Wurzel besitzt eine seichte mediale Längsrinne und ist nach posterolateral gekrümmt. Die geringeren Dimensionen von SEL 8 sind auf seine starke Abkautung und eine leichte Abrollung zurückzuführen.

Gegenüber dem Ulmer Exemplar ist der niedrigkronige P3 (Abb. 6: 1) gedrungener und sein Längsgrat verläuft mehr diagonal von anterolingual nach posterolabial. Auch die Nebenspitzen sind etwas verschieden: Beim P3 aus Selles ist die posteriore Nebenspitze kräftiger und die anteriore fehlt völlig.

Bei grundsätzlicher Übereinstimmung in Bau, Proportionen und Größe weist auch der P4 (Abb. 6: 1) gegenüber dem Reißzahn von Ulm in einigen Details ab: Seine Labialseite ist etwas weniger aufgebläht, das Parastyl ist massiger, der Protoconus ist nur als schwaches Cingulum angedeutet und der Paraconus-Vordergrat ist nur angedeutet.

Der M1 (Abb. 6: 1) von Selles ist etwas größer als der Typus von *C. intermedia*, entspricht diesem aber ansonsten weitgehend. Er liefert zusätzliche Informationen über die am Typus-M1 völlig ausgekauften Zwischenhügel: Der Protoconulus ist kräftig, der Metaconulus schwächer, aber vorhanden.

Der zusammen mit M1 in einem Kieferfragment erhaltene M2-Talon (Abb. 6: 1) ist lingual etwas weniger gerundet als beim Ulmer M2. Auf Grund der erhaltenen Wurzeln ist erkennbar, daß die labiale Zahnhälfte relativ kurz und leicht nach posterolabial abgebogen war.

Am m1-Talonid (Abb. 6: 5) ist lediglich die Lingualseite ein wenig anders differenziert als beim Ulmer Reißzahn, da sie cingulumartig ausgebildet ist, mit perl-schnurartig ausgegliederten Hügelchen, aber ohne herausgehobenes Entoconid. Dagegen entsprechen der charakteristische, diagonale Verlauf des Hypoconid-Vordergrates und die starke Abschrägung der Labialseite exakt den Verhältnissen beim Ulmer Material. Die beiden m2 (Abb. 6: 3) von Selles besitzen in Auf-

sicht einen etwas unterschiedlichen Umriss: Einer ist mehr rundlich-oval, der andere mehr rechteckig. In Anordnung und Proportionen der Hügel stimmen die Zähne mit den Ulmer m2 überein.

Wie aus der Beschreibung hervorgeht, weicht der Amphicyonide von Selles-sur-Cher bei weitgehender morphologischer Übereinstimmung und Größe in einigen Einzelheiten von *Crassidia intermedia* von Ulm ab. Für die Interpretation dieser Unterschiede gibt es verschiedene Möglichkeiten: Zunächst einmal könnte es sich um systematisch relevante Differenzen handeln. Dagegen sprechen aber einerseits die Übereinstimmungen in den *Crassidia*-typischen Merkmalen an P4, M1 und m1 und andererseits die bekannt hohe Merkmalsvariabilität bei Amphicyoniden. Es könnte sich aber darin auch ein stratigraphischer Unterschied zwischen den beiden Fundkomplexen manifestieren: Das Alter von Selles-sur-Cher entspricht nach STEHLIN (1909) und VIRET (1929) dem Niveau von Saint-Gérand, also MN2. GINSBURG & HUGUENEY (1980) präzisieren das Alter auf den Grenzbereich MN2a/2b. Damit könnte die Fundstelle geringfügig jünger sein als die Lokalität Ulm-Westtangente, die von WERNER (1994) auf Grund der Nagetierfauna ins basale MN2a eingeordnet wird. Allerdings ließe sich von den angeführten Unterschieden allenfalls die Verkürzung des P3 als Entwicklungsfortschritt in Richtung einer Konzentration der Quetsch- und Schneidefunktion auf den hinteren Bezahnungsabschnitt interpretieren. Es muß daher an Betrachtung der relativ schmalen Materialbasis offen bleiben, ob die registrierten Unterschiede ausschließlich auf intraspezifische Variabilität zurückzuführen sind, oder ob sich in ihnen ein beginnender Entwicklungsfortschritt manifestiert. Wir bestimmen das Material von Selles-sur-Cher daher als *Crassidia* cf. *intermedia*. Einige vom Ulmer Material nicht bekannte Merkmale von *Crassidia* können durch die französischen Belege ergänzt werden: So etwa das Vorhandensein eines massigen I3, das gut zu dem nach dem unteren Canin zu erwartenden kräftigen Vordergebiss paßt, das Vorkommen von Zwischenhügeln (Protoconulus, Metaconulus) an M1 sowie eines kurzen, stark quergedehnten M2.

7. Diskussion

Die Ysengriniini nehmen in mancherlei Hinsicht eine vermittelnde Position zwischen den Amphicyoninae und den Thaumastocyoninae ein. Gemeinsame Merkmale mit den Amphicyoninae sind reduzierte, lückig stehende Prämolaren und ein wohlentwickeltes Metaconid an m1; mit den Thaumastocyoninae stimmt die Dominanz des schneidenden Abkautungsmodus, die Vergrößerung des p4 und die Reduktion des hinteren Bezahnungsabschnittes überein. Da die bestimmenden Merkmale der Thaumastocyoninae, Verlust des m1-Metaconids und

Verkürzung der gesamten Facialregion, bei den *Ysengriniini* nicht vorhanden sind, ordnen wir sie als spezialisierten Zweig den Amphicyoninae zu. Man muß sich dabei allerdings bewußt bleiben, daß der Schädelbau sowohl bei den *Ysengriniini* als auch bei den *Thaumastocyoninae* nur sehr unvollständig bekannt ist.

Wie aus Beschreibung und Vergleichen hervorgeht, stehen sich *Ysengrinia* und *Crassidia* verwandtschaftlich sehr nahe. Sie kommen in Paulhiac und Saint-Gérard an den gleichen Fundstellen nebeneinander vor. Daß es sich tatsächlich um zwei nebeneinander existierende Linien handeln muß, wird aus dem spezifischen Bau des m1-Talonids und dem aufgeblähteren Erscheinungsbild der unteren Molaren bei *Crassidia* deutlich, die eine noch stärker schneidende Modifikation des Abkautungsmodus bedingen. Während diese Gattung auf das Agenium (MN1-MN2) beschränkt ist, kommt *Ysengrinia* noch bis MN4 vor. Beide Genera lassen sich vermutlich auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückführen, der am ehesten im Umkreis des oligozänen Genus *Pseudocyonopsis* (siehe GINSBURG 1966, DE BONIS 1973) und dort innerhalb der *ambiguus*-Linie zu suchen ist, da schon in ihr lückig stehende Prämolaren mit einem P4 mit schwach entwickeltem Linguallobus und reduziertem Protoconus kombiniert sind.

Literatur

- BELINCHÓN, M. & MORALES, J. (1989): Los Carnívoros del Mioceno inferior de Bunol (Valencia). – *Rev. Espanola Paleont.*, 4: 3-8; Madrid.
- BONIS L., de (1973): Contribution a l'étude des mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Perissodactyles. – *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, N.S., C, 28: 1-192; Paris.
- DEHM, R. (1950): Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, 58: 4-141; München.
- DEPÉRET, Ch. (1923): Notes paléontologiques sur l'Oligocène de la Limagne. I. Vertébrés. – *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, 26 (147): 147-149; Paris.
- GERVAIS, P. (1859): Zoologie et Paléontologie françaises. viii+544 S.; atlas, 84 pls.; Paris.
- GINSBURG, L. (1965): L'„*Amphicyon*“ *ambiguus* des phosphorites du Quercy. – *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 37: 724-730; Paris.
- GINSBURG, L. (1966): Les Amphicyons des Phosphorites du Quercy. – *Ann. Paléont. (Vert.)*, 52: 23-64; Paris.
- GINSBURG, L. (1986): Chronologie of the European Pliopithecids. – In: ELSE & LEE (Hrsg.), *Primate Evolution. Proc. 10th Congr. Primatol.*, 1: 47-57; London.
- GINSBURG, L. & HUGUENEY, M. (1980): La faune de Mammifères du Miocène inférieur de Selles-sur-Cher (Loir-et-Cher). – *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 4e sér., 2, C, 3: 271-276; Paris.
- GOLPE-POSSE, J. M. (1974.): Faunas de yacimientos con Suiformes en el Terciario español [Faunas from localities with Suiformes in the Spanish Tertiary]. – *Palaeont. Evol.*, 8: 1-87; Sabadell.
- HEIZMANN, E. P. J. (1973): Die tertiären Wirbeltiere des Steinhelmer Beckens. – *Palaeontographica, Suppl.* 8 (5): 1-95; Stuttgart.
- HEIZMANN, E. P. J. (1989): Ulm-Westtangente, eine neue Wirbeltierfundstelle aus dem Untermiozän von Ulm. – *Bildung in neuer Sicht*, 52: 86-90; Villingen-Schwenningen.
- HEIZMANN, E. P. J. (1992): Das Tertiär in Süddeutschland. – *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, C, 33: 1-61; Stuttgart.
- HEIZMANN, E. P. J., BLOOS, G., BÖTTCHER, R., WERNER, J. & ZIEGLER, R. (1989): Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik: Zwei neue Wirbeltierfaunen aus der Unteren Süßwassermolasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 153: 1-14; Stuttgart.
- HEIZMANN, E. P. J. & MORLO, M. (1994): *Amphictis schlosseri* n. sp. – eine neue Carnivoren-Art (Mammalia) aus dem Untermiozän von Süddeutschland. – *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 216: 1-25; Stuttgart.
- JÄGER, G. F. (1850): Übersicht der fossilen Säugethiere, welche in Würtemberg in verschiedenen Formationen aufgefunden worden sind, und nähere Beschreibung und Abbildung einzelner derselben: 768-933; Breslau und Bonn.
- KORDIKOVA, E. G., HEIZMANN, E. P. J. & MAVRIN, A.: Early Miocene Carnivora of Aktau Mountains, South-Eastern Kazakhstan. – *Paläont. Zeitschr.*, (In Druck).
- KRETZOI, M. & KRETZOI, M. (2000): Index generum et subgenerum mammalium. – *Fossilium Catalogus, I: Animalia*, 137: I-XVI + 1-726; Leiden.
- KUSS, S.E. (1965): Revision der europäischen Amphicyoninae (Canidae, Carnivora, Mammalia). – *Sitz.ber. Heidelberger Akad. Wiss.*, 1: 1-169; Heidelberg.
- MAYET, L. (1908): Étude des mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. – *Ann. Univ. Lyon*, 24: 1-316; Lyon.
- MEIN, P. (1989): Updating of MN zones. – In: LINDSAY, E. H. et al. (Hrsg.): *European Neogene mammal chronology. – NATO ASI ser., Life Sci*, 180: 73-90; New York, London.
- MEYER, H. VON (1849): Letter on various fossils. – *Neues Jahrb. Min. Geol. Paläont.*, 1849: 547-550; Stuttgart.
- MEYER, H. VON (1851): Mitteilungen an Professor BRONN gerichtet. – *N. Jb. Min. Geogn. Petrefaktenk.*, 1851: 75-81.
- MEYER, H. VON (1858): Mitteilungen an Professor BRONN gerichtet. – *N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petrefaktenk.*, 1858: 202-207; Stuttgart.
- MEYER, H. VON (1863): Mitteilungen an Professor H. G. GEINITZ. – *N. Jb. Min. Geol. Paläont.*, 1863: 444-450; Stuttgart.
- MORALES, J., PICKFORD, M., SORIA, D. & FRAILE, S. (1998): New carnivores from the basal Middle Miocene of Arrisdrift, Namibia. – *Ecol. Geol. Helv.*, 91: 27-40; Basel.
- NOULET, J.-B. (1876): Note sur un gisement du *Canis palaeolycos*, dans le Miocène toulousain. – *Mém. Acad. Sci. Toulouse*, (7) 8: 400-403; Toulouse.
- OLSEN, S.J. (1960): The fossil carnivore *Amphicyon longiramus* from the Thomas farm Miocene. Part II: postcranial skeleton. – *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 123, 1: 1-45; Harvard, Mass.
- PLIENINGER, TH. (1850): Ueber *Amphicyon*. – *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, 5: 216; Stuttgart.
- POMEL, A. (1853): Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans les bassins de la Loire et de l'Allier. 1-193; Paris.
- RABEDER, G. (1985): Die Säugetiere des Pannonien. – In: PAPP, A., JAMBOR, A. & STEININGER, F. (Hrsg.): *Chronostratigraphie und Neorototypen*, 6: 440-463; Budapest.
- ROTHAUSEN, K. (1988): Carnivoren im Kalktertiär (Oberoligo-

- zän - Untermiozän) des Mainzer Beckens (1 Amphicyonidae). – Geol. Jb., A, 110: 241-260; Hannover.
- STEHLIN, H.G. (1909): Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. – Bull. Soc. Géol. France, (4) 9: 488-520; Paris.
- TOBIEN, H. (1980): Taxonomic status of some Cenozoic mammalian local faunas from the Mainz Basin. – Mainzer Geowiss. Mitt., 9: 203-235; Mainz.
- VIRET, J. (1929): Les faunes de Mammifères de l'oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. – Ann. Univ. Lyon, Sci. Méd., 47: 1-328; Lyon.
- VIRET, J. (1951): Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de La Grive St. Alban (Isère) I. Chiroptères, carnivores, édentés, pholidontes. – Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 3: 1-102; Lyon.
- WHITE, T. E. (1940): New Miocene vertebrates from Florida. – Proc. New England Zool. Club, 18: 31-38; Cambridge.
- WHITE, T. E. (1942): Additions to the fauna of the Florida phosphates. – New England Zool. Club, 21: 87-91; Cambridge.