

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien.

Von Julius Pia.

Mit 6 Figuren im Text.

Inhaltsübersicht.

Schädelbruchstücke aus den unterpliozänen Sanden von Altmannsdorf in Wien XII stammen von einem großen Musteliden aus der Verwandtschaft der rezenten *Mellivora*. Es wird für ihn die neue Gattung und Art *Hadriectis fricki* errichtet. Sie steht phylogenetisch den miozänen Arten *Laphictis mustelina* und *Ischyriectis zibethoides* am nächsten. Die eigentümliche Abkauung der Zähne scheint auf eine teilweise herbivore Ernährung und auf eine von den übrigen Raubtieren abweichende, laterale Beweglichkeit des Unterkiefers hinzudeuten. Die Körperlänge dürfte der eines schwachen Leoparden oder des brasilianischen Riesenotters gleichgekommen sein.

Die ausführliche Beschreibung gliedert sich in folgende Abschnitte:

	Seite
Vorwort	537
Fundort und Alter	538
Beschreibung der Reste	539
Vergleich mit rezenten Arten	545
Vergleich mit fossilen Formen	552
Zur Phylogenie und Systematik	557
a) Stammesgeschichtliche Stellung	557
b) Systematische Stellung	560
c) Aufstellung der Gattung <i>Hadriectis</i>	567
d) Aufstellung der Art <i>Hadriectis fricki</i>	568
Paläobiologisches	572
a) Die Abkauung der Zähne	572
b) Die Frage der Lebensweise von <i>Hadriectis fricki</i>	574
Verzeichnis der hauptsächlich benützten Schriften	580

Vorwort.

In volkstümlichen Darstellungen („Wiener Neueste Nachrichten“ und „Neues Wiener Abendblatt“ vom 8. I. 1935, Rundfunkvortrag in Wien am 14. III. 1935) habe ich schon kurz erwähnt, daß im Unterpliozän von Wien ein etwa leopardengroßer Marder vorkommt. Als ich aufgefordert wurde, für den 50. Band unserer „Annalen“ einen Beitrag über irgend welches besonders merkwürdige und dabei für unsere Sammlung kennzeichnende

Material aus der geologisch-paläontologischen Abteilung zu verfassen, schien es mir am zweckmäßigsten, diese Schädelbruchstücke endlich ausführlich zu beschreiben. Daß sie wissenschaftlich bedeutsam sind, wird hoffentlich aus meiner Arbeit hervorgehen. Überdies stammen sie aus dem Boden der Stadt Wien selbst und endlich bilden gerade die unterpliozänen Säugetiere eine der größten und schönsten Reihen innerhalb der paläontologischen Sammlung.

Die beschriebenen, an sich ziemlich unscheinbaren Reste wären höchstwahrscheinlich noch lange unbeachtet geblieben, wenn nicht vor einigen Jahren ein größerer Teil unserer fossilen Säugetiere auf Anregung und mit weitgehender Unterstützung von Mr. Childs Frick (New York) neu verzeichnet worden wäre (Pia und Sickenberg 1934). Deshalb — und wegen der vielen anderen Verdienste des Genannten um die Kenntnis der fossilen Säugetiere — gestatte ich mir, ihm die gegenwärtig beschriebene Art zu widmen, obwohl ich damit einen lang geübten Grundsatz aufgebe, neue Spezies nur nach ihren Eigenschaften oder ihrem Vorkommen zu bezeichnen. Ich nenne sie *Hadriectis fricki* n. gen., n. sp. Die Begründung für die Aufstellung des neuen Namens folgt unten.

Für Unterstützung bei der Ausführung der gegenwärtigen Arbeit bin ich ganz besonders den Herren Dr. Koller (Wien), Dr. Stehlin (Basel) und Rittmeister Zimara (Wien) zu großem Dank verpflichtet. Herr Dr. Kamptner (Wien) hat mir für die nomenklatorischen Fragen wertvolle Schriftenhinweise und Anregungen gegeben.

Fundort und Alter.

Die nachstehend beschriebenen Knochen wurden im Jahre 1912 von einem Arbeiter angekauft. Der Fundort ist folgendermaßen bezeichnet: „Wien, XII., Griebergasse.“ Diese Gasse verläuft von der Haltestelle Altmannsdorf der Bahnstrecke Hütteldorf—Klein Schwechat gegen SE. Sie kreuzt unweit der erwähnten Haltestelle die Oswaldgasse, die oft als Fundstelle pliozäner Säugetiere genannt wird. Ich habe die Griebergasse selbst nicht besucht, verdanke aber Frau Sekretär Lotte Adametz folgende Angaben: Die Aufschlüsse sind jetzt vollständig verbaut. Mindestens bis zum Jahre 1926 waren aber in den beiden genannten Gassen größere Sandgruben vorhanden. Die Namen Oswaldgasse, Griebergasse (und wohl auch Altmannsdorf) wurden von den sammelnden Arbeitern ziemlich willkürlich gebraucht.

Die Zusammensetzung der Fauna ist aus dem Säugetierkatalog (Pia und Sickenberg 1934, S. 497—498) ersichtlich. Sie besteht aus folgenden Tieren:

Viverridae: *Lycyaena* sp.

Rhinocerotidae: Sehr zahlreich, aber noch nicht durchgearbeitet.

Equidae: Viele, nicht näher bestimmte Reste von *Hipparion*.

Suidae: 1 Stück.

Cervidae: Wenige, unbestimmte Reste.

Bovidae: 2 Stück.

Dinotheriidae: Ziemlich zahlreiche, wohl durchwegs zu *Dinotherium giganteum* gehörige Zähne und Knochen.

Mastodontidae: Mehrere sichere Stücke von *Mastodon longirostris*.

Wenn diese Fauna auch noch nicht durchgearbeitet ist, kann man sie doch zweifellos als unterpliozän (pannonisch im Sinne von Friedl, 1932) ansprechen. Wir ziehen dabei die Grenze zwischen Miozän und Pliozän so, wie es im Wiener Becken üblich ist und wie es ganz neuerdings Stirton (1939) wieder für Amerika gefordert hat, d. h. unterhalb der *Hipparion*-Schichten. Diese Grenze läßt sich viel leichter festhalten und über weite Strecken verfolgen, als die besonders in Frankreich bevorzugte höhere.

Beschreibung der Reste.

Nach der Art der erhaltenen Reste ist es höchst wahrscheinlich, daß ein vollständiger oder fast vollständiger Schädel in den pliozänen Sanden eingebettet war, der erst bei den Grabungen zerschlagen wurde. Gegenwärtig liegen jedoch nur folgende Bruchstücke vor (vgl. Fig. 1):

1. Teil des linken Maxillare mit dem Ansatz des Jochbogens, der unteren Hälfte des Canalis infraorbitalis und den vollständig erhaltenen Zähnen P⁴ und M¹. Fig. 2.

2. Der genau entsprechende Teil des rechten Maxillare, aus dem jedoch die Zähne bis auf geringe Reste der Wurzeln fehlen.

3. Teil des linken Squamosum, nämlich der hintere Abschnitt des Jochbogens und die äußere Hälfte der Fossa glenoidea. Fig. 3.

4. Kleines Stück des linken Jochbogens, wahrscheinlich vorwiegend dem Jugale angehörig und unmittelbar hinter dem schwach angedeuteten Processus postorbitalis gelegen. Fig. 4.

5. Teil des rechten Squamosum und anschließender Knochen mit dem Meatus auditorius, dem Processus mastoideus und einem inneren Abschnitt der Fossa glenoidea. Die Bulla tympani ist abgebrochen. Fig. 5.

Es handelt sich um ein recht altes Tier, denn die Zähne sind, wie noch näher zu besprechen sein wird, stark abgekaut; Knochennähte sind nirgends mehr zu erkennen.

Wir beschreiben nun die osteologischen Merkmale, die sich an den aufgezählten Bruchstücken ersehen lassen, etwas genauer.

Der nur teilweise erhaltene Canalis infraorbitalis ist recht groß, dabei wahrscheinlich deutlich abgeflacht, im Querschnitt von der Gestalt einer aufrechtstehenden Ellipse. Der Hinterrand seiner äußeren Öffnung liegt gerade zwischen P⁴ und P³.

Der Gaumen zeigt in dem Winkel zwischen M^1 und P^4 eine auffallend tiefe Grube.

Der Jochbogen ist sehr breit und kräftig, besonders im hinteren Teil auch sehr dick, fast bärenartig. Das Bruchstück Nr. 4 ist vielleicht nicht ganz leicht einzuordnen. Seine Stellung ergibt sich aus folgenden Merk-

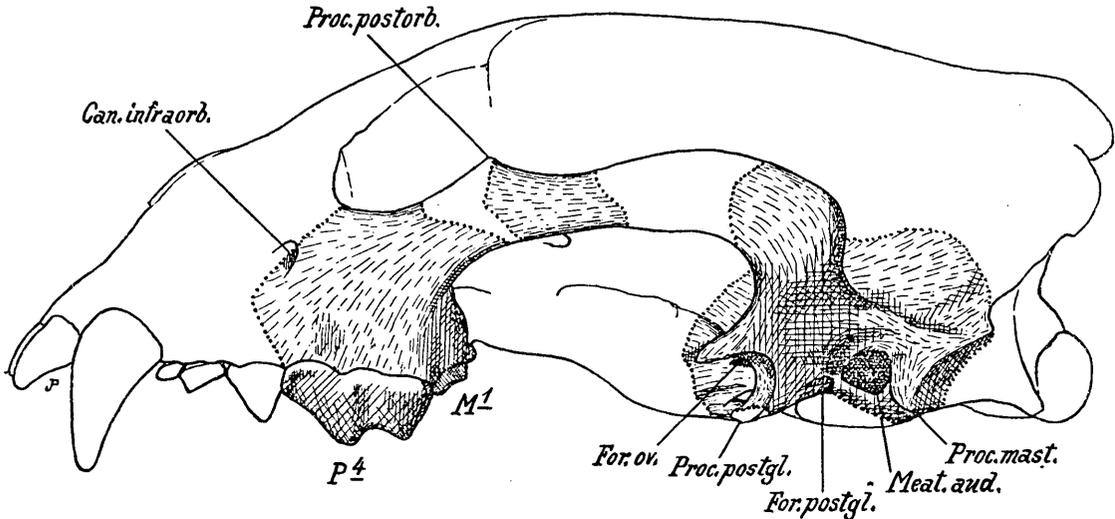


Fig. 1. Schädel des rezenten *Gulo gulo* L. in nat. Größe. Durch Schraffen sind die Teile kenntlich gemacht, die von *Hadriectis fricki* Pia erhalten sind, und zwar von der hier dargestellten linken oder auch von der rechten Schädelseite.

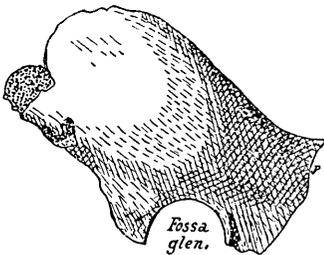


Fig. 3. *Hadriectis fricki* n. gen., n. sp. aus dem Unterpliozän von Wien. Hinterer Teil des linken Jochbogens in nat. Größe, von außen.

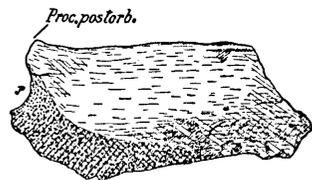


Fig. 4. *Hadriectis fricki* n. gen., n. sp. aus dem Unterpliozän von Wien. Mittlerer Teil des linken Jochbogens in nat. Größe, von außen. Grob punktiert die Bruchfläche.

malen: Die eine Fläche ist großenteils glatt, die andere mit feinen Gruben und Leisten bedeckt. Diese muß wohl die Innenseite sein, an der die Kau-muskeln ansetzen. Von den Kanten ist die eine zugeschärft, die andere gerundet und dabei ebenfalls sehr rau. Nach einer recht allgemeinen Regel bei Raubtierschädeln ist die gerundete Seite die untere. Der Processus postorbitalis, durch den gerade der vordere Bruchrand des Fragmentes verläuft, ist für einen Marderschädel ziemlich deutlich.

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. 541

Die Gelenkfläche für den Unterkiefer zeigt ganz die für Marder bezeichnende Beschaffenheit: Es ist nämlich nicht nur hinten innen ein Fortsatz — der *Processus postglenoideus* — vorhanden, sondern auch außen vorne einer, den man *Processus praeglenoideus* nennen könnte (vgl. Fig. 3). Die Gelenkfläche hat also eine Gestalt, als ob man sie aus einer Zylinderfläche entlang zweier paralleler steiler Schraubenlinien von etwa $\frac{1}{2}$ Umgang herausgeschnitten hätte.

Der *Processus postglenoideus* ist auf der Innenseite durch eine kräftige

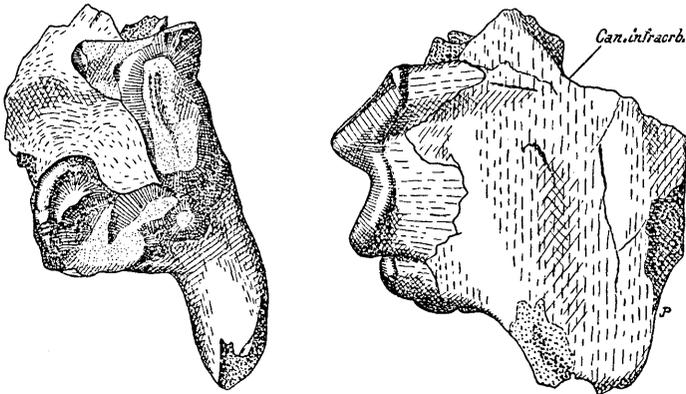


Fig. 2. *Hadriectis fricki* n. gen., n. sp. aus dem Unterpliozän von Wien. Teil des linken Maxillare mit P^4 und M^1 , von unten und von außen. Nat. Größe. Usuren der Zähne fein punktiert, Bruchflächen der Knochen grob punktiert.

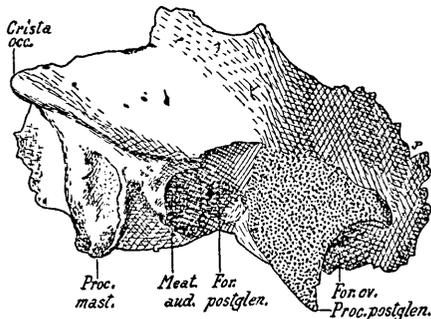


Fig. 5. *Hadriectis fricki* n. gen., n. sp. aus dem Unterpliozän von Wien. Umgebung der rechten Gehöröffnung in nat. Größe. Grob punktiert die Ansatzstelle des abgebrochenen Jochbogens.

Furche begrenzt. Medialwärts davon sieht man das Foramen ovale. Es liegt etwas vor der Hinterfläche der *Fossa glenoidea* und etwas unter deren Oberfläche. Das Fehlen des *Canalis alisphenoideus* ist gut zu erkennen. Das *Foramen postglenoideum* ist groß. Es öffnet sich knapp vor dem *Meatus auditorius*, fast in gleicher Höhe mit diesem, eher etwas über seiner Mitte. Der Gehörgang ist außen kreisrund, weiter innen ist seine Vorderfläche durch einen Knochenvorsprung etwas ausgebuchtet.

Die Bulla ist, wie schon erwähnt, verloren gegangen. Man sieht aber noch, daß sie vom Processus postglenoideus ziemlich weit entfernt blieb. Erhalten ist ein Teil des Foramen stylomastoideum, das ziemlich groß ist, genau medialwärts und nahe am Processus mastoideus liegt. Dieser ist klein, stark nach unten gerichtet, von der Crista occipitalis verhältnismäßig gut abgesetzt. Deren unterster und seitlichster Teil bildet hinter dem Gehörgang eine ansehnliche vorspringende Plattform, die dem Hinterende der Fossa temporalis entspricht. Der Processus paroccipitalis ist abgebrochen und in seiner Form nicht zu erkennen.

Auf der Innenseite des Schädelbruchstückes sieht man die Ausmündung des Foramen ovale, Spuren des aufgebrochenen Foramen sphenoidum und des Foramen postglenoideum. Leider ist von der Schädelhöhle zu wenig erhalten, als daß man über die Beschaffenheit des Gehirnes etwas sagen könnte.

Am wichtigsten für die Bestimmung sind ohne Zweifel die Zähne der beschriebenen Schädelbruchstücke (vgl. Fig. 2). Freilich ist sehr zu bedauern, daß nicht wenigstens noch der P³ erhalten ist, denn dadurch würde die systematische Deutung viel sicherer. Der Schmelz der Zähne ist tiefschwarz verfärbt, das Dentin dagegen ist braun. Die abgekauten Stellen heben sich deshalb sehr gut ab.

Ich zähle die Prämolaren (im Gegensatz zu Helbing und vielen anderen) von vorne nach hinten und wende für ihre Spitzen, wie Pilgrim, dieselben Namen an wie für die Spitzen der Molaren. Vielleicht ist das nicht ganz richtig (vgl. Zittel, 1911, S. 348), aber es scheint mir weniger mißverständlich, als wenn man das Wort Protocon für zwei ganz verschieden gestellte Höcker gebraucht.

Die ursprüngliche Form des P⁴ ist wegen der starken Abkautung nicht mehr genau zu erkennen. Sicher waren ein kräftiger Paracon und ein Metacon vorhanden. Vor dem Paracon stand wahrscheinlich eine kleine vordere Cingulumspitze. Über die Vorderseite des Paracons verläuft gegen diese eine Kante herunter, die innen von einer — gegen die Spitze zu ausklingenden — Furche begleitet wird. Der Protocon (Innenhöcker) steht ganz vorne, so daß der Zahn im Grundriß ungefähr die Form eines rechtwinkligen Dreieckes — mit dem rechten Winkel vorne außen — hat. Die Innenspitze ist nicht sehr breit, vom Rest des Zahnes durch einen Sattel gut abgegliedert. Die Vorderseite des Zahnes war vermutlich, als er jung war, ganz schwach eingebuchtet. Auf der Innenseite ist unter dem Paracon und Metacon ein zartes, aber deutliches Basalband vorhanden.

Der P⁴ ist, wie üblich, dreiwurzig. Am stärksten ist die Wurzel unter dem Metacon, am schwächsten die unter dem Paracon. Die Protoconwurzel durchbohrt den Gaumen. Ihre abgestumpfte Spitze ist in der Nasenhöhle zu sehen.

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. 543

Der M^1 ist viel breiter als lang. Er besteht aus zwei durch eine tiefe und breite Längsfurche getrennten Abschnitten. Jeder von ihnen sitzt auf einer kurzen Wurzel. Die äußere Wurzel ist in derselben Richtung wie der ganze Zahn verbreitert, die innere ist breit kegelförmig.

Der äußere Abschnitt des Molaren ist (in der Richtung der ganzen Zahnreihe gemessen) beträchtlich kürzer als der innere. Er ist ziemlich stark abgekaut und wohl auch nachträglich etwas beschädigt. Ursprünglich scheint er drei stumpfe Höcker getragen zu haben. Es wäre kaum möglich, sie auf Grund des vorliegenden Restes zu deuten. Dies gelingt aber durch den Vergleich mit den unten zu besprechenden verwandten Formen aus dem Miocän, *Ischyriactis* und *Laphictis* (Helbing 1930, Viret 1933; vgl. unsere Fig. 6). Danach ist der äußerste Höcker als Parastyl aufzufassen. An ihn schließt innen der Paracon an. Der Metacon ist schon fast ganz weggekaut, er muß aber verhältnismäßig gut ausgebildet gewesen sein und steht sehr weit innen. Der ganze Außenabschnitt des M^1 erscheint als ein wenig gegliederter, von außen gegen innen und hinten verlaufender, stumpfer Kamm. Infolgedessen zieht auch das Tal, das den Außenabschnitt und Innenabschnitt des Molaren trennt, nicht genau von vorne nach hinten, sondern etwas schräg gegen hinten und innen. So weit meine Vergleichsmöglichkeiten reichen, scheint eine solche Form des M^1 bei rezenten Mardern nicht vorzukommen. Dort, wo bei dem beschriebenen Zahn der Metacon liegt, befindet sich in der Regel die tiefste Einsenkung der Kaufläche.

Der Innenabschnitt des M^1 trägt an seiner Innenseite ein ungewöhnlich kräftiges Cingulum, das den Protocon merklich überragt. Es wölbt sich im mittleren Teil am meisten empor, so daß es bei Betrachtung von der Innenseite wie eine etwas abgeflachte Kuppel aussieht. Vorne springt das Cingulum kräftig vor und hängt stark über. Das ganze Cingulum, besonders aber sein Abfall gegen die Außenseite des Zahnes, trägt feine, unregelmäßige und verschwommene Querrunzeln. Der Innenabschnitt des Zahnes ragt gegenüber dem Außenabschnitt vorne mehr vor als hinten. Der Protocon des Molaren ist eine niedere, aber ziemlich scharfe Leiste, die etwas hinter der Mitte an der Innenseite des Cingulums ansetzt und schwach gekrümmt gegen vorne und außen, schließlich mehr gegen außen verläuft.

Schon wiederholt wurde die starke Abkautung der Zähne erwähnt. Sie ist sehr merkwürdig und sei noch etwas näher beschrieben (vgl. Fig. 2 und 6 d). Der Außenabschnitt des M^1 ist als ganzes ziemlich stark mitgenommen. Am meisten ist, wie schon erwähnt, der Metacon abgekaut. Das Cingulum ist dagegen sehr gut erhalten. Nur vorne und hinten ist es auf der Außenseite etwas abgeschliffen. Schwächere Abkautungen finden sich noch in der Gegend hinter dem Protocon.

Noch stärker als der M^1 ist der P^4 in Anspruch genommen. Nicht nur die höheren Teile der Außenhöcker, sondern auch der ganze Grat zwischen ihnen ist vollständig verschwunden und durch eine breite Kaufläche ersetzt. Sie ist bei der Ansicht von außen tief konkav, senkrecht darauf schwach konvex und zieht sich ziemlich weit auf die Innenseite des Metacon, während die Innenseite des Paracon verschont bleibt. Der tiefste Teil des Sattels zwischen Protocon und Paracon wird von einer weiteren Kaufläche eingenommen. Sie zieht sich auf die Vorderseite des Zahnes und bedeckt den ganzen Vorderabfall des Protocon. Die kleine vordere Cingulumspitze ist vollständig verschwunden, doch reicht die Kaufläche nicht weit gegen den Paracon hinauf.

Auf die biologische Bedeutung dieser starken Abkauung kommen wir später zurück.

Die Größe der Schädelbruchstücke, durch die sie ja von Anfang an besonders merkwürdig erschienen, ergibt sich aus der Tabelle I. Zu ihrer Erläuterung sei auf folgende Punkte hingewiesen:

Als Grundmaß wurde die gemeinsame Länge von $P^4 + M^1$ verwendet. Die anderen Maße wurden auf diese Einheit als Hundertteile bezogen. Da die Basilarlänge von *Hadriectis fricki* nicht zu bestimmen war, schien das der beste Ausweg zu sein. Ein einzelner Zahn konnte nicht als Grundmaß gewählt werden, weil sonst ein Vergleich mit den Dachsen ganz unmöglich gewesen wäre. Die in Spalte a der Tabelle gemessene Länge ist selbstverständlich nicht gleich Länge von $P^4 +$ Länge von M^1 , da diese beiden Zähne einander ja stark übergreifen. Auch wurde das Maß a stets nur über den äußersten Teil von M^1 , der etwa in der Verlängerung von P^4 liegt, genommen, bei *Hadriectis* außerhalb des Metacon, der also nicht mitgemessen wurde.

Das Maß d wurde in der Regel quer über die größte Erstreckung des Außenabschnittes des Molaren genommen. Ausnahme der verhältnismäßig lange und schmale M^1 von *Meles*.

Das Maß i kann nicht sehr genau bestimmt werden und ist überhaupt nicht sehr befriedigend. Ich habe es in der Hoffnung eingeführt, einen Anhaltspunkt für die relative Länge des Gehirnteiles des Schädels zu gewinnen.

Das Maß k in % gibt einen Ausdruck für die relative Größe der Backenzähne der rezenten Musteliden im Vergleich zum ganzen Schädel. Davon ausgehend, wurde versucht, ein ungefähres Bild von der Größe des ganzen Schädels unseres Fossils zu gewinnen. Vgl. S. 552. In ähnlicher Weise bereitet das Maß l einen Schluß auf die gesamte Körpergröße vor.

Die drei Felidenschädel am Unterende der Tabelle wurden in der Absicht mitgemessen, den Einfluß der absoluten Größe auf die Proportionen kennen zu lernen. Es ist ja bekannt, daß sehr große Tiere nicht nur absolut,

Tabelle I.

Messungen an Schädeln von Musteliden (und Feliden).

Pia, Honigdachs.

Die eingeklammerten Zahlen sind nicht gemessen, sondern aus der Tabelle selbst berechnet.

	a		b		c			d		e			f		g		h		i		k		l	
	Länge von P ⁴ + M ¹ über die äußersten Höcker		Länge von P ⁴ über die Außenhöcker		größte Breite des P ⁴			Länge des Außenabschnittes des M ¹		Länge des Innenabschnittes des M ¹			Größte Breite des M ¹		Breite des Jochbogens an seiner schmalsten Stelle gleich hinter dem Processus postorbitalis		Breite der Fossa glenoidea		senkrechter Abstand der Spitze des Processus mastoideus von der Verlängerung der Hinterfläche der Fossa glenoidea		Basilarlänge des Schädels, vom Hinterrand der Alveole eines I ¹ zum Vorderrand des Foramen magnum		Ungefähre zugehörige Gesamtlänge des Tieres vom Vorderende des Kopfes bis zur Schwanzwurzel	
	mm		mm	% v. a	mm	% v. a	% v. b	mm	% v. a	mm	% v. a	% v. d	mm	% v. a	mm	% v. a	mm	% v. a	mm	% v. a	mm	% v. a	mm	% v. a
<i>Hadriectis fricki</i> . . .	29,8		24,5	82	18,3	61	75	10,0	34	14,9	50	149	22,6	76	15,3	51	12,8	43	29,0	97	(199)	(669)	(1040)	(3500)
<i>Mellivora ratel</i>	16,6		12,8	77	11,0	66	86	4,5	27	8,0	48	178	10,7	64	4,1	25	7,1	43	20,0	120	122,3	737	660	3980
<i>Tayra barbara</i>	13,4		10,3	77	7,6	57	74	4,2	31	6,0	45	143	9,2	69	2,5	19	5,6	42	17,2	128	102,0	761	480	3580
<i>Gulo gulo</i>	23,3		18,5	79	10,9	47	59	6,1	26	7,0	30	115	12,5	54	8,0	34	9,1	39	16,6	71	123,6	531	640	2750
<i>Gulo spelaeus</i>	25,8		21,2	82	12,7	49	60	6,7	26	7,9	31	118	13,8	54	—	—	9,2	36	19,9	74	138,5	537	(720)	—
<i>Martes martes</i> foss. . .	13,0		8,7	67	5,5	42	63	4,5	35	6,5	50	144	8,7	67	1,9	15	3,9	30	16,0	123	77,9	599	400	3080
<i>Martes foina</i>	12,0		8,7	73	4,7	39	54	4,0	33	5,1	43	127	8,2	68	2,3	19	3,4	28	12,5	104	69,3	578	360	3000
<i>Grison vittatus</i>	10,0		7,5	75	5,1	51	68	3,0	30	3,4	34	113	6,5	65	2,7	27	3,9	39	13,3	133	71,6	716	—	—
<i>Mydaus javanensis</i> . . .	11,7		5,4	46	4,2	36	78	6,2	53	5,6	48	90	5,6	48	2,1	18	3,6	31	12,0	103	79,9	682	—	—
<i>Conepatus cf. chilensis</i> .	13,5		6,9	51	5,0	37	72	7,3	54	6,9	51	95	8,0	59	2,3	17	3,8	28	10,7	79	60,8	450	—	—
<i>Meles meles</i>	21,6		9,0	42	7,9	37	88	13,0	60	13,2	61	101	11,9	55	6,3	29	6,1	28	17,8	82	119,5	554	—	—
<i>Taxidea taxus</i>	17,2		12,7	71	9,5	53	75	7,2	40	11,6	65	161	10,5	59	5,5	31	7,8	44	19,0	106	114,3	639	—	—
<i>Lutra lutra</i>	18,5		11,4	62	9,0	49	79	8,9	48	7,7	42	87	10,6	57	5,9	32	6,9	37	17,4	94	109,0	589	—	—
<i>Oligobunis crassivultus</i> .	—		13	—	9	—	69	6	—	—	—	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oligobunis lepida</i> . . .	15,2		11,1	73	7,3	48	66	5,0	33	—	—	—	11,0	72	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ischyriectis zibethoides</i> .	—		ca. 18,4	—	ca. 13	—	71	7,3	—	8,2	—	112	17,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Laphictis mustelina</i> . . .	19,8		15,8	80	9,7	49	61	7,1	36	9,2	46	129	15,9	80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Megalictis ferox</i>	30,8		24,3	79	18,7	61	77	8,1	26	8,0	26	99	19,5	63	13,6	44	16,0	52	—	—	ca. 190	618	—	—
<i>Aelurocyon brevifacies</i> .	29,0		24	83	16	55	67	9	31	—	—	—	18	62	12,8	44	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eomellivora wimani</i> . . .	25,3		21,6	85	16,7	66	77	8,8	35	12,3	49	140	20,5	81	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Plesiogulo brachygnathus</i>	27,0		19,1	71	13,2	49	69	9,5	35	12,9	48	136	16,9	63	7,2	27	7,7	29	—	—	ca. 151	560	—	—
<i>Enhydriodon sivalensis</i> .	29,9		16,7	56	17,8	60	107	12,8	43	13,5	45	105	22,6	76	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Felis silvestris</i>	11,9		10,7	90	5,7	48	53	—	—	—	—	—	4,0	34	5,5	46	5,6	47	17,6	148	82,3	692	—	—
<i>Panthera pardus</i>	21,5		20,7	96	10,7	50	52	—	—	—	—	—	7,9	37	16,4	76	12,2	57	25,0	116	173,2	805	—	—
<i>Leo leo</i>	36,5		32,9	90	16,4	45	50	—	—	—	—	—	9,5	26	24,3	67	16,4	45	32,5	89	228,5	626	—	—

sondern auch relativ plumper gebaut sind als kleine. Die verschiedenen Mustelidengattungen sind voneinander auch sonst zu verschieden, als daß man diesen Zusammenhang klar erkennen könnte. Dagegen stehen die verschiedenen Katzen einander systematisch und in der Lebensweise wohl so nahe, daß man hoffen konnte, aus ihrem Vergleich etwas über den Einfluß der Größe zu erfahren. Es scheint aus diesen Zahlen beispielsweise hervorzugehen, daß die relative Breite des Jochbogens mit der Größe merklich, wenn auch recht unregelmäßig zunimmt, wogegen ein Zusammenhang zwischen absoluter Größe des ganzen Schädels und relativer Breite der Fossa glenoidea nicht zu erkennen ist.

Vergleich mit rezenten Arten.

Unter Benützung der Maßtabelle wollen wir jetzt die einzelnen Merkmale noch einmal durchgehen und feststellen, mit welchen lebenden Gattungen unser Fossil jeweils am besten übereinstimmt. Auch wenn kein Speziesname genannt ist, bezieht sich der Vergleich immer auf die in der Tabelle I angeführte Art.

Der Canalis infraorbitalis dürfte in Lage und Form mit *Mellivora ratel* recht ähnlich gewesen sein. Vielleicht war er verhältnismäßig etwas größer. (Der mir vorliegende Schädel des Honigdachs hat ein einfaches Foramen infraorbitale. Nach Zdansky, 1924, S. 65, und Pilgrim, 1932, S. 63, ist es bei dieser Gattung sehr oft doppelt.) Bei *Tayra* und *Martes* ist der Canalis infraorbitalis von mehr rundlicher Form, bei *Gulo* noch kleiner. Bei *Grison* hat er eine quer-ovale Form. Bei den Melinen liegt er deutlich weiter hinten als bei *Hadriectis*, über dem P⁴ oder sogar über dem M¹. Bei dem mir vorliegenden Exemplar von *Conepatus* ist er in zwei Foramina geteilt. Bei *Taxidea* und *Meles*, noch mehr bei *Lutra*, ist er außerordentlich groß, bei dieser quer eiförmig.

Bei den meisten Musteliden setzt der Jochbogen vorne unter einem deutlichen Winkel an den Zahnteil des Maxillare an. Am wenigsten zeigen dieses Merkmal *Gulo* und *Mellivora*. Hier ist zwischen Kieferteil des Maxillare und Jochbogen bei der Betrachtung von oben kaum ein Knick zu erkennen. *Hadriectis* muß sich ganz ähnlich verhalten haben.

Die grubenförmige Vertiefung auf dem Gaumen, zwischen P⁴ und M¹, findet sich bei vielen Mardern, z. B. bei *Tayra*, *Gulo*, aber auch bei *Lutra*. So tief und gut begrenzt wie bei der fossilen Form scheint sie mir allerdings bei keinem rezenten Vergleichsstück zu sein.

Die relative Breite des Jochbogens der beschriebenen Art wird von keinem der verglichenen Schädel auch nur annähernd erreicht. Am meisten nähern sich ihm *Gulo* und *Lutra*. Vgl. die Tabelle I. Aus dieser scheint ferner ziemlich deutlich hervorzugehen, daß die größten Marderarten die

breitesten Jochbogen haben. Ordnet man die rezenten Schädel nach der Basilarlänge, so ergibt sich folgende Reihe:

	Basilarlänge in <i>mm</i>	Jochbogenbreite in %
<i>Conepatus cf. chilensis</i>	60,8	17
<i>Martes foina</i>	69,5	19
<i>Grison vittatus</i>	71,6	27
<i>Martes martes</i>	77,9	15
<i>Mydaus javanensis</i>	79,9	18
<i>Tayra barbara</i>	102,0	19
<i>Lutra lutra</i>	109,0	32
<i>Taxidea taxus</i>	114,3	31
<i>Meles meles</i>	119,5	29
<i>Mellivora ratel</i>	122,3	25
<i>Gulo gulo</i>	123,6	54

Die Reihe ist also keineswegs sehr regelmäßig, aber die Anhäufung relativ breiter Jochbogen bei den großen Formen ist doch sehr deutlich. Auch die zum Vergleich am Unterende der Tabelle I angeführten Katzenschädel bestätigen die Regel, daß die großen Formen verhältnismäßig breitere Jochbogen haben als die kleinen (vgl. S. 545). Wenn man annehmen darf, daß die relative Jochbogenbreite über *Gulo borealis* hinaus im selben Verhältnis weiter zunimmt wie zwischen *Conepatus* und *Gulo*, kann man den der Größe von *Hadriectis fricki* entsprechenden Wert bestimmen. Bei der geringen Zahl verfügbarer Zahlenpaare schien es nicht der Mühe wert, die Regression genau zu berechnen. Es wurden einfach die Basilarlängen von *Conepatus* und *Gulo* als Abszissen aufgetragen, die zugehörigen Jochbogenbreiten als Ordinaten und die durch diese beiden Punkte bestimmte Gerade über *Gulo* hinaus verlängert. Man kommt so zu der Vermutung, daß *Hadriectis fricki* „normalerweise“ eine Jochbogenbreite von etwa 54% haben sollte. Der wirklich gemessene Wert stimmt damit sehr nahe überein. Die Jochbogenbreite von *Megalictis ferox* und von *Aelurocyon brevifacies* ist mit 44% etwas kleiner, als unserer Berechnung entsprechen würde, aber doch wesentlich größer als bei irgend einem lebenden Musteliden, fügt sich unserer Betrachtungsweise also nicht schlecht ein.

Mit der systematischen Stellung der Arten scheint die Jochbogenbreite nichts zu tun zu haben. Sowohl unter den Mustelinen als unter den Melinen finden sich Schädel mit sehr schmalen und sehr breiten Jochbogen. Dagegen könnte man versucht sein, einen Zusammenhang zwischen einer vorwiegend karnivoren Lebensweise und einem breiten Jochbogen anzunehmen. Hat doch ein Löwe einen verhältnismäßig viel breiteren Jochbogen als ein Bär. Von den untersuchten Mardern dürften *Gulo*, *Taxidea* und *Lutra* die ausgesprochensten Fleischfresser sein (vgl. Tabelle III).

Das sind die einzigen Arten der Tabelle I, die eine relative Jochbogenbreite von mehr als 30% haben, obwohl sie zu den Formen mit mittleren bis großen Backenzähnen gehören (vgl. Tabelle I, Spalte k). Freilich hat *Meles*, ein entschiedener Omnivore, auch eine kaum geringere Jochbogenbreite. Einfache Beziehungen bestehen also zwischen Jochbogenbreite und Nahrung offenbar nicht, wenn diese auch irgend einen entfernteren Einfluß zu haben scheint.

Der hintere Teil des Jochbogens, nächst seinem Ansatz an das Unterkiefergelenk, scheint für die einzelnen Unterfamilien der Musteliden ziemlich bezeichnend zu sein. Bei den Mustelinen erhebt sich der Jochbogen hier zunächst rasch, um sich dann entschieden nach vorne zu biegen. Am stärksten ist dieser Verlauf bei *Gulo* ausgeprägt, bei dem der Jochbogen eine gegen hinten und oben gerichtete, stumpfe Spitze bildet. Ähnlich verhält sich *Martes martes*, wogegen bei *Martes foina* und besonders bei *Mustela putorius* die Krümmung eine gleichmäßigere ist. *Mellivora* und besonders *Tayra* weisen eine schwächere Aufwölbung auf. Diese Gattungen — und *Taxidea* unter den „Dachsen“ — vermitteln den Übergang zu der nächsten Gruppe, die die Melinen und Lutrinen umfaßt. Bei ihnen erhebt sich der Jochbogen von der Gehörregion weg nur ganz wenig und beschreibt einen ziemlich gleichmäßigen flachen Bogen bis in die Gegend, wo der Aufschwung zum Processus postorbitalis beginnt.

Hadriectis dürfte, soweit sich das nach den Bruchstücken beurteilen läßt, in der Entwicklung dieses Merkmales *Mellivora* und *Martes foina* nahegestanden haben. Jedenfalls gehört sie in die erste, nicht in die zweite Gruppe.

Abweichend von allen mir bekannten lebenden Mardern ist die Oberseite des Jochbogens oberhalb der Fossa glenoidea entwickelt. Bei diesen ist hier ein scharfer Kamm vorhanden, der sich meist oberhalb des Meatus auditorius fortsetzt und an den Processus mastoideus anschließt. Bei *Hadriectis* ist die Oberseite des Jochbogens oberhalb des äußeren Teiles der Gelenkgrube dagegen breit gerundet, etwa 13 mm breit. Erst weiter gegen hinten scheint sich wieder ein Kamm zu entwickeln. Eine entfernte Ähnlichkeit mit einem solchen Bau zeigt nur *Taxidea*, wenn der Knochen auch lange nicht so breit ist, wie bei *Hadriectis*.

Die Fossa glenoidea stimmt, wie schon auf S. 541 angemerkt, mit der der anderen Marder überein. Sie ist relativ ziemlich, aber nicht ungewöhnlich breit (vgl. Tabelle I).

Das Foramen ovale öffnet sich bei den meisten Musteliden entschieden hinter der Fossa glenoidea, bei *Lutra* und *Taxidea* etwa in der Verlängerung der Hinterfläche, nur bei *Gulo* und *Mellivora* vor dieser. Bei *Gulo* liegt es ziemlich genau in der Höhe der Achse der (als Zylinder aufgefaßten) Gelenkfläche, bei *Mellivora* etwas über ihr, ungefähr in der

Verlängerung des obersten Teiles der Gelenkfläche. *Hadriactis* unterscheidet sich von diesem Verhalten nur sehr wenig durch eine kleine Verschiebung des Foramens gegen hinten und unten.

Der Canalis alisphenoideus fehlt bekanntlich allen Musteliden.

Ein gewisser systematischer Wert wird der Lage des Foramen postglenoideum zugeschrieben (Pilgrim 1931, S. 45; Helbing 1936, S. 35). Ganz so einfach, wie man aus den kurzen Bemerkungen im Schrifttum schließen könnte, scheinen mir die Verhältnisse allerdings nicht zu liegen. Zunächst ist es, besonders bei alten Individuen, nicht immer leicht, das Foramen postglenoideum überhaupt zu finden. Bei *Conepatus*, *Mydaus* und *Grison* habe ich es nicht beobachtet. Auch bei zwei Schädeln von *Putorius* ist es winzig klein und kaum zu erkennen. Es scheint also ganz fehlen zu können oder vielleicht im Alter zu verschwinden. Funktionell ist ein solches wechselndes Verhalten nicht weiter verwunderlich (vgl. Weber 1927, S. 70). Dazu kommt, daß der knöcherne Gehörgang bei den verschiedenen Mardern recht verschieden entwickelt ist. Das Tympanicum springt an seiner Unterseite sehr verschieden weit gegen außen und vorne vor, bei *Martes*, *Gulo*, *Meles* stark, bei *Tayra* und besonders bei *Mellivora* wenig. (Dieses Merkmal ist an unseren fossilen Schädelbruchstücken leider nicht zu erkennen, weil der äußere Teil des Gehörganges abgebrochen ist.) Dadurch kann eine Stelle, die bei einer Gattung im Gehörgang liegt, bei einer anderen außerhalb liegen. Es ist jedoch tatsächlich möglich, zwei oder drei verschiedene Stellungen des Foramen postglenoideum zu unterscheiden, die, falls typisch entwickelt, gut zu trennen sind:

Bei manchen Gattungen liegt das Foramen auf der Unterseite des Schädels, an der Grenze zwischen Squamosum und Tympanicum, am Hinterende der schrägen Fläche, die vom Processus postglenoideus zur Hörregion abfällt, also entschieden außerhalb der Gehöröffnung. Man kann diese Stellung eine untere nennen. Sie findet sich bei *Gulo*, *Meles*, *Taxidea*, *Lutra*, weniger typisch bei *Tayra*.

Bei anderen Gattungen liegt das Foramen postglenoideum höher als die Mitte des Gehörganges, auf der Unterseite der Kante, die sich vom Jochbogen oberhalb des Meatus auditorius zum Processus mastoideus zieht. Wenn das Tympanicum weit vorragt, mündet das Foramen dann im Gehörgang aus. Das trifft typisch für *Martes* zu. Man könnte hier von einer inneren Lage des Foramen postglenoideum sprechen. Bei *Mellivora* liegt das Foramen selbst ganz ähnlich, da aber der knöcherne Gehörgang kurz ist, kann man nicht sagen, daß es sich in diesem befindet. Wesentlich scheint mir zu sein, daß es bei *Mellivora* nicht auf der Unterfläche, sondern auf der Seitenfläche der Wurzel des Jochbogens liegt, weshalb ich diese Stellung als seitlich bezeichne.

Hadriactis hat ganz sicher keine untere, sondern eine seitliche Stellung

des Foramen postglenoideum, die ganz der von *Mellivora* entspricht (vgl. Fig. 5 mit Fig. 1, die das abweichende Verhalten von *Gulo* zeigt).

Der Schädel von *Mellivora* unterscheidet sich auffallend von dem fast aller anderen Musteliden dadurch, daß die Bulla sich mit ihrem Vorder- rand ganz knapp bis an den Processus postglenoideus heranschiebt. Die schräge Fläche, die sonst von der Fossa glenoidea zur Gehörregion leitet, fehlt bei dieser Gattung. Bei *Hadriectis* war sie vorhanden, wenn auch nicht sehr breit. Dieser Teil des Schädels erinnert mehr an *Gulo* als an *Mellivora*. Man sieht daraus auch, daß die seitliche Lage des Foramen postglenoideum nicht etwa, wie man vermuten könnte, mit dieser Annäherung der Bulla an den Processus postglenoideus zusammenhängt. Verhältnismäßig am meisten ähnelt in dem besprochenen Merkmal *Taxidea* der *Mellivora*, hat dabei aber ein entschieden unteres Foramen postglenoideum.

Das Foramen stylomastoideum hat nur bei wenigen Gattungen die auf S. 542 angegebene Lage. In der Regel liegt es merklich hinter dem Processus mastoideus und ziemlich weit von diesem entfernt. Besonders gilt dies für *Gulo*. Nur bei *Martes*, besonders aber bei *Mellivora*, ist seine Lage ähnlich wie bei unserem Fossil.

Der Processus mastoideus von *Hadriectis* erinnert am ehesten an den von *Gulo*.

Die starke seitliche Vorrangung der Crista occipitalis oberhalb des Processus mastoideus unterscheidet den untersuchten Schädel besonders auffallend von dem der kleinen Musteliden, wie *Martes* oder *Putorius*. Aber auch bei den meisten anderen Gattungen ist dieser Knochenkamm weniger entwickelt. Am ehesten läßt sich seine Ausbildung noch mit der bei *Gulo* und *Mellivora* vergleichen. Die Plattform dürfte sich aber noch weiter nach hinten gezogen haben als bei diesen Gattungen, so daß die Crista occipitalis vermutlich ziemlich senkrecht den Schädel hinauflief, etwa so wie bei *Taxidea*.

Im ganzen hat der besprochene Schädelteil, einschließlich des Hinterendes des Jochbogens, ein entschieden bärenähnliches Gepräge.

Beim Vergleich der Zähne scheiden die Melinen und Lutrinen von vornherein aus. Selbst ganz primitive Formen, wie *Grison*, zeigen keine Ähnlichkeit mit *Hadriectis*, da der Innenabschnitt des M^1 und der Protocon des P^4 ganz abweichend entwickelt sind. Eine beträchtliche Ähnlichkeit besteht dagegen mit *Martes*, besonders mit *Martes martes*, dessen P^4 einen mehr gegen innen vorspringenden Protocon hat als der von *Martes foina*, und an dessen M^1 der Innenabschnitt stärker entwickelt ist. Selbst der Umriß des Außenabschnittes von M^1 ist nicht ganz unähnlich. Außer durch den kräftigeren Parastyl und den besser entwickelten Metacon unterscheidet sich der Molar der *Hadriectis* von dem aller anderen Marder besonders durch das stark nach vorne ausladende Cingulum. *Putorius* entfernt sich

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. 551

im ganzen noch weiter von *Hadriectis* als *Martes foina*, hat aber auf dem Außenabschnitt des M^1 drei verhältnismäßig gut getrennte Spitzen.

Bei *Gulo* ist das Cingulum viel schwächer entwickelt und der ganze Molar verhältnismäßig viel kleiner als bei *Hadriectis*. Die Innenspitze des P^4 ist weniger kräftig und nicht ganz bis zum Vorderrand des Zahnes vorgeschoben. Bei *Tayra* liegt die Cingulumspitze des P^4 noch weiter vor dem Protocon als bei *Gulo*. Der Vorderrand des P^4 beider Gattungen, besonders deutlich der von *Gulo*, zeigt zwischen Protocon und Cingulumspitze eine kräftige Einkerbung. Ähnlich ist der letzte Prämolare von *Martes foina*, weniger deutlich der von *Martes martes* beschaffen. Es ist dies wohl die im Schrifttum öfter erwähnte „Abschnürung des Innenhöckers“. Bei *Mellivora* ist diese Einkerbung kaum angedeutet. Bei *Hadriectis* dürfte sie vor der Abkautung auch spurenweise entwickelt gewesen sein. Kiel und Furche auf der Vorderseite des P^4 sind bei *Mellivora* etwas und bei *Gulo* viel kräftiger als bei *Hadriectis*.

In der Lage des Innenhöckers des P^4 stimmt *Mellivora* mit unserer Gattung vollkommen überein, nur ist diese Spitze bei der rezenten Form merklich kräftiger und breiter. Auch der M^1 ist durch das Überwiegen des Innenabschnittes über den Außenabschnitt dem von *Hadriectis* nicht unähnlich. Allerdings fehlt der Parastyl und die einseitige Verlängerung des Cingulums gegen vorne. Der Protocon ist kräftiger, Paracon und Metacon stehen fast genau hintereinander. Die Schmelzrunzelung auf dem Cingulum ist bei *Mellivora* und *Gulo* gröber als bei *Hadriectis*.

Im ganzen wird man sagen können, daß nur *Martes* und *Mellivora* einigermaßen ähnliche Backenzähne wie das beschriebene Fossil zeigen, doch ist die Übereinstimmung auch bei diesen Gattungen nicht wirklich gut.

Um einen besseren Überblick zu gewinnen, fassen wir die wichtigeren Ergebnisse unserer Vergleiche in der Tabelle II zusammen.

Aus der Vergleichstabelle und der vorhergehenden Beschreibung ergibt sich zunächst sehr deutlich der tiefgreifende Gegensatz zwischen Mellivorinae und Mustelinae einerseits, Melinae und Lutrinae andererseits. Mit diesen bestehen so gut wie gar keine Übereinstimmungen, dagegen in vielen Merkmalen wesentliche Unterschiede. (Die Breite des Jochbogens kann, wie wir sahen, nicht als ein systematisch wichtiges Merkmal gelten. *Taxidea* ist, wie unten erläutert werden wird, kein Dachs. Es ist bemerkenswert, daß gerade bei dieser Gattung einzelne Ähnlichkeiten mit *Hadriectis* festzustellen waren.) Viele Übereinstimmungen weist unser Fossil mit *Martes*, besonders mit *Martes martes*, und mit *Gulo* auf. Allerdings stehen ihnen auch nicht wenige Merkmale gegenüber, in denen keine deutliche Ähnlichkeit oder sogar ein merklicher Gegensatz zu erkennen ist.

Recht merkwürdig verhält sich *Tayra*, die in keinem Merkmal un-

serem Fossil auffallend ähnelt, aber auch in keinem durchgreifend verschieden ist.

Weitaus die größte Übereinstimmung besteht offenbar mit *Mellivora*. Nur ein einziges der beobachtbaren Merkmale, die Lage der Bulla zum Processus postglenoideus, ist beträchtlich verschieden. Das Gebiß ist ähnlich, die Stellung der Foramina stimmt ganz auffallend überein. Wir werden wohl mit hinlänglicher Sicherheit schließen dürfen, daß *Hadriectis* zu den Mellivorinae gehört. Eine Zurechnung zu *Mellivora* selbst kommt freilich nicht in Frage.

Nachdem wir die systematische Stellung vorläufig geklärt haben, können wir darangehen, die Gesamtgröße von *Hadriectis fricki* zu schätzen. Dazu dient die letzte Spalte der Tabelle I. Wir ersehen aus ihr freilich sogleich, daß die Ermittlung recht ungenau ausfallen wird, denn selbst wenn wir uns auf die näher miteinander verwandten Musteliden beschränken, schwankt das Verhältnis der Körperlänge zur Länge der beiden letzten Backenzähne beträchtlich. Es schien mir zu gewagt, mich einfach an die nächst verwandte *Mellivora* zu halten, da sie unter allen in der Spalte 1 der Tabelle I berücksichtigten Arten die kleinsten Zähne hat, also einen extremen Fall verkörpert. Ich habe lieber ein Mittel gebildet, dabei aber der für *Mellivora* gefundenen relativen Körperlänge wegen der näheren Verwandtschaft ein dreimal so großes Gewicht gegeben wie den anderen. Man erhält so als vermutliche relative Körperlänge von *Hadriectis fricki* die Zahl 3500 und dementsprechend als absolute Körperlänge 104 cm. Zwei von mir gemessene Leoparden waren ohne Schwanz 115 bzw. 152 cm lang. Man kann also sagen, daß *Hadriectis fricki* vermutlich etwa die Größe eines schwachen Leoparden hatte. Ein ausgestopftes Exemplar des brasilianischen Riesenotters, *Pteronura brasiliensis* Zimm., ist 103 cm lang.

Für die Basilarlänge des Schädels erhält man nach derselben Berechnungsweise 669% oder 199 mm. Sie steht etwa in der Mitte zwischen der eines Leoparden und eines Löwen. Die Gestalt des Tieres werden wir uns wohl ziemlich niedrig zu denken haben, das Aussehen vielleicht einigermaßen bärenähnlich, wie das ja auch beim Vielfraß zutrifft.

Vergleich mit fossilen Formen.

Ich habe in den am Ende der vorliegenden Arbeit angeführten Schriften eine große Anzahl von Beschreibungen fossiler Musteliden gelesen. Es wäre zwecklos, alle diese Formen zum Vergleich heranzuziehen, da sie größtenteils nur sehr wenig Ähnlichkeit mit *Hadriectis* haben. Ich beschränke mich darauf, einige Arten zu besprechen, die unserer Spezies systematisch nahestehen oder sonst an sie erinnern. Vgl. dazu wieder die

Tabelle I, deren Angaben über die fossilen Formen freilich teilweise nicht allzu genau sind, weil sie, soweit die betreffenden Maße im Schrifttum nicht mitgeteilt sind, aus Abbildungen entnommen werden mußten.

Mellivora sivalensis (Lydekker 1884, S. 180; Pilgrim 1932, S. 63) aus dem Oberpliozän scheint von unserer Art eher stärker verschieden zu sein als die rezente *Mellivora ratel*. Besonders der kleine, innen kaum verlängerte M^1 beweist das. Wenn die Abbildungen bei Lydekker richtig sind, müssen die Kronen der Backenzähne ungewöhnlich niedrig sein. P^4 ist vielleicht länger und schmaler als bei der rezenten Art, doch sieht dieser Zahn auf den beiden Figuren Lydekker's (Textfig. 1 und Taf. 26, Fig. 2) ziemlich verschieden aus. Die Bulla dürfte etwas weniger nahe an den Processus postglenoideus heranreichen als bei der rezenten *Mellivora*. An Größe sind beide kaum verschieden. Im ganzen scheint *Mellivora sivalensis* für das Verständnis von *Hadriectis* keine Bedeutung zu haben.

Von *Promellivora punjabensis* (Pilgrim 1932, S. 65) ist nur der Unterkiefer bekannt. Die Art war sicher viel kleiner als unser Fossil.

Viel näher als die bisher betrachteten dürfte dem untersuchten fossilen Marder die Gattung *Eomellivora* stehen. Wir vergleichen zunächst den Typus *Eomellivora wimani* (Zdansky 1924, S. 61) aus dem Unterpliozän Chinas. Die Größe der beiden Arten kann nur unwesentlich verschieden gewesen sein (vgl. die erste Spalte der Tabelle I). Die beiden Backenzähne übergreifen einander bei der chinesischen Art weniger als bei der deutschen. Deshalb sind die relativen Längen der einzelnen Zähne etwas geringer. Das Verhältnis der Länge und Breite des P^1 ist bei beiden fast gleich. Die Form dieses Zahnes dürfte recht ähnlich gewesen sein, wenn man berücksichtigt, daß Zdansky's Exemplar viel weniger abgekaute Zähne hatte. Vielleicht ist der Innenhöcker bei *Eomellivora wimani* etwas plumper. Im ganzen wird man die letzten Prämolaren der beiden Arten als sehr ähnlich bezeichnen dürfen. Größer sind die Unterschiede der ersten Molaren. Der Protocon ist bei *Eomellivora* offenbar viel kräftiger und mehr kegelförmig. Die Hinterfläche des Zahnes erscheint bei der Betrachtung von unten fast gerade. Bei *Hadriectis* ist sie dagegen durch den Metacon stark ausgebuchtet. Das Cingulum ist auf Zdansky's Fig. 1 (Taf. 12) leider nicht allzu gut zu erkennen. Es scheint aber kleiner und weniger stark nach vorne verlängert zu sein als bei unserer Art. Im ganzen ist der M^1 relativ merklich kleiner und außerdem etwas gedrungener, d. h. weniger der Quere nach gestreckt als bei dem Wiener Marder.

Die *Eomellivoren* aus dem indischen Jungtertiär (Pilgrim 1932, S. 67 u. 71) sind nur durch Unterkieferbruchstücke vertreten und kommen für einen Vergleich mit unserem Fossil deshalb nicht in Betracht.

Soweit sich bisher ein Einblick gewinnen ließ, scheint *Eomellivora*

Hadriactis recht ähnlich zu sein, aber kaum ähnlicher als *Mellivora*. Eine Zurechnung unseres Fossils zu der Gattung Z d a n s k y's dürfte sich nicht empfehlen, wenn man die Säugetiergenera so eng faßt, wie es heute üblich ist.

Kleiner als *Eomellivora wimani* ist *Plesiogulo brachygnathus*, ebenfalls aus dem Unterpliozän von China (Z d a n s k y 1924, S. 38). Er erreicht nur etwa die Größe des *Gulo spelaeus*. Wie beim Vielfraß, sind aber die Backenzähne verhältnismäßig sehr groß. Der Jochbogen ist breit, besonders im hinteren Teil. Er hat aber, was Z d a n s k y übergeht, durchaus nicht die Form wie bei *Gulo*, sondern hebt sich von der Fossa glenoidea allmählich, etwa wie bei *Tayra*. Das Foramen postglenoideum liegt unten, nicht seitlich (vgl. S. 548), also so wie bei *Gulo*, nicht so wie bei *Mellivora* und *Hadriactis*. Dagegen nähert sich das Foramen stylomastoideum durch seine mehr seitliche Stellung den eben genannten Gattungen und entfernt sich von *Gulo*. Die Gehörregion erinnert wieder sehr an den Vielfraß. Der äußere Gehörgang ist viel länger als bei *Mellivora*. Der P⁴ von *Plesiogulo* schließt sich viel enger dem von *Gulo* oder *Tayra* als dem von *Hadriactis* oder *Mellivora* an. Der Protocon steht nicht ganz vorne und wird durch eine deutliche Einbuchtung der Vorderseite des Zahnes begrenzt. Eine vordere Cingulumspitze fehlt scheinbar. M¹ ist ganz anders beschaffen als bei *Gulo* oder auch bei *Hadriactis*. Er nähert sich dem von *Martes* oder *Tayra*, bis zu einem gewissen Grad auch von *Mellivora*. Der Innenabschnitt ist vorwiegend nach hinten, nicht nach vorne verlängert. Die allgemeine Form des Zahnes wechselt stark (vgl. Z d a n s k y's Textfig. 2), ist aber immer gedrungener als bei *Hadriactis*. Die Hinterseite ist mehr oder weniger eingebogen, nicht ausgebogen, wie bei unserer Art. Paracon und Metacon stehen hintereinander. Sie waren bei *Hadriactis* auch vor der Abkautung wohl nicht so deutlich getrennt wie bei *Plesiogulo*. Einen Parastyl erwähnt Z d a n s k y nicht. Er kann nach seinen Figuren nur klein sein. Der hintere Teil des Innenabschnittes von M¹ wird als eben beschrieben, was er bei *Hadriactis* durchaus nicht ist. Das Cingulum ist bei dieser Art offenbar viel kräftiger als bei der chinesischen.

Plesiogulo kommt als Gattung für unser Fossil sichtlich noch viel weniger in Betracht als *Eomellivora*. Er nähert sich einerseits *Gulo*, andererseits *Martes* (und wohl auch *Tayra*), wie dies schon Z d a n s k y (S. 44) hervorgehoben hat.

Die anderen von Z d a n s k y aus China beschriebenen Musteliden geben zu keinen Vergleichen Anlaß.

Eine recht auffallende allgemeine Ähnlichkeit mit dem Molaren von *Hadriactis* weist derjenige von *Ischyriactis zibethoides* aus dem Miozän auf (vgl. Helbing 1930 und 1936; unsere Fig. 6). Der Umriß mit dem kräftigen Parastyl und der stark konvexen Hinterseite stimmt recht gut

überein. Freilich ist bei der miozänen Art das Cingulum weniger mächtig entwickelt und der ganze Zahn ist bedeutend kleiner. Das kann aber eine Folge des höheren geologischen Alters sein. Dagegen dürften Paracon und Metacon bei ihr weniger gut getrennt gewesen sein, was als eine Spezialisierung gilt. Der Protocon scheint recht ähnlich zu sein. Ein genauer Vergleich wird durch den sehr verschiedenen Grad der Abkautung und durch die Unkenntnis über den P⁴ von *Ischyriactis zibethoides* unmöglich gemacht. Auf die Ähnlichkeit dieser Art mit *Mellivora* (und *Gulo*) hat schon Helbing hingewiesen.

Etwas besser sind wir über die verwandte Art *Laphictis mustelina* aus dem Torton unterrichtet (Viret 1933, S. 18; Helbing 1936, S. 19; unsere Fig. 6 c). Von ihr kennen wir auch die beiden letzten Prämolaren. Der Innenhöcker des P⁴ ist sehr kräftig und steht ganz in der Vorderfront des Zahnes. Trotzdem ist er vom Außenabschnitt durch eine ziemlich tiefe Einbuchtung des Vorderrandes getrennt. Er verhält sich also ähnlich wie bei *Martes*. Der Molar ist von dem der *Hadriactis fricki* etwas mehr verschieden als derjenige von *Ischyriactis zibethoides*, zeigt aber doch auch denselben Bautypus. Der Innenabschnitt ist schon mehr verlängert als bei dieser Art, ziemlich gleichmäßig gegen vorne und hinten. Die Hinterseite des Zahnes zeigt eine kräftige Einkerbung hinter dem Metacon, von der allerdings unsicher bleibt, ob sie allen Exemplaren der Art zukam. Im übrigen ist *Laphictis mustelina* noch bedeutend kleiner als *Ischyriactis zibethoides*. Beachtenswert ist schließlich die Abkautung des P⁴ auf der Fig. 5 von Viret. Sie ist zwar viel geringer als bei unserem Exemplar, scheint sich aber in ähnlicher Weise über den ganzen Grat zwischen Paracon und Metacon zu erstrecken.

Pannonictis pliocaenica (Kormos 1931) aus dem obersten Pliozän (im Sinne von Kormos, der die Grenze zwischen Tertiär und Quartär bekanntlich sehr hoch zieht), erreicht nur etwa die Größe eines Dachses. Die Art hat auch sonst mit unserem Fossil kaum etwas zu tun. Nach der leider allzu knappen Beschreibung (S. 169) und der ziemlich unklaren Photographie scheint *Pannonictis Grison* am nächsten zu stehen. Es handelt sich wohl um einen Dachs, der im Zahnbau primitiver als *Meles* blieb, aber dieselbe Größe erreichte.

Nur als ein Beispiel für einen Riesenmarder aus einer ganz anderen Gruppe, nicht wegen irgend welcher näherer Vergleichsmöglichkeiten mit *Hadriactis*, sei hier der oberpliozäne *Enhydriodon sivalensis* kurz erwähnt (Lydekker 1884, S. 195; Pilgrim 1931, S. 55; 1932, S. 83). Die auf die Art bezüglichen Zahlen in unserer Tabelle I sind aus der Figur bei Lydekker entnommen, also nicht sehr genau. Sie zeigen aber doch, daß dieser Fischotter etwa die Größe unseres pliozänen Honigdachses erreichte,

daß jedoch selbstverständlich nicht nur die Form, sondern auch die relativen Maße der Zähne ganz andere waren.

Von großem Interesse für den Vergleich mit unserem fossilen Marder sind einige Arten aus dem Untermiozän (Burdigal) von Nordamerika. Es befinden sich darunter die größten bekannten Marder. Ich beschränke mich auf vollständig erhaltene Formen. Durchwegs handelt es sich um ursprüngliche Arten, was sich besonders im Besitz eines M^2 und in der geringen Länge des Innenabschnittes des M^1 ausspricht. Der M^1 hat immer einen kräftigen, ganz vorne stehenden Parastyl. Der Protocon des P^4 ist ganz an den Vorderrand des Zahnes gerückt. Auf der Vorderseite ist zwischen ihm und dem Hauptteil des Zahnes keine deutliche Einkerbung vorhanden.

Megalictis ferox aus dem unteren Burdigal (Matthew 1907, S. 197) übertraf, wie aus der Maßtabelle I ersichtlich, *Hadriectis fricki* noch etwas an Größe. Nach Matthew (S. 196—197) kam sie einem Jaguar oder einem Schwarzen Bären gleich. (Die Basilarlänge des Schädels ist auf Matthew's Figur 11 möglicherweise etwas zu klein angenommen.) Den Gesamthabitus vergleicht Matthew mit dem des Honigdachses und des Vielfraßes. M^2 ist schon ganz rudimentär. Der Jochbogen ist sehr breit, wenn auch nicht ganz so breit wie bei meinem Exemplar. In seinem vorderen Teil springt er viel entschiedener seitlich vor, als bei *Hadriectis*. Vielleicht darf man daraus vermuten, daß bei dieser Gattung der Schädel überhaupt eine andere Gesamtform hatte und also auch in der Frontalregion nicht so übermäßig hoch emporgewölbt war wie bei *Megalictis*. Das Foramen ovale scheint nach Fig. 11 etwa in der Verlängerung der Hinterfläche des Kiefergelenkes zu liegen, also ähnlich wie bei *Hadriectis*. Der hintere Teil des Jochbogens steigt bei *Megalictis* auffallend sanft an, etwa wie bei *Tayra*, ganz anders als bei *Gulo* oder auch bei *Hadriectis*.

Aelurocyon brevifacies (Peterson 1906, S. 68) ist mit *Megalictis* zweifellos nahe verwandt. Er ist etwas jünger als diese, nämlich oberburdigalisch. Die Art ist durch eine außergewöhnlich große Präorbitalöffnung ausgezeichnet, eine Übersteigerung des Zustandes bei *Meles* oder *Lutra*. Der hintere Teil des Jochbogens dürfte dem von *Hadriectis* ähnlicher gewesen sein als der von *Megalictis*. Auch springt der Jochbogen in der Wangengegend weniger vor. Weitere Unterschiede zwischen den amerikanischen Gattungen führt Matthew (S. 203) an. *Aelurocyon brevifacies* war etwas kleiner als *Megalictis ferox*, von *Hadriectis fricki* in der Größe wohl kaum verschieden.

Megalictis und *Aelurocyon* sind zu groß und in der Form des Schädels zu stark spezialisiert, um als Vorfahren für *Ischyriectis* und *Hadriectis* in Betracht zu kommen. In dieser Beziehung ist *Oligobunis*, hauptsächlich vertreten durch *Oligobunis crassivultus* aus dem Aquitan und *Ol. lepida*

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. 557

aus dem unteren Burdigal von Nordamerika, wichtiger (Cope 1884, S. 940; Matthew 1907, S. 194; unsere Fig. 6 a. *Ol darbyi* Thorpe 1921 lasse ich außer Betracht, da ihre generische Stellung wegen der abweichenden Form des ersten Molaren vielleicht nicht ganz sicher ist). Der M^2 ist bei *Oligobunis* größer und dem M^1 ähnlicher als bei *Megalictis* und *Aelurocyon*. M^1 und P^4 sind nach demselben Plan gebaut wie bei *Megalictis*. Der Jochbogen scheint ziemlich flach gewölbt gewesen zu sein. (Die Abbildung bei Cope — Taf. 69, Fig. 1 — kann wohl nicht genau sein.) Der Schnauzenteil des Schädels von *Ol. crassivultus* ist viel höher als bei den rezenten Musteliden. Ob die jüngere Art sich in dieser Beziehung ähnlich verhielt, wissen wir nicht. Sehr merkwürdig, nämlich mit großen Lücken zwischen allen Zähnen, ist bei Cope das Gebiß von *Oligobunis crassivultus* gezeichnet. Ich bin nicht sicher, ob das der Natur entspricht.

Zur Phylogenie und Systematik.

a) Stammesgeschichtliche Stellung.

Weber (1928, S. 332) deutet — in einer leider ziemlich unklaren Weise — an, daß die Musteliden vermutlich keine „genealogische Einheit bilden“. Er scheint damit aber doch nur zu meinen, daß die Familie sich entlang mehrerer Stämme aus einer primitiveren Gruppe entwickelt hat — wie wir das ja ganz allgemein finden. Auch die Unterfamilien der Marder werden aus Stammgarben bestehen. Man kann also keinesfalls verlangen, daß alle zu einer solchen Gruppe gestellten Gattungen im Verhältnis von Vorfahren und Nachkommen stehen. Man wird aber zunächst vermuten, daß die Neigung, in derselben Richtung zu mutieren (z. B. im Sinn einer bestimmten Umformung der Molaren), auf gemeinsame Abstammung von einer Vorfahrengattung zurückgeht, die diese Neigung erworben hat. Es wäre freilich auch denkbar, daß eine solche Neigung allen Gliedern der Mustelidae zukommt und überall dort sichtbar wird, wo bestimmte auslösende Faktoren hinzutreten. Dann hätten die morphologisch definierten Familien allerdings nichts mit der Stammesgeschichte zu tun. Eine Entscheidung ist hier, wie in so vielen Fällen, erst zu erwarten, bis wir viel mehr Material kennen.

Schlosser (1888, S. 107—117) geht noch etwas weiter als Weber, indem er eine Verbindung der Musteliden mit Viverriden einerseits und Procyoniden andererseits annimmt. Das wäre also eine richtige Diphylie. Man wird sich aber darüber klar sein müssen, daß die Familien ja etwas durchaus Künstliches sind, daß in Wirklichkeit eine große Zahl von Stammreihen vorliegt, die wir der Übersicht halber in Bündel, genannt Familien, zusammenfassen. Vertreter verschiedener Reihen können einander auch dann sehr ähnlich sein, wenn zufällig zwischen ihnen eine Familiengrenze

durchgezogen wurde. Eine solche Ähnlichkeit ist noch kein Beweis dafür, daß die eine Familie von der anderen abstammt. Die Reihen können sehr gut parallel in eine Zeit zurückreichen, in der die heute halbwegs unterscheidbaren Familien vollständig miteinander verschmolzen waren.

Die allgemeine Entwicklungsrichtung des M^1 der Musteliden geht nach Schlosser (S. 107—108) dahin, auf der Innenseite ein immer breiter werdendes Basalband auszubilden, während die beiden Außenhöcker immer näher zusammenrücken und schließlich verschmelzen können. Der P^4 verstärkt seinen Innenhöcker. Veränderungen, die in dieser Richtung

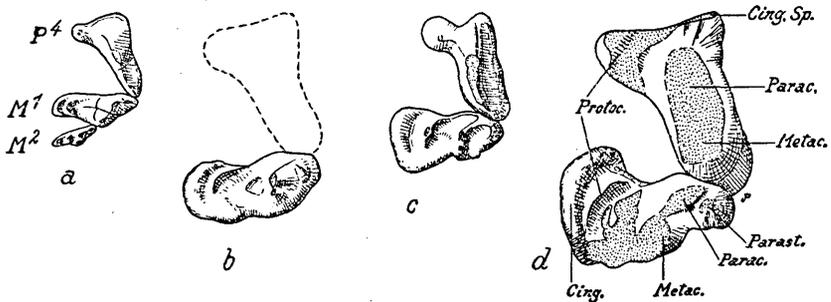


Fig. 6. Linke obere Molaren und Reißzähne neogener Mellivorinen in nat. Größe
 a) *Oligobunis lepida* Matthew. Burdigal.
 b) *Ischyriictis zibethoides* Blainville sp. Burdigal.
 c) *Laphictis mustelina* Viret. Torton.
 d) *Hadriictis fricki* Pia. Unterpliozän.

Beachte bes. den starken Parastyl und die zunehmende Länge des Innenabschnittes des M^1 .

liegen, werden wir bei der Prüfung einer angenommenen Stammreihe für wahrscheinlicher halten dürfen als andere. Verschiebungen des Protocons des P^4 sind innerhalb der Familie der Musteliden kaum deutlich zu beobachten. Ich habe den Eindruck, daß seine Stellung ein recht konstantes Merkmal von bedeutendem systematischem Wert ist.

Nicht leicht ist die phylogenetische Bedeutung des Parastyls zu beurteilen. Er scheint eher bei ursprünglichen Musteliden stärker entwickelt zu sein als bei fortgeschrittenen. Es läge nahe, zu vermuten, daß er frühzeitig erworben und im Laufe der Stammesgeschichte wieder rückgebildet wurde. Eine nähere Erörterung dieses Punktes würde wohl über den Rahmen der vorliegenden Untersuchung hinausführen.

Schlosser hat seine Vorstellungen von der Verwandtschaft der Mustelidengattungen in zwei Stammbäumen dargestellt (S. 115 u. 116). Wir heben daraus hervor, daß er *Gulo*, *Mellivora* und „*Galictis*“ (*Tayra*) in sehr nahe Beziehung bringt und daß andererseits die Fischottern und Dachse demselben Hauptstamm angehören. Hall (1936, S. 74) gibt einen

neuen Stammbaum der Mephitinae, der technisch einen recht interessanten Versuch darstellt, uns aber inhaltlich hier nicht weiter angeht.

Was nun die phylogenetische Stellung unserer *Hadriectis* selbst anbelangt, so scheint mir eine direkte Verbindung mit irgend einer lebenden Gattung wegen der eigentümlichen Spezialisierung des M^1 und der bedeutenden Größe nicht in Betracht zu kommen. Dagegen wird man *Hadriectis* als das Endglied einer Reihe ansehen dürfen, die von *Oligobunis* kommt und deren Verlauf uns durch *Ischyriectis* und *Laphiectis* angedeutet wird (vgl. Fig. 6). Ihr kennzeichnendes Merkmal ist der starke Parastyl des M^1 . Der Innenabschnitt dieses Zahnes ist bei den älteren Formen kurz, wird aber bei den jüngeren infolge sehr starker Entwicklung des Cingulum immer länger, bis er den Außenabschnitt um fast 50% von dessen Länge übertrifft. Die Größe nimmt von der unterburdigalen *Oligobunis lepida* zu der pannonischen *Hadriectis fricki* beinahe auf das Doppelte zu, wobei die anderen Gattungen sich ungefähr zwischenschalten. Vermutlich haben wir es nicht mit einer einzigen, sondern mindestens mit zwei nahe nebeneinander laufenden Reihen zu tun. Dafür sprechen folgende Umstände: *Laphiectis mustelina* zeigt eine kräftige Einkerbung der Vorderseite des P^4 , die sowohl *Oligobunis* als *Hadriectis* fehlt. Bei *Ischyriectis* und *Laphiectis* sind Paracon und Metacon des M^1 schon stark verschmolzen, wogegen *Hadriectis* auch in diesem Merkmale *Oligobunis* näher zu stehen scheint. Endlich ist *Laphiectis mustelina* etwas kleiner als die etwas ältere *Ischyriectis zibethoides*. Leider ist der P^4 dieser Art nicht genügend bekannt.

Ursprünglich vermutete ich, daß *Hadriectis* ein Einwanderer aus Ostasien sei, weil dort schon verwandte pliozäne Riesenmarder bekannt waren. Jetzt scheinen mir die Anhaltspunkte für eine solche Ableitung nicht zu genügen. Die nächsten Verwandten finden sich vielmehr im Miozän von Europa.

Daß die besprochene Reihe nicht zu *Mellivora* führen kann, wurde soeben erwähnt. Helbing (1936, S. 25—26) hat dasselbe für die miozänen Glieder der Reihe ausgeführt. Er geht aber wohl zu weit, wenn er daraus schließt, daß zwischen dieser Gruppe und *Mellivora* überhaupt keine nähere Verbindung besteht. Dafür scheinen mir die von uns in dieser Arbeit festgestellten Übereinstimmungen, besonders in der Lage der Foramina, doch zu auffallend zu sein. Man wird diese Anknüpfung nur nicht am Oberende, sondern nahe dem Unterende der Reihe zu suchen haben, wohl noch unterhalb *Oligobunis*. Von hier an liefen jedoch die zu *Hadriectis* und die zu *Mellivora* führenden Entwicklungen weitgehend parallel, so daß noch die Endglieder einander in vieler Hinsicht ähnlich waren und zur selben Unterfamilie gerechnet werden können.

Megalictis und *Aelurocyon* gehören weiteren in derselben Gegend entspringenden Reihen an, die aber offenbar schon in Miozän endeten.

Wieder etwas tiefer unten stelle ich mir einen Zusammenhang mit den (wohl voneinander unabhängigen) zu *Gulo* und *Plesiogulo* führenden Zweigen des Stammbaumes vor. Noch einmal weiter unten wäre die Abzweigung von *Martes* zu suchen. Die mannigfachen morphologischen Ähnlichkeiten und Unterschiede der bisher bekannten Arten lassen sich eben — wie das heute ja recht allgemein zugegeben wird — nur verstehen, wenn die Entwicklung entlang sehr zahlreicher, fast paralleler Reihen erfolgt ist, die in unseren Sammlungen bisher nur durch ganz wenige, meist überdies sehr unvollständige Reste vertreten sind. Das Bestreben, die vorliegenden Arten in unmittelbare phylogenetische Beziehung zueinander zu bringen, ist begreiflich, aber irreführend.

Weitab von den bisher besprochenen Gattungen scheint mir *Pannonictis* zu stehen. Die Bemerkungen von Kormos (1951, S. 176—77) über die Phylogenie dieser Gattung sind etwas unklar, weil er mit dem unhaltbaren Begriff „*Galictis*“ arbeitet. Er denkt dabei aber scheinbar vorwiegend an *Grison*, nicht an *Tayra*. Dann läuft seine Meinung wohl darauf hinaus, daß *Pannonictis* den Dachsen phylogenetisch nahesteht und damit wird man einverstanden sein können.

b) Systematische Stellung.

Es wird allgemein anerkannt, daß die Einteilung der Mustelidae, auch der rezenten, ziemlich unbefriedigend ist (Weber 1928, S. 352; Romer 1933, S. 291). Es wäre kaum angebracht, gelegentlich der Beschreibung einer einzigen fossilen Art diesen ganzen Fragenkreis aufzurollen. Dazu ist auch meine Erfahrung und vor allem mein Material an rezenten Formen zu gering. Deshalb sollen hier nur wenige Bemerkungen festgehalten werden, die sich mir während meiner Untersuchung aufgedrängt haben und die dazu dienen mögen, klarzumachen, was ich mit der Einteilung der beschriebenen Art in eine Unterfamilie meine.

Nach dem soeben über die parallele Entwicklung der Organismen Gesagten kann die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Familie, Unterfamilie oder Gattung nicht, wie die zu einer bestimmten Artreihe, als eine reine Tatsachenfrage aufgefaßt werden. Es handelt sich vielmehr zum Teil um eine Angelegenheit der Zweckmäßigkeit. Die systematischen Einheiten sollen so gewählt werden, daß durch die Einreihung in eine von ihnen möglichst viel über die Beschaffenheit einer Art ausgesagt wird und daß gleichzeitig eine Übersicht über die ganze Gruppe — in unserem Fall die Marder — erreicht wird. Die zu ein und derselben Unterfamilie gestellten Gattungen sollen untereinander in der Mehrzahl der Merkmale ähnlicher sein als mit den Angehörigen anderer Unterfamilien. Die Grenzen sollen so gezogen werden, daß sie möglichst wenig durch Zwischenformen verwischt sind, daß ihnen vielmehr deutliche Lücken innerhalb der Mannig-

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. 561

faltigkeit des gegebenen Materiales entsprechen. Daß dies nur durch eine weitgehende Berücksichtigung der Phylogenie möglich ist, habe ich schon wiederholt dargelegt (z. B. Pia 1914, S. 154; 1920, S. 236). Ich brauche hier nicht mehr dabei zu verweilen.

Einige Verfasser helfen sich in der vorliegenden Schwierigkeit damit, daß sie recht viele Unterfamilien unterscheiden. Hay (1930, S. 524—538) ist dieser, vorwiegend wohl auf den Untersuchungen Pocock's beruhenden Methode gefolgt. Er nimmt für die Gattungen *Gulo*, *Grison*, für die Verwandten von *Mephitis*, *Taxidea* usw. eigene Unterfamilien an. Man erreicht dadurch, daß die Subfamilien in sich sehr einheitlich werden, verliert aber den Überblick. Deshalb lehnen die meisten Verfasser von Lehrbüchern dieses Verfahren ab. Sie begnügen sich mit 3 bis 4 Unterfamilien, auf die die Gattungen in recht wechselnder Weise verteilt werden. Einige Beispiele mögen das zeigen:

Zittel's „Handbuch“ (1893, S. 646—654) nimmt in recht ansprechender Weise drei Unterfamilien an, die Mustelinae, zu denen auch *Mellivora* gestellt ist, die Melinae und die Lutrinae. In späteren Auflagen der „Grundzüge“ (z. B. Zittel 1911, S. 392—395) fügt Schlosser dazu eine Unterfamilie der Putoriinae, mit *Gulo*, *Aelurocyon*, *Megalictis*. *Oligobunis* steht von diesen getrennt bei den Martinae, *Mellivora* bei den Melinae. Eine solche Verteilung der Gattungen scheint nicht sehr naturgemäß und gegenüber der ursprünglichen Gliederung durch Zittel kein Fortschritt zu sein.

Weber's Einteilung (1928, S. 332—335) ist nicht allzu klar. Zunächst heißt es, daß die Lutrinae sich von allen anderen Mardern in natürlicher Weise abtrennen lassen. Man würde also eine Zweiteilung erwarten. Dann werden aber drei Unterfamilien unterschieden: Mustelinae (mit *Mellivora* als Vertreter einer eigenen Tribus), Melinae und Lutrinae. (Die eigentümliche Art der Numerierung deutet vielleicht darauf hin, daß diese Dreiteilung erst nachträglich eingeführt wurde.)

Eine Dreiteilung nimmt auch Romer (1933, S. 291) vor. Er bezeichnet die Gruppen nicht als Unterfamilien und gibt ihnen auch keine Namen. Es umfaßt

- die erste Gruppe *Martes* und Verwandte,
- die zweite Gruppe *Gulo* und *Mellivora*,
- die dritte Gruppe *Lutra*, *Mephitis*, *Meles*, *Taxidea* usw.

Pilgrim (1931 und 1932) nimmt vier Unterfamilien an: Mustelinae, Mellivorinae, Melinae und Lutrinae; eine auf reicher Erfahrung aufbauende Einteilung, die den Tatsachen recht gut gerecht zu werden scheint.

Helbing (1936) geht in der Aufspaltung wieder weiter, da er Lutrinae, Melinae und Mephitinae getrennt hält.

Man sieht aus dieser sehr unvollständigen Übersicht, wie stark die

Meinungen über das Verhältnis der einzelnen Mustelidengattungen wechseln. Folgende Punkte glaube ich aber doch von den aufgezählten Verfassern übernehmen zu können: *Mellivora* kann nicht zu den Melinae gestellt werden (so auch Z d a n s k y 1924, S. 65). Ihre fossilen Verwandten können von denen des Vielfraßes nur schwer getrennt werden (Pilgrim 1932, S. 72). Die Dachse und Fischottern stehen einander ziemlich nahe (R o m e r). Andererseits erweisen sich aber auch die vier von Pilgrim angenommenen Gruppen als recht brauchbar. Es wird notwendig sein, diese Gesichtspunkte miteinander zu vereinigen.

Was die für die Gruppierung benutzten Merkmale betrifft, so scheint in letzter Zeit eine Neigung zu bestehen, den Wert der Zähne nicht sehr hoch einzuschätzen. Pilgrim (1931, S. 43) hält besonders die Reißzähne für recht veränderlich. Bei meinen eigenen Untersuchungen mußte ich mich wegen der Beschaffenheit des Materiales vorwiegend auf die oberen Backenzähne stützen. Es schien mir, daß gerade der P^4 in den Grundzügen seines Bauplanes ziemlich konstant ist, wogegen der M^1 verschiedene Umformungen erfährt und daher zur Trennung kleinerer Einheiten geeignet ist. Auf den größeren systematischen Wert des P^4 gegenüber dem M^1 der Musteliden hat beispielsweise auch Forsyth Major (1902, S. 113) hingewiesen.

Ziemlich brauchbar dürfte auch die Lage der Foramina zu den Fortsätzen des Schädels sein. Über den Wert der Bulla konnte ich aus der untersuchten Art und ihren nächsten tertiären Verwandten leider nichts ermitteln, da sie von diesen Formen nicht vorliegt.

Nicht ganz ohne systematische Bedeutung scheint mir auch die absolute Größe, die die Arten erreichen, zu sein. Versteht man unter Riesemardern solche Formen, die den Vielfraß wesentlich an Größe übertreffen, so scheinen sie auf zwei Gruppen beschränkt zu sein, auf die näheren Verwandten von *Lutra* und von *Mellivora*.

Ein Wort muß noch über die Namen der zu verwendenden systematischen Kategorien gesagt werden. Es wird sich zeigen, daß man zwischen die Mustelidae und ihre Gattungen noch zwei bis drei Kategorien einschieben muß. Die eine von diesen ist die Unterfamilie. Wie aber sind die anderen zu nennen? Die von mancher Seite vorgeschlagene Häufung von Präpositionen (P o c h e 1912, 1936) wird demjenigen wenig zusagen, der der Meinung ist, daß „Sprache“ vom „Sprechen“ kommt. In der Botanik und in der Entomologie ist es ziemlich üblich, zwischen Genus und Familie Tribus einzuschalten. Die von P o c h e (1936, S. 275—276) dagegen geltend gemachten Bedenken sind aber nicht von der Hand zu weisen und R e n s c h (1934, S. 100) tritt mit guten Gründen für die völlige Auffassung des vieldeutigen Namens ein. Man könnte sich ja vielleicht dadurch helfen, daß man den systematischen Rang der Mustelidae erhöht. Man

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. 563

würde dadurch aber gegen einen sehr gefestigten Gebrauch verstoßen, auch die nächsthöheren Einheiten in Unordnung bringen und käme schließlich wieder zu dem unklaren Begriff der Tribus — diesmal im Sinne der Mammologen, d. h. für eine der Familie übergeordnete Einheit.

Es wird unter diesen Umständen kaum etwas anderes übrigbleiben, als die sprachlichen Bedenken zurückzustellen und beiderseits der Unterfamilien Supersubfamilien und Subsubfamilien anzunehmen.

Ich werde demnach die folgende Einteilung benützen:

Familie Mustelidae. Definition siehe Weber 1928, S. 318; Pilgrim 1931, S. 36; 1932, S. 59.

I. Supersubfamilie Mustelidi. P^4 bedeutend länger als der (reduzierte) Außenabschnitt des M^1 . Protocon des P^4 entschieden vor dem Paracon, kegelförmig. Jochbogen in der Seitenansicht stark aufgewölbt.

A) Subfamilie Mustelinae. Definition siehe Weber 1928, S. 333; Pilgrim 1931, S. 37 und 1932, S. 61. Die ursprünglichsten Marder ohne weitgehende Anpassung an das Schwimmen oder Graben.

1. Subsubfamilie Mustelini. Die Hauptmasse der Mustelinae. Vgl. Weber 1928, S. 333.

2. Subsubfamilie Gulonini. Schwerfällige, große Mustelinae mit Neigung zur Plantigradie. Sie nähern sich in mehrerer Hinsicht den Mellivorinae. Hierher *Gulo* und *Plesiogulo* (vgl. für jenen Hay 1930, S. 530; Hall 1936, S. 83; für diesen oben, S. 554).

3. Subsubfamilie Tayrini. Man könnte zweifeln, ob *Tayra* nicht besser zu den Mellivorinae gerechnet wird. Dagegen scheint mir die Stellung des Foramen postglenoideum zu sprechen, auch die Färbung mit einem deutlichen hellen Kehlfleck, der an die echten Marder erinnert. Durch die geringe Aufbiegung des Jochbogens und den nicht ganz am Vorderrand des P^4 stehenden Protocon erinnert *Tayra* sogar an die Melinae. Es handelt sich offenbar — trotz der bedeutenden Größe und des Fehlens des P^1 — um eine recht primitive Gattung, die der Stammgruppe der Marder nahe steht und deren Einreihung grundsätzliche Schwierigkeiten macht. Welche anderen Genera etwa noch zu den Tayrini gehören, kann ich mangels an eigenen Untersuchungen nicht entscheiden; *Grison* wohl nicht (siehe unten).

B) Subfamilie Mellivorinae. Die Unterfamilie steht der vorgehenden, besonders *Martes* und *Tayra*, sehr nahe. Ihre Selbständigkeit ist immer noch nicht ganz sicher. Die Definition (Pilgrim 1932, S. 63) wird, wenn man die miozänen Formen besser kennt, ziemlich stark abgeändert werden müssen. Bis dahin ist eine genauere Unterteilung kaum möglich. Wahrscheinlich wird man mehrere Subsubfamilien unterscheiden können, etwa:

1. Subsubfamilie Mellivorini, enthaltend *Mellivora*, *Promellivora*, *Eomellivora*.

2. Subsubfamilie Ischyriictini, mit sehr stark entwickeltem Parastyl, ohne M^2 , umfassend *Ischyriictis*, *Laphictis*, *Hadriictis*.

3. Subsubfamilie Megalictini, ähnlich der vorigen, aber mit M^2 , umfassend *Megalictis*, *Aelurocyon*, *Oligobunis*.

II. Supersubfamilie Melidi. Protocon des P^4 langgestreckt, dem Paracon ungefähr gegenüberstehend. Außenabschnitt des M^1 wenig oder gar nicht reduziert. Jochbogen wenig aufgebogen.

Die Supersubfamilie zerfällt in die beiden bekannten Unterfamilien der meist grabenden Melinae und der schwimmenden Lutrinae. Diese wird sich wohl entlang mehrerer Stammreihen aus jener entwickelt haben. *Enhydrictis* scheint, so weit sich das ohne Abbildungen beurteilen läßt, ein Beispiel dafür zu sein, wie ein wasserlebender, aber noch nicht weitgehend umgestalteter Meline aussieht (Forsyth Major 1901; Kormos 1931, S. 177; Pilgrim 1931, S. 43). Der P^4 scheint nach der Beschreibung nicht — wie Pilgrim meint — an die Musteliden zu erinnern, sondern ebenso wie der M^1 eher an *Grison*.

Auf die Gliederung der Melidi näher einzugehen, ist hier kein Anlaß. *Mephitis* und *Conepatus* scheinen mir entschieden Dachse zu sein. Schwierig ist dagegen die Einreihung von *Grison* und *Taxidea*. Jenen scheint die Kleinheit des echten Molaren den Mustelinen zuzuweisen. Dem widerstreiten aber unter anderem folgende Merkmale: Der Protocon des P^4 ist nicht kegelförmig, sondern gratförmig und steht einwärts vom Paracon, nicht vor ihm. Die Färbung des Felles ist auffallend dachsähnlich, mit grauem Rücken, fast schwarzem Bauch und hellen Streifen auf den Kopfseiten. Ich halte es deshalb für wahrscheinlicher, daß *Grison* zu den Melidi gehört, und zwar entweder zu den Melinae oder zu einer besonderen dritten Unterfamilie.

Die zahlreichen und wichtigen Unterschiede zwischen *Taxidea* und *Meles* hat P o c o c k in einer trefflichen Arbeit (1920) dargelegt. Er gelangt zu dem Ergebnis, daß die Ähnlichkeiten zwischen den beiden Gattungen nur Konvergenzen sind. Indem ich mich dieser Ansicht im ganzen anschließe, gehe ich nur auf den Bau der Backenzähne etwas ein. Die Höcker des M^1 von *Taxidea* lassen sich ziemlich ungezwungen mit denen der Mustelinae vergleichen, wenn es auch üblich ist, sie etwas abweichend zu benennen (vergl. Gidley and Gazin 1938, S. 47). Man erkennt den Metacon, den Paracon, außerhalb von diesem einen undeutlichen Parastyl, einwärts den Protocon, dessen Verlauf viel mehr dem von *Martes* als dem von *Meles* gleicht. Den inneren hinteren Teil des Zahnes muß man auf ein umgebildetes Cingulum zurückführen, das hier also in der entgegen-

gesetzten Richtung ausgewachsen ist, wie bei *Hadricitis*. Die dreieckige Gesamtform des M^1 erinnert mehr an die Mustelinen als an die Melinen. Dasselbe gilt von dem Größenverhältnis zwischen M^1 und P^4 .

Entscheidend ist wohl die Deutung der Höcker des Reißzahnes. Bei *Meles* unterscheidet man (Teilhard 1958, S. 9) im Höchstfall 3 Innen spitzen des P^4 , die allerdings nicht immer vorhanden sind. Am stärksten ist die hintere Spitze entwickelt. Die mittlere, die am meisten innen steht, gilt als echter Deuterocon (Protocon). Sie fehlt nicht selten, die kleine vordere Spitze sogar in der Regel. Es handelt sich bei diesen Spitzen wohl nur um wechselnd entwickelte Teile des ursprünglichen, langgestreckten Protocons der Melidi, wie wir ihn bei *Mephitis*, *Conepatus* oder auch bei *Grison* finden.

Bei *Taxidea* ist im Gegensatz zu *Meles* ein starker, weit vorne stehender, kegelförmiger Protocon vorhanden. Er wird von einem kräftigen Basalband umzogen, das sich gegen den Metacon zu fortsetzt und etwa in der Gegend einwärts des Sattels zwischen diesem und dem Paracon einen kleineren sekundären Höcker trägt. Ein zartes solches Basalband findet sich ja auch bei anderen Gattungen, z. B. bei *Putorius* und bei *Hadricitis*. Es ist bei *Taxidea* nur unvergleichlich stärker entwickelt. In seinem Umriß ähnelt der letzte Prämolare von *Taxidea* viel mehr dem vom *Mellivora* als dem von *Meles*, nur daß eben die Einbuchtung, die die Reißzähne der Marder gewöhnlich hinter dem Protocon zeigen, durch das Basalband ausgefüllt ist.

Die Färbung des Bauches von *Taxidea* ist hell, nicht dunkel, wie bei den Dachsen.

Nach all dem Gesagten ist es wirklich sehr wahrscheinlich, daß *Taxidea* phylogenetisch *Martes* und besonders *Mellivora* viel näher steht als *Meles*. Ich erinnere noch an die ähnliche Verschiebung der Bulla gegen den Processus postglenoideus bei *Mellivora* und *Taxidea* (vgl. S. 549). In systematischer Hinsicht ergeben sich genau dieselben Fragen, die gleich für *Promeles* auseinandergesetzt werden sollen. Wenn ich *Taxidea* in den Tabellen trotz der hier angeführten Beobachtungen an *Meles* angeschlossen habe, geschah das in der Absicht, das Auffinden zu erleichtern und die Unterschiede nebeneinander zu stellen.

Schließlich möchte ich eine Schwierigkeit der von P o c c o c k und mir vertretenen Auffassung nicht ganz übergehen. Sie wird durch die pliozäne Gattung *Parataxidea* hervorgerufen. Wie Z d a n s k y (1924, S. 47—52) eingehend dargelegt hat, ähnelt dieses Genus der *Taxidea* weitgehend. Der Molar erinnert aber durch den Verlauf des Protocons, auf den Z d a n s k y leider nicht eingeht, viel mehr an *Meles* als an *Taxidea*. Man könnte also glauben, daß hier eine Zwischenform vorliegt, die eine nahe Verwandt-

schaft der beiden rezenten Gattungen beweist. Doch halte ich das keineswegs für sicher oder auch nur für wahrscheinlich.

Zu vielen Erörterungen hat die Frage Anlaß gegeben, ob *Promeles palaeattica* (Weithofer) ein Meline oder ein Musteline ist. Ich hebe nur die wichtigsten Arbeiten hervor. Weithofer (1888, S. 226) hat die Art als *Mustela* beschrieben. Ihm schlossen sich vor allem Forsyth Major (1902) und Zdansky (1924, S. 58) an. Dagegen vermuten Schlosser (1888, S. 129), Zittel (1893, S. 651 und spätere Auflagen der »Grundzüge«) und Abel (1922, S. 137), daß es sich um einen Dachs handelt. Am ausführlichsten ist Pilgrim für diese Deutung eingetreten (1931, S. 43). Man wird ihm ohne weiteres in folgenden Punkten zustimmen können:

Promeles palaeattica ist so eigenartig, daß sie jedenfalls den Typus einer besonderen Gattung bildet.

Ihr P⁴ gleicht ganz dem der Mustelidi.

Dagegen sind der M¹ und eine Reihe anderer Schädelmerkmale mehr oder weniger dachsähnlich.

Promeles kann nicht der Vorfahre von *Meles* und wohl auch kaum von einem anderen lebenden Melinen sein. Sie gehört also einer besonderen Stammreihe an, die sich von den Mustelinen aus in der Richtung gegen die Dachse umgeformt hat, jedoch einen marderartigen P⁴ behielt. Bei allen anderen Melidi wurde der P⁴ im selben Sinne umgebildet. Pilgrim's Hinweis auf *Potamothereium* (1931, S. 43) geht am Wesen der Sache vorbei, denn nach den Abbildungen zu urteilen, hat diese Gattung einen durchaus melidiartigen Protocon des P⁴. Wir dürfen also wohl vermuten, daß *Promeles* nicht in derselben Gegend von dem primitiven Marderstamm abgezweigt ist wie die echten Melidi, sondern wesentlich später. Phylogenetisch gehört sie also nicht demselben Ast an wie die Hauptmasse der Melidi. Damit ist aber — wenigstens meiner Meinung nach — die systematische Stellung noch nicht entschieden. Sie hängt von der Frage ab: Ist ein sehr dachsähnlicher Marder ein Marder (im engeren Sinne) oder ein Dachs — wobei man sich vor Augen halten muß, daß schließlich alle Dachse nur dachsähnliche Marder sind. *Promeles* dürfte ein Fall sein, der sich überhaupt nicht eindeutig entscheiden läßt. Denn auch die ziemlich gut bekannten Extremitätenknochen haben, so weit ich es überblicke, keine Aufklärung gebracht. Vermutlich wäre eine solche zu gewinnen, wenn auch das Fell und andere Weichteile vorlägen. Dann würde sich wohl zeigen, ob die Gesamtheit der Merkmale nach der einen oder nach der anderen Seite weist. Falls sich die von mir vorgeschlagene Zweiteilung der Mustelidae bewährt, wird man *Promeles* vielleicht besser zu den Mustelinae stellen, um im Einklang mit den Definitionen der Gruppen zu bleiben.

Taxidea und *Promeles* wurden hier etwas erörtert, weil das ein ziemlich helles Licht auf das Verhältnis von Stammesgeschichte und Systematik sowie auf die Künstlichkeit aller systematischen Einreihungen wirft.

Nach dieser Abschweifung rufen wir uns also ins Gedächtnis, daß wir *Hadriectis* in die Subfamilie der Mellivorinae und in die Subsubfamilie der Ischyriectini gestellt haben.

c) Aufstellung der Gattung *Hadriectis*.

Daß die hier beschriebenen Schädelreste zu keiner schon bekannten Gattung gehören, dürfte — wie ich hoffe — aus den Vergleichen im 3. und 4. Kapitel der vorliegenden Arbeit hervorgehen. Dadurch ist aber die Frage noch nicht gelöst, ob man für sie ein neues Genus aufstellen soll. Ich habe mich in einer früheren Arbeit (Pia 1937, S. 366—371) mit diesem Gegenstand grundsätzlich befaßt und vorgeschlagen, daß man sich in Fällen, in denen die Reste nicht ausreichen, um ein Genus zu definieren, lieber mit dem Namen der Familie und irgend einem Zusatz (Fundort, Nummer) begnügen solle. Pilgrim (1952, S. 74 und 76) wählt einen ähnlichen Ausweg, indem er Artnamen direkt mit Unterfamiliennamen verbindet. In anderen Fällen freilich ist derselbe Verfasser nicht so ängstlich. *Sivalictis* (S. 77) ist auf einen einzigen Zahn begründet, dessen systematische Deutung ganz unsicher ist. *Promellivora* (S. 65) wird aufgestellt, weil eine isolierte Mandibel bei keinem anderen Genus unterzubringen ist.

Viel zurückhaltender ist Zdan sky, der (1927, S. 17) für einen ziemlich vollständigen Mustelidenschädel samt Unterkiefer deshalb keinen Namen gibt, weil der M_1 fehlt und deshalb die genaue systematische Stellung nicht bekannt sei.

Die Aufstellung einer neuen Gattung wird im allgemeinen dann begründet sein, wenn die vorliegenden Reste

1. sicher zu keiner schon beschriebenen Gattung gehören,
2. in ihrer systematischen Stellung einigermaßen geklärt sind und
3. genügend Merkmale zeigen, damit ein etwa später gefundener vollständigerer Schädel in die neue Gattung eingereiht werden kann.

Diese drei Bedingungen dürften die vorliegenden Bruchstücke hinlänglich erfüllen. Ich begründe auf sie also die neue Gattung *Hadriectis* (von *hadros* = ansehnlich und *Iktis* = ?Wiesel). Ich fasse ihre wichtigsten Merkmale zusammen.

M^1 sehr breit, mit großem Parastyl und sehr großem Cingulum, das hauptsächlich nach vorne vorragt. P^4 vom Musteliditypus, mit ganz vorne liegendem Protocon, ohne starke Einkerbung der Vorderseite des Zahnes. Seitliche Teile der Crista occipitalis springen als Plattformen vor. Jochbogen sehr breit, in der Seitenansicht stark emporgewölbt, vorne allmählich

in den Kiefer verlaufend (nicht unter deutlichem Winkel an ihn angesetzt), hinten sehr dick. Hinterseite des Processus postglenoideus nicht von der Bulla überdeckt. Foramen stylomastoideum nahe dem Processus mastoideus gelegen. Foramen postglenoideum seitlich gelegen. Foramen ovale innerhalb der Verlängerung der Fossa glenoidea gelegen. Canalis infraorbitalis hochoval, mündet über dem Vorderende des P⁴.

Der Typus von *Hadriectis* ist selbstverständlich die hier beschriebene einzige Art.

d) Aufstellung der Art *Hadriectis fricki*.

Ihre Merkmale ergeben sich aus der Maßtabelle und aus der Zeichnung der Zähne. Die eingeklammerten, nur nach Analogie berechneten Gesamtmaße in der Tabelle I bleiben dabei selbstverständlich außer Betracht. Darüber ist kaum etwas weiteres zu sagen.

Eine Erörterung verlangt höchstens die Frage, wie stark etwa neu gefundene Fossilreste von den vorliegenden verschieden sein müßten, damit man sie als Vertreter einer zweiten Art der Gattung *Hadriectis* zu betrachten hätte. Es ist ja bekannt, daß nahe verwandte rezente Säugetierarten sich im Schädel sehr oft nur durch die Größe unterscheiden. Das sieht man sehr schön aus der grundlegenden Arbeit von Hensel (1881), nach der beispielsweise die Schädel von *Mustela nivalis* und *erminea* sich nur durch die absolute Größe, die von *Mustela putorius* und *M. eversmanni* nur durch einige wenige relative Maße unterscheiden.

Dieser Geringfügigkeit der Unterschiede im Schädel nahe verwandter Arten steht die beträchtliche Variabilität innerhalb einer einzigen Art gegenüber. »Die individuelle Variabilität ist fast immer noch viel größer als man erwartet« (Rensch 1934, S. 59 und 110). Bei den Raubtieren im allgemeinen und den Musteliden im besonderen gilt die Variabilität als sehr groß (Hall 1936, S. 43). Die Gründe, die Hensel (1881, S. 127—128) für dieses große Ausmaß der individuellen Veränderlichkeit gerade bei den Raubtieren anführt, sind ziemlich einleuchtend. Wenn auch derselbe Forscher (S. 129) versucht, aus der Morphologie der Schädel zu erkennen, ob sie einer großen oder kleinen Variante der Art zugehören, muß eine solche Vermutung besonders bei rein fossilen Gattungen doch äußerst unsicher sein. Dabei sehe ich von Geschlechtsunterschieden ganz ab. Sie sind bei den Schädeln vieler Raubtiere so groß, daß man Männchen und Weibchen statistisch wie zwei Arten behandeln muß (Hensel, S. 127) und also wohl bei Untersuchung fossilen Materiales auch für solche halten wird. Das Ausmaß der Geschlechtsunterschiede ist selbst bei nahe verwandten Mardern äußerst verschieden (Hall 1936, S. 43). Schließlich neigen die Musteliden stark zur Bildung recht deutlicher, aber durch Übergänge verbundener geographischer Rassen (ebenda), eine Erschei-

nung, die man an Fossilien aus einleuchtenden Gründen nur ausnahmsweise wird aufklären können (Rensch 1934, S. 100—101).

Spärlichkeit des Materiales, wie sie besonders bei fossilen Arten die Regel ist, wird dazu führen, daß man die Anzahl der Speziesnamen stark vermehrt (Hensel, S. 175), d. h. wir kennen aus einer fossilen Fauna nur einen kleinen Teil der Arten, die einstmals lebten, für diese sind aber mehr Namen vorhanden, als der Natur entspricht. Es ist klar, daß sich dadurch ein recht verzerrtes Bild ergibt, so, als ob in der Vorzeit verhältnismäßig wenige Typen, diese aber immer mit einer Anzahl nahe verwandter Arten, vorhanden gewesen wären.

Der einzige sichere Weg, um diese Übelstände zu vermeiden, daß man nämlich fossile Arten immer nur auf eine ganze Reihe ziemlich vollständiger Reste, am besten Schädel, begründet, ist offenbar nicht gangbar. Bei der Untersuchung quartärer Arten kann man sich damit helfen, daß man wenigstens eine größere Individuenzahl nahe verwandter rezenter Arten zum Vergleich heranzieht, wie dies Hall (1936, z. B. S. 76) in mustergültiger Weise getan hat. In unserem Fall ist auch dieser Weg nicht gangbar, denn von den nächsten tertiären Verwandten der *Hadriectis fricki* sind ebenfalls nur vereinzelte unvollständige Reste bekannt und selbst von der rezenten *Mellivora* lag mir nur ein einziger Schädel vor.

Es bleibt daher nichts übrig, als wenigstens in einer mehr allgemeinen Weise auf die Veränderlichkeit der Mustelidenschädel, besonders der uns hauptsächlich angehenden Zähne, hinzuweisen. Schon Hensel hebt hervor, daß die absolute Größe der Zähne zwar weniger wechselt als die des ganzen Schädels (S. 129), daß sie aber trotzdem äußerst variabel sind, teils schon ursprünglich, teils infolge verschiedenartiger Abkauung (S. 182, 184). Einige Beispiele mögen dies veranschaulichen:

Hall (S. 61, Fig. 3) gibt zwei Zeichnungen des M^1 von *Mephitis mephitis occidentalis*, die ein entgegengesetztes Verhältnis von Länge und Breite zeigen. Bei einem Zahn beträgt die Breite 111% der Länge, beim anderen 94%.

Zdansky (1924, S. 34—35 und S. 40) stellt die große Variabilität von P^4 und M^1 bei *Mustela palaeosinensis* und *Plesiogulo brachygnathus* dar. Bei jener Art ist der Innenhöcker dem Vorderrand des P^4 mehr oder weniger genähert, dieser Rand selbst wechselnd stark ausgeschnitten; auch der Umriss des M^1 variiert sehr. Für *Plesiogulo* wird eine Reihe von sechs Zeichnungen des Umrisses des P^4 und M^1 gegeben.

Zahlenmäßige Angaben über die Variabilität lassen sich am ehesten aus Hensels Messungen gewinnen, so weit es sich um größere Reihen derselben Art handelt. Leider vermittelt seine Arbeit keinen Einblick in die Variabilität der Proportionen der Zähne, weil keine Breitenmaße an-

gegeben werden. Ich habe einige seiner Messungsreihen statistisch untersucht und folgendes gefunden:

A. *Mustela putorius* ♂.

(Hensel, Tabelle A, Maß u und v.)

1. Mittlere Länge des P⁴ 7,64 mm.

Streuung dieses Maßes 0,295 mm.

Variationskoeffizient 3,863.

2. Mittlere Länge des Innenabschnittes des M¹ 3,41 mm.

Streuung dieses Maßes 0,221 mm.

Variationskoeffizient 6,472.

3. Mittel desselben Maßes, in Prozenten der Länge des P⁴ 44,99%.

Streuung 2,577%.

Variationskoeffizient 5,729.

B. *Mustela nivalis* ♂.

(Hensel, Tabelle M, Maß v.)

Mittlere Länge des inneren Abschnittes des M¹ 1,74 mm.

Streuung 0,155 mm.

Variationskoeffizient 8,914.

Man sieht aus diesen Zahlen vor allem, daß der Innenabschnitt des M¹ merklich stärker variiert als der P⁴, was nicht verwunderlich ist, da sich gerade das Cingulum des echten Molaren von Art zu Art als besonders veränderlich erweist. Beim Wiesel ist die Variabilität größer als beim Iltis. Wir werden also die nur für den Iltis berechenbaren Zahlen eher als Mindestwerte der Variabilität ansehen. Um uns irgend ein Bild zu machen, wollen wir auf Grund des Vorstehenden annehmen, daß der Variationskoeffizient des Maßes b der Tabelle I bei *Hadriectis fricki* 4 sei, der des Maßes e dagegen 8. (Diese verhältnismäßig hohe Zahl erscheint durch die besonders starke Entwicklung des Cingulums bei unserer Art gerechtfertigt.) Es sei gleich hervorgehoben, daß diese Annahmen gar keinen Anspruch auf Genauigkeit machen. Es ist sehr leicht möglich, daß die wahren Zahlen, die aus einer größeren Reihe von Exemplaren der *Hadriectis fricki* selbst gewonnen würden, doppelt oder halb so groß wären wie die angenommenen. Für die Streuung der Maße an *Hadriectis fricki* würde sich aus der obigen Annahme ergeben:

Streuung der Länge des P⁴ 0,980 mm.

Streuung der Länge des Innenabschnittes des M¹ 1,192 mm.

Wir wollen beide Werte mit rund 1 mm annehmen.

Lehrreich wäre es gewesen, auch über die zu erwartende Veränderlichkeit der Proportionen des Gebisses etwas zu erfahren. Leider geben die Messungsreihen Hensels darüber wenig Auskunft. Das einzige, was sich aus ihnen entnehmen läßt, ist das Verhältnis der Maße A 1 und A 2 der obigen Zusammenstellung zueinander. Es zeigt sich, daß der Variations-

koeffizient der Länge des Innenabschnittes des M^1 , ausgedrückt in Hundertteilen der Länge des P^4 , bei *Mustela putorius* rund 6 beträgt. Die Variabilität desselben Maßes, ausgedrückt in Prozenten von $M^1 + P^4$, wie in unserer Tabelle I, dürfte eher größer sein, weil hier außer der Länge der Zähne selbst auch deren Stellung zueinander einen veränderlichen Einfluß ausübt. Wir werden also nicht zu hoch greifen, wenn wir den Variationskoeffizienten des Maßes e der Tabelle I (in Prozenten von d) ebenfalls mit 6 annehmen. Die Streuung wäre dann 5.

Nach einer bekannten statistischen Regel muß man mit der Möglichkeit rechnen, daß eine beliebige Variante vom Mittelwert um die dreifache Streuung entfernt ist. Nun wissen wir aber nicht, ob das einzige vorliegende Exemplar von *Hadriectis fricki* eine Plusvariante oder eine Minusvariante, sogar eine sehr extreme, ist. Ein zweites gefundenes Exemplar könnte sich in bezug auf die Abweichung vom Mittelwert gerade umgekehrt verhalten wie unseres. Diesem Umstand kann man dadurch Rechnung tragen, daß man die Maße der beiden angenommenen Exemplare als Mittelwerte mit den mittleren Fehlern der von uns geschätzten Streuung auffaßt. Ihre Differenz hätte dann in dem letzten Beispiel den mittleren Fehler $\pm\sqrt{3^2 + 3^2} = \pm 3\sqrt{2} = \pm 4,242$. Setzen wir wieder voraus, daß das Dreifache dieses Betrages noch als Abweichung vorkommen kann, so wäre ein Unterschied von rund 13% noch als möglich anzusehen. Ebenso kann man die beiden anderen Maße behandeln. Man erhält so folgende Übersicht:

Länge des P^4 $24,5 \pm 1$ mm,

mögliche Größe bei anderen Exemplaren rund 20 bis 29 mm.

Länge des Innenabschnittes des M^1 $14,9 \pm 1$ mm,

mögliche Größe bei anderen Exemplaren etwa 10 bis 19 mm.

Dasselbe Maß, in Prozenten der Länge von $P^4 + M^1$, $50 \pm 3\%$,

mögliche Größe bei anderen Exemplaren etwa 37 bis 63%.

Diese möglichen Abweichungen werden gewiß sehr groß erscheinen. Immerhin ergibt sich aus ihnen, daß beispielsweise *Ischyriectis zibethoides* schon allein wegen der Größe der Zähne — von allen anderen Merkmalen abgesehen — kaum mit *Hadriectis fricki* vereinigt werden könnte.

Sind diese Bemerkungen einesteils dazu bestimmt, vor einer Überschätzung der systematischen Wichtigkeit von Verschiedenheiten in den Abmessungen der Zähne zu warnen, so sollten sie doch andernteils nicht dahin mißverstanden werden, daß so starke Abweichungen, wie sie hier berechnet wurden, recht wahrscheinlich und daher bedeutungslos sind. Man wird sie auf jeden Fall als eine Aufforderung zu werten haben, alle anderen erkennbaren Merkmale besonders genau zu vergleichen. Nur wenn diese vollständig übereinstimmen, wird man daran denken, daß die Verschieden-

heit der Maße eine zufällige ist. Man muß sich darüber klar sein, daß das Eintreten eines solchen Zufalles recht unwahrscheinlich ist. Die Wahrscheinlichkeit, daß eine Variante vom Mittelwert nach einer Seite um die dreifache Streuung abweicht, ist ja nur etwa 0,0013 (Johannsen 1913, S. 74).

Paläobiologisches.

a) Die Abkautung der Zähne.

Bei der Unzulänglichkeit der vorliegenden Reste wird sich vorläufig über die Lebensweise von *Hadriectis fricki* nichts Sicheres ermitteln lassen. Diese Reste zeigen aber andererseits so merkwürdige, mit der Ernährung zusammenhängende Erscheinungen, daß ein Hinweis doch notwendig ist. Ich meine die schon auf S. 543—544 beschriebene Abkautung.

Die Abnützung auf der Oberseite des Außenabschnittes des M^1 und gegen dessen Hinterseite zu rühren offensichtlich vom Talonid des M_1 und vom M_2 her und sind nicht weiter verwunderlich. Die Kaumarke vorne außen am Cingulum geht auf das Metaconid M_1 zurück. Die höheren Teile des Cingulums, die vom ganzen M^1 am meisten aufragen, zeigen, wie schon beschrieben, gar keine Abkautung. Sie scheinen funktionslos gewesen zu sein, so daß man geradezu an eine Hypertelie denken könnte.

Viel rätselhafter als die Abkautung des echten Molaren ist die des letzten Prämolaren. Bei den meisten Raubtieren (mit Ausnahme der Bären) gleiten die Reißzähne des Ober- und Unterkiefers ja wie die beiden Hälften einer Schere aneinander vorbei, so daß der Oberkieferzahn auf seiner Innenseite, der Unterkieferzahn auf seiner Außenseite abgeschliffen wird. In unserem Fall reicht die Abkautung des P^4 aber über die Schneide des Zahnes bis auf dessen Außenseite hinüber, also in eine Gegend, wo an den zahlreichen von mir verglichenen rezenten Marderschädeln überhaupt kein Antagonist vorhanden ist. Diese größte Schlißfläche muß auf das Protoconid des M_1 zurückgeführt werden, das also ungewöhnlich weit vorne und außen lag. Die Abnützung auf der Hinterseite des Protocons des P^4 entspricht dem Paraconid; die auf seiner Vorderseite und auf der Vorderseite des Paracons ist auf den P_4 zurückzuführen. Auch hier fällt wieder auf, wie weit sich die Schlißfläche nach außen zieht, bis in eine Gegend, wo kein rezenter Marderzahn abgenützt wird.

Aber nicht nur die Lage, sondern auch die Form der Usuren ist rätselhaft. Besonders die tiefsattelförmige Hauptschlißfläche des P^4 , zwischen dem Paracon und dem Metacon, kann man sich wohl nur durch seitliche Verschiebung des Antagonisten entstanden denken. Auch für die Abkautung auf der Vorderfläche des Zahnes dürfte dies gelten. Sehr allgemein nimmt man an, daß die Unterkiefer der Raubtiere nur eine rein orthale oder ginglymische Bewegung ausführen (Weber 1904, S. 73 und 518;

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. 573

1927, S. 96; 1928, S. 304). Nach Abel (1912, S. 518—519) würde bei ihnen eine seitliche Bewegung des Unterkiefers durch die Form der Gelenkgrube unmöglich gemacht. Er verweist als Beispiel auf den Dachs. Ich habe an einer Reihe rezenter Mustelidenschädel Versuche angestellt und gefunden, daß der Unterkiefer sich im Gelenk recht ausgiebig seitlich verschieben kann, jedoch nur, wenn er etwas heruntergeklappt ist. Selbst bei *Meles* ist dies bis zu einem gewissen Grade der Fall, freilich weniger als bei den anderen Musteliden. (Man lasse sich nicht dadurch täuschen, daß bei vielen Dachsschädeln das Ende des Processus postglenoideus abgebrochen ist, um den Unterkiefer vom Schädel trennen zu können. Das bedingt eine von Natur aus nicht gegebene größere seitliche Verschiebbarkeit.) Bei geschlossenem Mund verhindern die Backenzähne und besonders die Eckzähne eine seitliche Bewegung der Unterkiefer der Musteliden. Man wäre fast versucht, zu vermuten, daß die Eckzähne von *Hadriectis* reduziert waren (?).

Ich habe mich bemüht, irgend welche rezente oder fossile Raubtier-schädel mit ähnlicher Abkautung wie die beschriebene aufzufinden, jedoch mit wenig Erfolg.

Man könnte zunächst denken, daß ein so großer Marder wie *Hadriectis* ein Aas- und Knochenfresser war. Das reiche Material an Hyänen (*Hyaena eximia* und *spelaea*), das ich vergleichen konnte, zeigt aber eine ganz andere Art der Beanspruchung der Zähne. Am oberen Reißzahn bildet sich eine nicht sehr starke Schlifffläche auf der Innenseite, am unteren auf der Außenseite. Die Prämolaren vor dem Reißzahn, die das Zerbrechen der Knochen besorgen, werden an den Spitzen quer abgekaut, bei alten Tieren manchmal so stark, daß das Zahnbein bloßliegt.

Alte Dachse zeigen gelegentlich eine starke Kaumarke auf der Vorderseite des P⁴, niemals aber — soweit mir bekannt — eine solche in dem Sattel zwischen Paracon und Metacon. Am M¹ wird der Innenabschnitt niedergekaut, während der äußere Teil als ein Kamm stehen bleibt. Die Abnützung ist also umgekehrt wie bei *Hadriectis*.

Sehr stark abgekaut sind die hinteren Backenzähne eines offenbar sehr alten *Mydaus javanensis*. Die Kauflächen bilden aber keine Quertäler, sondern auf P⁴ und M¹ fast ungegliederte flache Gruben.

Zdansky (1924, S. 59—60) betont die starke Abkautung der Backenzähne von *Melodon* (?) *incertum*, seine Abbildungen zeigen jedoch, daß die Kauflächen ganz anders liegen als bei *Hadriectis fricki*.

Ähnlich scheint die Beschaffenheit der Zähne eines Exemplares von *Parataxidea* (?) *maraghana* zu sein, die Pilgrim (1931, S. 49) beschreibt.

Bei *Trochotherium cyanoides* aus dem Miozän von Steinheim erinnert die Abkautung der Backenzähne an die oben von den Prämolaren der

Hyänen beschriebene (Helbing 1936, S. 29 und 31, Taf. 2, Fig. 1, 3, 4). Die Zähne werden quer abgeschliffen.

Etwas ähnlicher scheint nach den Figuren die Abnützung der Backenzähne von *Aelurocyon brevifacies* zu sein (Peterson 1906, Fig. 17 und 18). Zwischen Paracon und Metacon des P⁴ liegt ein sehr tiefer Sattel, in den das hohe Protoconid des M₁ zu passen scheint. Wenn ich die Zeichnungen recht verstehe, ziehen sich Usuren längs des ganzen Kammes des Zahnes bis in die Tiefe des Sattels.

Noch mehr dürfte die Abkauung des P⁴ bei *Laphictis mustelina* mit der bei *Hadriactis fricki* übereinstimmen (vgl. Viret 1933, Textfig. 5). Hier scheint sich eine Usur, die allerdings noch nicht annähernd so stark ist wie bei meiner *Hadriactis*, vom Paracon bis zum Metacon zu ziehen. Die Unterkiefer, die zur selben Art gerechnet werden, zeigen nichts Besonderes. Allerdings ist ihre Vereinigung mit dem Maxillenbruchstück etwas hypothetisch.

Möglicherweise ist es doch kein Zufall, daß die wenigen Zähne, die in der Abkauung einige Ähnlichkeit mit denen der *Hadriactis fricki* zeigen, zu Arten gehöre, die wir weiter oben (ohne Rücksicht auf dieses Merkmal) systematisch in ihre Nähe gestellt haben.

Sollte es wirklich richtig sein, daß bei dieser Gruppe von Mardern eine gewisse laterale Bewegung des Unterkiefers möglich war, so könnte damit allenfalls die große Breite des Jochbogens von *Hadriactis* in Zusammenhang gebracht werden. Der Masseter, der vom Jochbogen zur Mandibel zieht, wäre ja an sich nicht ungeeignet, eine solche seitliche Verschiebung zu bewirken (obwohl bei den Huftieren der Mechanismus ein anderer ist; vgl. Weber 1904, S. 160; 1927, S. 234).

Über die Bedeutung des Canalis infraorbitalis bei den Mardern, der an Größe stark schwankt und bei *Aelurocyon* eine an Rodentia erinnernde Entwicklung gewinnt, bin ich nicht hinlänglich unterrichtet. Bei den Nagetieren nimmt er einen Teil des Masseter auf, der die propalinalen Bewegung des Unterkiefers bewirkt. Für eine solche fehlt bei den Musteliden aber jedes Anzeichen. Der große Canalis infraorbitalis von *Lutra* wird mit dem Wasserleben in Zusammenhang gebracht (Forsyth Major, 1901, S. 627).

b) Die Frage der Lebensweise von *Hadriactis fricki*.

Wenn wir diese Frage erörtern wollen, müssen wir zuerst eine Übersicht über die Lebensweise der rezenten Marder haben. Aus begreiflichen Gründen kann ich hier nur einen ganz knappen Überblick meiner zahlreichen Studien im Schrifttum geben.

Die meisten Marder sind nicht sehr einseitig an eine bestimmte Bewegungsart angepaßt (Ausnahme etwa *Latax*). Sie zeigen aber doch

mehr oder weniger deutliche Hinneigung zu einem der vier folgenden Typen:

Bodenbewohner sind viele der kleineren und primitiveren Formen, wie besonders die Wiesel und Iltisse, die Stinktiere, auch der Vielfraß und andere. Viele von ihnen klettern und schwimmen gelegentlich. Manche, wie die Wiesel, sind außerordentlich gewandt und beweglich. Andere, wie *Gulo*, erscheinen dem Beobachter so ungeschickt und schwerfällig, daß man kaum versteht, wie ein solches Tier seine Beute erlangt.

Kletterer, die ihre Nahrung vorwiegend auf Bäumen suchen, sind besonders die Marder im engsten Sinn, wie *Martes martes*. Man findet öfters die Angabe, daß diese Tiere weniger nächtlich leben als die Bodenbewohner (Löns in Meerwarth und Soffel 1912, S. 106). Das bestätigt auch die Beobachtung im Tiergarten. Während man *Mustela putorius* und *Martes foina* am hellen Tag selten zu Gesicht bekommt, treibt *Martes martes* sich zu dieser Zeit lebhaft im Käfig umher.

Grabende Formen sind die Dachse und besonders die Honigdachse. Äußerlich sind die grabenden Gattungen einander meist sehr ähnlich, was aber nicht auf enger systematischer Verwandtschaft, sondern auf Konvergenz beruht. Wie sehr das Graben bei diesen Tieren zu einem gefestigten Instinkt geworden ist, kann man an Dachsen beobachten, die in festen Stein- und Zementkäfigen gehalten werden. Ich sah einem zu, der lange Zeit in einer Ecke Grabübungen vollführte. Gelegentlich stützte er sich dabei nur auf die Nase und die Hinterbeine, so daß die Vorderbeine sich bewegten, ohne den Boden zu berühren. Von Zeit zu Zeit ging er etwas zurück, wie um die lose Erde aus der Röhre zu schieben.

Schwimmende Formen sind unzweifelhaft wiederholt aus anderen hervorgegangen, vorwiegend aus Melinen, aber auch aus Mustelinen, wie *Mustela lutreola* zeigt. Zu den Ottern gehören die größten lebenden Marder (*Pteronura*). Die meisten Lutrinen können auch ziemlich gut laufen, ja auch etwas klettern. Nur *Latax* ist fast so einseitig an das Wasserleben angepaßt wie die Ohrenrobber.

In bezug auf die Nahrung sind die meisten Marder nicht wählerisch. In den Beschreibungen kehren immer dieselben Angaben wieder, mit stärkerer Betonung bald des einen, bald des anderen Nahrungsmittels. Die folgende Tabelle III, die ich hauptsächlich nach Hacke-Kuhnert, Meerwarth-Soffel und Brehm zusammengestellt habe, mag einen Überblick geben. Selbstverständlich wird man nicht annehmen dürfen, daß die Nahrung, vor allem die der außereuropäischen Arten, halbwegs vollständig bekannt ist. Sie werden noch manche der am Kopf der Tabelle angeführten Dinge verzehren, ohne daß man es weiß. Immerhin dürften folgende Regeln aus der Tabelle erkennbar sein.

Am allgemeinsten werden Warmblüter verzehrt, sehr reichlich auch

Tabelle III.
Die Nahrung der rezenten Musteliden.

// = besonders wichtige oder bevorzugte Nahrungsmittel,
 + = gewöhnliche Nahrungsmittel,
 / = Nahrungsmittel, die nur in der Not oder in der Gefangenschaft genommen werden.

	Säugetiere	Vögel	Reptilien	Amphibien	Fische	Seeigel	Insekten	Krebse	Würmer	Nachtschnecken	Muscheln	Aas	Eier	Milch	Käse	Honig	Obst	Samen	Wurzeln	Gras	Pilze	Tang	
<i>Mellivora ratel</i> . . .	+	+	+	+	/		+		+	+		?				//	+		+				
<i>Mellivora indica</i> . . .	+	+					+					+		/		+	/						
<i>Tayra barbara</i> . . .	+	+					+					+				+			/				
<i>Gulo gulo</i>	+	+					+					+				+							
<i>Martes martes</i> . . .	+	+					+					+				+							
<i>Martes foina</i>	+	+					+						//			+							
<i>Martes zibellina</i> . .	+	+			+											+							
<i>Martes americana</i> . .	+	+		+												+							
<i>Martes pennanti</i> . . .	+	+	?	+	?											+							

Reptilien, Amphibien und Insekten. Obst und Eier werden von vielen Arten aus verschiedenen Gruppen gerne genommen. Bezüglich der Amphibien scheinen sich ziemlich nahe verwandte Arten verschieden zu verhalten. Während der Edelmarder sie verschmählt, verzehrt der Iltis sie besonders gerne.

Am ausgesprochensten omnivor sind der europäische Dachs und der Honigdachs. Dagegen ist der im Habitus des Gebisses dem europäischen so ähnliche amerikanische Dachs (*Taxidea*) ein ziemlich einseitiger Fleischfresser. [Seine physiologische Verschiedenheit von *Meles* erweist er auch dadurch, daß er — wie mir Herr Direktor Antonius vom Tiergarten in Schönbrunn (Wien) freundlichst mitteilt — im Gegensatz zu diesem sehr schwer in Gefangenschaft zu halten ist.]

Der reinste Fleischfresser von allen Musteliden scheint aber unerwarteterweise der doch so bärenähnliche Vielfraß zu sein. Ich konnte keinerlei Angaben darüber finden, daß er auch Pflanzenkost genießt.

In der Gefangenschaft kann man viele Marderarten ganz fleischlos ernähren, so z. B. den Sonnendachs (*Helictis*), aber auch den Fischotter (Gaudry 1862, S. 51; Bley in Meerwarth 1912, S. 93).

Man erkennt schon aus dieser kurzen Übersicht, daß es keineswegs einfach ist, aus dem Gebiß der Marder auf ihre Lebensweise zu schließen. Formen mit sehr ähnlichen Zähnen, wie *Mellivora* und *Gulo* oder *Meles* und *Taxidea*, verhalten sich bezüglich der Nahrung sehr verschieden. Wenn Weber (1927, S. 234—235) stark betont, daß man aus dem Gebiß die Nahrung der Säugetiere erschließen könne, gilt dies wohl mehr für das durchschnittliche Verhalten größerer Gruppen, wie Familien und Ordnungen. Innerhalb der Musteliden wird die Sache aber viel schwieriger. Man kann eben eine bestimmte Nahrung, die gerade leicht zu beschaffen ist, auch mit einem Gebiß zerkaugen, das ursprünglich für andere Speisen bestimmt war.

Entsprechend dieser Schwierigkeit sind die Ansichten über die Lebensweise solcher fossiler Musteliden, die von den lebenden stark abweichen, meist recht unsicher und schwankend.

M a t t h e w meint, daß die Zähne von *Megalictis* auf eine „räuberische Lebensweise“ hindeuten (1907, S. 197). Aus dem Bau der Endphalangen schließt er, daß das Tier in einem gewissen Ausmaß zu graben pflegte.

H a l l (1936, S. 48) vergleicht die kräftigen Prämolaren von *Brachyprotoma* mit denen der Hyänen. Er meint aber, daß dieser quartäre Marder wegen seiner Kleinheit kaum Knochen zerbiß, und findet die Übereinstimmung deshalb merkwürdig. (Vielleicht konnte er die dünnwandigen Knochen von Vögeln doch zerbrechen?)

Z d a n s k y (1924, S. 53—54) vermutet, daß *Parataxidea sinensis* an das Wasserleben angepaßt war und sich hauptsächlich von Mollusken und

Ein riesiger Honigdachs (*Mellivorine*) aus dem Unterpliozän von Wien. 579

Krebsen, weniger von Fischen nährte. Pilgrim (1931, S. 52) ist von dieser Deutung aber nicht überzeugt.

Nachdem schon O. Fraas (1870, S. 164) die Zähne von *Trochotherium* mit Pflasterzähnen von Fischen verglichen hatte, nimmt Helbing (1936, S. 31) als sicher an, daß sie „zum Quetschen von Schalen“ dienten.

Die größten lebenden Marder (*Pteronura*) sind Wassertiere, wie ja auch sonst viele wasserbewohnende Säugetiere größer als ihre landbewohnenden Verwandten sind. Das ist bei dem Nahrungsreichtum vieler Gewässer und wegen der Gewichtsverminderung des Körpers nicht verwunderlich. Man könnte sich deshalb fragen, ob nicht auch die fossilen Riesemarder mehr oder weniger an das Wasserleben angepaßt waren. Man könnte in diesem Zusammenhang auf den großen Canalis infraorbitalis von *Aelurocyon* hinweisen (vgl. S. 574). Man wird aber zugeben müssen, daß die ungewöhnlich hohen Schädel von *Megalictis* und *Aelurocyon* ebenso wie der wenig ausladende Jochbogen von *Hadriactis* nicht nach Anpassung an das Wasserleben aussehen — es müßten denn hier Anpassungstypen vorliegen, die von den Ottern wesentlich verschieden sind.

Wenn die oben (S. 572) entwickelte Vermutung richtig ist, daß der Unterkiefer von *Hadriactis* seitliche, mahlende Bewegungen ausführte, wird man wohl auf vorwiegend pflanzliche Nahrung schließen dürfen, nicht etwa auf Verzehren von Muscheln oder Krebsen. Bei solchen hartschaligen Tieren genügt es ja, wenn die Schalen so weit zerquetscht werden, daß sie verschluckt werden können und die Verdauungssäfte den Weichkörper erreichen. Nur pflanzliche Gewebe, die die Nährstoffe in zahllose kleine Zellen mit fast unverdaulichen Hüllen eingeschlossen enthalten, müssen fein zerrieben werden, damit sie ausgewertet werden können.

Halten wir uns noch die Verwandtschaft von *Hadriactis* mit *Mellivora* vor Augen, so werden wir am ehesten vermuten, daß es sich um ein omnivores Tier handelte, das zum guten Teil Wurzeln und Knollen, die es aus dem Boden grub, daneben wohl auch Aas verzehrte. Pflanzenfressende Tiere sind ja auch häufig größer als ihre fleischfressenden Verwandten. Man denke etwa an den Höhlenbären, aber auch an die Landsäugetiere im allgemeinen, unter denen die Pflanzenfresser die Fleischfresser an Größe weit aus übertreffen.

Grundsätzlich wäre die Anpassung also ähnlich wie bei den Dachsen: Ein schon weitgehend für karnivore Ernährung eingerichtetes Tier wendet sich einer gemischten Kost zu. Die Zähne müssen deshalb in einer ihrem Bau wenig entsprechenden Weise funktionieren. Im einzelnen sind die eingetretenen Veränderungen aber ganz andere als bei den Melinen.

Es wäre ungemein spannend, den Unterkiefer, die vorderen Zähne

und die Krallen von *Hadriactis* kennenzulernen, um diese Vermutungen zu prüfen. Leider scheint die Art sehr selten gewesen zu sein und unter den jetzigen ungünstigen Bedingungen für Knochenfunde im Gebiet von Wien ist die Aussicht nicht sehr groß, bald weitere Reste zu gewinnen.

Verzeichnis der hauptsächlich benützten Schriften.

- A b e l, O. 1912: Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.
 — 1922: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena.
- B r e h m, A. 1922: Tierleben. Allgemeine Kunde des Tierreichs. 3. Neudruck der 4. Auflage, herausg. v. O. Z u r S t r a s s e n, vol. 12 (Die Säugetiere, neubearb. v. L. H e c k u. M. H i l z h e i m e r, vol. 3). Leipzig.
- C o p e, E. D. 1884: The Vertebrata of the Tertiary formations of the West. Book I. — Rep. U. S. geol. Survey of the Territories, vol. 3. Washington.
- E d i n g e r, T. 1931: Zwei Schädelhöhlen-Steinkerne von *Pannonictis pliocaenica* K o r m o s. — Annales Inst. regii Hungarici geol., vol. 29, fasc. 3, p. 179, Budapestini.
- F l o w e r, W. H. 1888: Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Nach der dritten, unter Mitwirkung von H. G a d o w durchges. Origin.-Ausg. Leipzig.
- F o r s y t h M a j o r, C. I. 1901: Exhibition of, and remarks upon, the skull of a new fossil mammal (*Enhydriactis galictoides*). — Proc. zool. Soc. London, 1901 II, p. 625.
 — 1902: On *Mustela palaeattica* from the Upper Miocene of Pikermi and Samos. — Ibid., 1902 I, p. 109.
- F r a a s, O. 1870: Die Fauna von Steinheim. Mit Rücksicht auf die miocänen Säugetier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens. — Jahresh. Ver. vaterländ. Naturk. Württemberg, vol. 26, p. 145, Stuttgart.
- F r i e d l, K. 1932: Über die Gliederung der pannonischen Sedimente des Wiener Beckens. — Mitt. geol. Ges. Wien, vol. 24, 1931, p. 1.
- G a u d r y, A. 1862: Animaux fossiles et géologie de l'Attique d'après les recherches faites en 1855—56 et 1860 sous les auspices de l'Académie des Sciences. Paris, Text 1862, Atlas 1862—67.
- G i d l e y, J. W. and C. L. G a z i n. 1938: The Pleistocene vertebrate fauna from Cumberland Cave, Maryland. — Bull. U. S. Nation. Mus., num. 171, Washington.
- H a a c k e, W. u. W. K u h n e r t. 1901: Das Tierleben der Erde. 3 Bd. Berlin.
- H a l l, R. E. 1936: Mustelid mammals from the Pleistocene of North America. With systematic notes on some recent members of the genera *Mustela*, *Taxidea* and *Mephitis*. — Carnegie Instit. of Washington Public, num. 473, p. 41.
- H a y, O. P. 1929: Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. — Ibid., num. 390, vol. I.
 — 1930: Desgl., vol. II.
- H e l b i n g, H. 1930: Zur Kenntnis der miozänen „*Mustela*“ *zibethoides* Blainville. — Ecl. geol. Helvet., vol. 23, p. 637, Basel.
 — 1936: Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. A. Mustelidae. (Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens, Teil V.) — Palaeontogr., Suppl.-Bd. 8, Tl. 5, Stuttgart.
- H e n s e l, R. 1872: Beiträge zur Kenntnis der Säugetiere Süd-Brasiliens. — Abhandl. Ak. Wiss. Berlin, 1872, p. 1.

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. 581

- Hensel, R. 1881: Craniologische Studien. — Nova Acta d. Leop.-Carol.-Deutsch. Akad. d. Naturf., vol. 42, num. 4, p. 127, Halle.
- Johannsen, W. 1913: Elemente der exakten Erblchkeitslehre mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik. 2. deutsche Ausgabe. Jena.
- Kormos, Th. 1931: *Pannonictis pliocaenica* n. g., n. sp., a new giant Mustelid from the Late Pliocene of Hungary. — Ann. Instit. regii Hungar. geol., vol. 29, fasc. 3, p. 167, Budapestini.
- Lydcker, R. 1884: Siwalik and Narbada Carnivora. (Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. Part 6.) — Palaeont. Ind., ser. 10, vol. 2, p. 178, Calcutta.
- Matthew, W. D. 1907: A Lower Miocene fauna from South Dakota. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 23, p. 169, New York.
- Meerwarth, H. u. K. Soffel. 1909: Lebensbilder aus der Tierwelt. Erste Folge: Säugetiere. Leipzig. Band I.
— 1910: Desgl., Band II.
— 1912: Desgl., Band III.
- Mottl, M. 1937: Einige Bemerkungen über „*Mustela robusta* Newt. (Kormos)“ bzw. „*M. evermanni soergeli* Ehik“ aus dem ungarischen Pleistozän. — Földt. Közl., vol. 67, p. 37, Budapest.
- d'Orbigny, A. 1847: Voyage dans l'Amérique méridionale (le Brésil, la République Orientale de l'Uruguay etc.) exécuté pendant les années 1826—1835. Vol. IV, pars 2: Mammifères. Paris et Strasbourg.
- Owen, R. 1845: Odontography; or, a treatise on the comparative anatomy of the teeth; their physiological relations etc. in the Vertebrate Animals. Text & Atlas. London 1840—45.
- Peterson, O. A. 1906: The Miocene beds of Western Nebraska and Eastern Wyoming and their Vertebrate faunae. — Ann. Carnegie Mus., vol. 4, num. 1, p. 21, Pittsburg.
- Peyer, B. 1939: Über einen Schädelrest eines Carnivoren aus der Meeresmolasse von Wildensbuch, Kt. Zürich. — Ecl. geol. Helv., vol. 31, 1938, p. 311, Basel.
- Pia, J. 1914: Untersuchungen über die Gattung *Oxynoticeras* und einige damit zusammenhängende allgemeine Fragen. — Abhandl. geol. Reichsanst. Wien, vol. 23, fasc. 1.
— 1920: Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide. — Abhandl. zool.-botan. Ges. Wien, vol. 11, fasc. 2.
— 1937: Von den Walen des Wiener Miozäns. Kurze Übersicht der Kenntnisse und Fragen. Mit Beiträgen von E. Bäuml. — Mitt. geol. Ges. Wien, vol. 29 (Sueß-Festschr.), 1936, p. 357.
- Pia, J. und O. Sickenberg. 1934: Katalog der in den österreichischen Sammlungen befindlichen Säugetierreste des Jungtertiärs Österreichs und der Randgebiete. — Denkschr. Naturhist. Mus. Wien, vol. 4 (geol.-palaeont. Reihe, vol. 4). Leipzig u. Wien.
- Pilgrim, G. E. 1931: Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the Department of Geology. London, Brit. Mus. (Nat. Hist.).
— 1932: The fossil Carnivora of India. — Palaeont. Ind., N. S., vol. 18, Calcutta.
— 1933: A fossil Skunk from Samos. — Amer. Mus. Novitat., num. 663, New York.
- Poche, F. 1912: Zur Vereinheitlichung der Bezeichnung und exakteren Verwendung der systematischen Kategorien und zur rationellen Benennung der supergenerischen Gruppen. — Verh. VIII. Internat. Zoologen-Kongr. Graz 1910. p. 819, Jena.

- Poche, F. 1936: Neubearbeitung der Internationalen Regeln der Zoologischen Nomenklatur, zwecks Erzielung einer eindeutigen, möglichst rationellen, einheitlichen und stabilen Benennung der Tiere von der Nomenklaturkommission des Verbandes Deutschsprachiger Entomologen-Vereine der Internationalen Nomenklaturkommission und dem Internationalen Zoologenkongreß vorgeschlagen. — *Konowia*, vol. 15, 1936, p. 264, Wien.
- 1938: Desgl., vol. 17, p. 45.
- Pocock, R. I. 1920: On the external and cranial characters of the European Badger (*Meles*) and of the American Badger (*Taxidea*). — *Proc. zool. Soc. London*, 1920, p. 425.
- 1921: On the external characters and classification of the Mustelidae. — *Ibid.*, 1921 II, p. 805.
- Rensch, B. 1934: Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. Leipzig.
- Riabinin, A. 1929: Faune de mammifères de Taraklia. I. Carnivora vera, Rodentia, Subungulata. — *Trav. Mus. géol. Acad. Sc. U. R. S. S.*, vol. 5, p. 127, Leningrad.
- Romer, A. S. 1933: *Vertebrate Palaeontology*. Chicago.
- Schlosser, M. 1888: Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des Europäischen Tertiärs etc. II. Teil. Carnivora. — *Beitr. z. Paläont. Öst.-Ung.*, vol. 7, p. 1, Wien.
- 1902: Beiträge zur Kenntniss der Säugethierreste aus den Süddeutschen Bohnerzen. — *Geol. u. palaeont. Abhandl.*, vol. 9, fasc. 3, p. 117, Jena.
- Stirton, R. A. 1939: Significance of Tertiary mammalian faunas in Holartic correlation with especial reference to the Pliocene in California. — *Journ. of Paleont.*, vol. 13, p. 130, Menasha.
- Teilhard de Chardin, P. 1938: The fossils from locality 12 of Choukoutien. — *Palaeont. Sinica*, ser. C, num. 114, Nanking.
- Teilhard de Chardin, P. and R. A. Stirton. 1934: A correlation of some Miocene and Pliocene mammalian assemblages in North America and Asia with a discussion of the Mio-Pliocene boundary. — *Univers. of Calif. Public., Bull. Departm. geol. Sc.*, vol. 23, num. 8, p. 277, Berkeley.
- Thorpe, M. R. 1921: Two new fossil Carnivora. — *Amer. Journ. of Sc.*, ser. 5, vol. 1, p. 477, New Haven.
- Trouessart, E.-L. 1899: *Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium*. Nova editio (prima completa). Berolini 1898—1899. 2 vol.
- 1904: Desgl., *Quinquennale supplementum anno 1904*. Berolini.
- Viret, J. 1933: Contribution à l'étude des Carnassiers Miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). — *Trav. Labor. de Géol. Lyon*, fasc. 21, mem. 18.
- Weber, M. 1904: Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Jena.
- 1927: Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. 2. Auflage. Jena. Band I. Anatomischer Teil. Unter Mitwirkung von H. M. de Burlet.
- 1928: Band II. Systematischer Teil. Unter Mitwirkung von O. Abel.
- Weithofer, A. 1888: Beiträge zur Kenntniss der Fauna von Pikermi bei Athen. — *Beitr. z. Paläont. Öst.-Ungar.*, vol. 6, p. 225, Wien.
- Zdansky, O. 1924: Jungtertiäre Carnivoren Chinas. — *Palaeont. Sinica*, ser. C, vol. 2, fasc. 1, Peking.

Ein riesiger Honigdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. 583

- Z d a n s k y, O. 1927: Weitere Bemerkungen über fossile Carnivoren aus China. — Ibid., vol. 4, fasc. 4.
- 1937: *Promephitis* aus dem Ponticum von China. — Bull. geol. Inst. Univers. Upsala, vol. 26, p. 325.
- Z i t t e l, K. A. 1893: Handbuch der Paläontologie, I. Abt. Paläozoologie. IV. Band. Vertebrata (Mammalia). München u. Leipzig 1891—93.
- 1911: Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie). Neu bearb. von F. B r o i l i, E. K o k e n u. M. S c h l o s s e r. II. Abt. Vertebrata. München u. Berlin.