



Der „Bärenhund“ *Amphicyon* aus der Oberen Süßwassermolasse von Zusmarshausen (Landkreis Augsburg, Bayern, Deutschland)

Ulrich Seehuber¹

¹Dr. Ulrich Seehuber, Wolfsberg 4, 86450 Altenmünster, Deutschland; andrias@gmx.de

Abstract: West of Augsburg near Zusmarshausen (Bavaria, Germany) a fossil fauna (especially mammals) was discovered from Miocene sediments of the Upper Freshwater Molasse (UFM). The rare predator genus *Amphicyon* could be detected by a well-preserved molar. The locality Zusmarshausen can be classified to the local biostratigraphic unit USM C + D. The fauna of Zusmarshausen belongs to mammal zone MN 5.

Keywords: Upper Freshwater Molasse (UFM), *Amphicyon*, MN 5.

Kurzfassung: Westlich Augsburg bei Zusmarshausen (Bayern, Deutschland) konnte aus miozänen Sedimenten der Oberen Süßwassermolasse (OSM) eine fossile Fauna (v.a. Säugetiere) entdeckt werden. Durch einen gut erhaltenen Molaren kann die seltene Raubtiergattung *Amphicyon* nachgewiesen werden. Die Lokalität Zusmarshausen kann in die lokale biostratigraphische Einheit OSM C + D eingestuft werden. Die Fauna von Zusmarshausen ist der Säugetierzone MN 5 zuzurechnen.

Schlüsselwörter: Obere Süßwassermolasse (OSM), *Amphicyon*, MN 5.

Einleitung

Im bayerischen Alpenvorland sind zahlreiche Fossillokalitäten aus der Oberen Süßwassermolasse (OSM) bekannt. Diese Fundstellen haben zahlreiche fossile Florenresten (Pollen, Früchte, Blätter) geliefert. Zusammen mit den überwiegend fluviatil geprägten Sedimenten lassen die fossilen Floren auf eine Auenlandschaft während der Ablagerungsphase der OSM schließen. Die mit Hilfe zahlreicher OSM-Floren vorgenommene Klimarekonstruktion offenbart, dass zur Zeit des Mittelmiozäns im Molassebecken ein humides, warm-gemäßigtes Cfa-Klima sensu KÖPPEN (in BLÜTHGEN 1966) mit einer Jahresmitteltemperatur von ca. 15°C sowie einer jährlichen Niederschlagsmenge von 1500–2000 mm geherrscht hat (vgl. HANTKE 1954, JUNG 1963, GREGOR 1982, GREGOR et al. 1989). BÖHME (2003) hat die zeitliche Verbreitung bestimmter ektothermer

Wirbeltiere analysiert und zusätzlich paläobotanische Daten herangezogen. Sie postuliert für den Zeitraum Unter-/Mittelmiozän (Ottangium bis mittleres Badenium) sogar noch deutlich höhere Jahresdurchschnittstemperaturen von bis zu 22°C. Neben den Florenresten haben die Fossilfundstellen auch umfangreiches Faunenmaterial geliefert. Besonders hervorzuheben sind hierbei die fossilen Säugetierreste. Neben systematischen Forschungen sind die fossilen Säugetierreste zudem für biostratigraphische Zwecke herangezogen worden. Während anfangs die OSM nach dem Auftreten verschiedener Großsäugerfaunen gegliedert wurde (DEHM 1955), kristallisierte sich im Laufe der Zeit heraus, dass vor allem die fossilen Kleinsäuger für eine biostratigraphische Gliederung geeignet sind. Inzwischen haben sich zahlreiche Autoren mit der Biostratigraphie anhand der fossilen Kleinsäuger innerhalb der OSM befasst (u.a. HEISSIG 1989, 1997a, 1997b; BÖHME et al. 2001; ABDUL AZIZ et al. 2008) und es konnte für den Bereich

des Unter- und Mittelmiozäns in Süddeutschland eine entsprechende Biozonierung erarbeitet werden. Einen Überblick über die bisher vorliegenden Ergebnisse hinsichtlich der Kleinsäuger-Biozonierung geben PRIETO & RUMMEL (2016).

Aus einer Sandgrube bei Zusmarshausen (Landkreis Augsburg, Bayern) wurde eine fossile Säugerfauna geborgen. Anhand der spärlichen Reste konnten einige wenige Klein- und Großsäuger nachgewiesen werden. Besonders erwähnenswert ist der Fund eines gut erhaltenen Molaren des „Bärenhundes“ der Gattung *Amphicyon*.

Nachfolgend wird kurz auf die Geologie der Fundstelle Zusmarshausen sowie auf die Systematik hinsichtlich der Gattung *Amphicyon* eingegangen. Zudem wird die Gesamtf fauna von Zusmarshausen aufgelistet und biostratigraphisch ausgewertet.

Material und Fundumstände

Im Jahr 2013 wurde der Autor erstmals auf eine relativ neu angelegte Sandgrube bei Zusmarshausen aufmerksam. Eine Begehung erbrachte erste Fossilien, nämlich Molluskenreste und Knochenfragmente. Daraufhin wurden größere Sedimentmengen geborgen, geschlämmt und ausgelesen. Die Ausbeute war jedoch so gering, dass damals von einer weiteren Probenahme abgesehen wurde. Durch den fortschreitenden Sandabbau in der Grube wurden jedoch neue interessante Bereiche aufgeschlossen. Insbesondere im nördlichen und östlichen Bereich der Grube sind zahlreiche Aufarbeitungslagen angeschnitten worden, die z.T. vollständige Molluskengehäuse und auch, selten, gut erhaltene Säugerreste, u.a. den *Amphicyon*-Molaren, lieferten. Eine erneute Bergung und Durcharbeitung größerer Sedimentmengen erbrachte ein paar wenige bestimmbare Kleinsäugerzähne. Sämtliche geborgenen Fossilien werden im Naturmuseum Augsburg aufbewahrt.

Lage und Geologie der Fundstelle

Im westlichen Landkreis Augsburg (Bayern) befindet sich nördlich des Marktes Zusmarshausen eine Grube (siehe Abb. 1), in der von der Straßen- und Tiefbaufirma Georg Kranzfelder GmbH, Zusmarshausen, Sand abgebaut wird. Die Grube liegt am Fuß des NW-Hanges des sog. Antoniberger, einem bewaldeten Hügel unmittelbar nördlich der Autobahn A8. Wegen der geographischen Nähe zum Antoniberg wird der Aufschluß auch als „Sandgrube Antoniberg“ bezeichnet. Einige

ausgebeutete Bereiche der Grube sind inzwischen schon wieder verfüllt worden. In der Grube konnten aus mehreren, etwa gleich hoch gelegenen Aufarbeitungslagen einige fossile Mollusken- und Wirbeltierreste geborgen werden. Die Koordinaten der Lokalität Zusmarshausen (Sandgrube Antoniberg, Grube Fa. Kranzfelder) sind R 43 96 440, H 53 64 920. Der Fundhöhenbereich liegt etwa bei 455 m ü. NN.

In der Fundstelle Zusmarshausen sind vor allem Sande, aber auch Schluffe und sporadisch eingeschaltete, geringmächtige Tonmergellinsen der miozänen Oberen Süßwassermolasse (OSM) aufgeschlossen. Überlagert werden die OSM-Sedimente von quartären Abschwemm-Massen.

Gemäß der von DOPPLER (1989) eingeführten lithostratigraphischen Neugliederung, läßt sich die OSM chronologisch in die Limnische Untere Serie (LUS), Fluviale Untere Serie (FUS), Geröllsands- serie (GSS) und in die oberste und somit jüngste Einheit, die Obere Serie“ (OS), einteilen.

Die in der Sandgrube Antoniberg bei Zusmarshausen aufgeschlossenen OSM-Sedimente können aus lithologischer Sicht der FUS zugeordnet werden. In dem Aufschluss stehen überwiegend Fein- bis Mittelsande an, die oft Schrägschichtung aufweisen. Neben schluffigen Horizonten sind auch bis etwa 50 cm mächtige Aufarbeitungslagen aufgeschlossen, die eingelagerte Tonmergelgerölle und -fetzen bis ca. 10 cm sowie Molluskenreste und selten Wirbeltierfossilien führen (Abb. 2). Es treten sowohl einzelne Schalenreste als auch ganze Gehäuse von Schnecken auf. Die aufgefundenen Knochenreste weisen z.T. starke Abrollung auf. Allerdings sind auch Reste gefunden worden, die nur sehr wenig Abrollung zeigen. In einer



Abbildung 1: Geographische Lage der Fundstelle (R 43 96 440, H 53 64 920).

mit vielen Tonmergelgeröllen versehene Aufarbeitungslage in einem inzwischen verschütteten Bereich in der Nordwand der Grube (siehe Abb. 3) konnten die am besten erhaltenen Fossilien entdeckt werden, u. a. auch der Molar eines *Am-*

phicyon. Von den Wirbeltieren liegen nur einzelne Knochen oder Zähne vor. Als Einzelfund kam ein Unterkieferast eines Wassermoschustieres (*Dorca-therium crassum*) zum Vorschein.



Abbildung 2: Frisch abgeregnete Aufarbeitungslage mit Tonmergelgeröllen und – fetzen sowie Molluskenresten. Wenig unterhalb der Bildmitte ist eine freigespülte Panzerplatte der Riesenschildkröte *Geochelone* sp. ersichtlich.



Abbildung 3: Nordwand der Sandgrube Antoniberg mit Aufarbeitungslagen.



Abbildung 4: Linker oberer erster Molar (sin. M1) von *Amphicyon* cf. *major* von Zusmarshausen, Lkr. Augsburg (Inv.-Nr. NMA 2020-1/2357) – Mesiale, distale und okklusale Ansicht.

Systematik

Ordnung CARNIVORA BOWDICH, 1821
Familie AMPHICYONIDAE TROUESSART, 1885
Unterfamilie AMPHICYONINAE TROUESSART, 1885
Gattung *Amphicyon* LARTET, 1836
Art: *Amphicyon* cf. *major* BLAINVILLE, 1841

Material und Maße:

M1 sin. - Länge 23,9 mm x Breite 32,0 mm

Inventarnummer:

NMA 2020-1/2357

Die nachfolgende Beschreibung der Zahnmorphologie lehnt sich an PEIGNÉ & HEIZMANN (2003) an. Der M1 ist triangulär und besitzt große robuste buccale Höcker. Der Paraconus ist deutlich kräftiger und höher entwickelt als der Metaconus. Der Protoconus ist ebenfalls kräftig, aber deutlich niedriger als der Para- und Metaconus. Während der Paraconulus nur schwach und eher Kammartig ausgebildet ist, ist dagegen der Metaconulus deutlich ausgeprägt. Im disto-lingualen Bereich ist ein starkes linguales Cingulum vorhanden. Auch distal und buccal ist ein Cingulum ersichtlich.

Der dreiwurzelige M1 weist geringfügige Abnutzung auf. Diese ist vor allem an der Usur am Paraconus ersichtlich. Der Erhaltungszustand der Zahnkrone ist sehr gut. Die vordere labiale Wurzel scheint schon vor der Einbettung abgebrochen zu sein. Die hintere labiale Wurzel ist bei der Bergung abgebrochen und wurde wieder angeklebt. Abrollungsspuren sind an dem M1 kaum vorhanden.

Die Gattung *Amphicyon* wird der Familie Amphicyonidae („Bärenhunde“) zugerechnet. Bei den Amphicyonidae handelt es sich um die vielfäl-

tigste ausgestorbene Familie innerhalb der caniformen (hundartigen) Raubtiere. Die Amphicyonidae sind im Mittleren Eozän entstanden (siehe TOMIYA & TSENG 2016) und letztmalig in der obermiozänen Lokalität Kohfidisch (Österreich, MN 11) nachgewiesen (DE BEAUMONT 1984). Fossilfunde belegen eine geografische Verbreitung in Afrika, Europa, Asien und Nordamerika. Die Ernährungsweise der Amphicyonidae ist breit gefächert: Neben omnivoren (allesfressenden) Formen mit bunodontem Gebiß (z.B. *Pseudarctos*, siehe NAGEL et al. 2009) kommen auch rein carnivore (fleischfressende) Amphicyonidae (z.B. *Agnotherium*, siehe MORALES et al. 2016) vor. Einige Vertreter der Amphicyonidae zählen mit zu den größten bekannten Landraubtieren, die es je gegeben hat. So teilt SORKIN (2006) mit, dass die in Nordamerika entdeckte Art *Amphicyon ingens* eine Körpermasse von 550 kg erreichte. Zum Vergleich: Beim größten rezenten Raubtier, dem Eisbären (*Ursus maritimus*), erreichen die, im Vergleich zu den Weibchen größeren Männchen eine Kopfrumpf-Länge von 2,40 bis 3,00 Metern und ein Gewicht von 350 bis 700 Kilogramm (HEMSTOCK 1999). Die postcraniale Morphologie von *Amphicyon* deutet jedoch auf ein Beutegreifer-Verhalten hin, das eher dem der heutigen Katzen als dem der Bären gleicht (AGUSTI & ANTÓN 2002).

Wie der informelle Name „Bärenhunde“ für die Familie der Amphicyonidae schon andeutet, unterscheidet sich die Morphologie dieser ausgestorbenen Raubtiere von derjenigen aller heute noch lebenden Carnivora. Bei den Amphicyonidae sind Merkmale verschiedener rezenter Raubtiere vereint: Sie besitzen kurze distale Extremitäten-segmente, plantigrade Hinterpfoten und breite Molaren wie die heute lebenden Bären (Ursidae,

Ursinae), eine lange schmale Schnauze und ein mehr oder weniger canoid ausgebildetes Gebiß wie bei heute lebenden Hunden (Canidae, Caninae) sowie einen flexiblen Lendenwirbelbereich und einen langen Schwanz wie die heutigen Katzen (Felidae) (VIRANTA 1996, HUNT 1998, GINSBURG 1999, SORKIN 2006).

Innerhalb der Familie Amphicyonidae ist die Gattung *Amphicyon* am bekanntesten. Von dieser Raubtiergattung sind nicht nur der Schädel und die komplette Bezaahnung, sondern auch das vollständige postcraniale Skelett überliefert. *Amphicyon* ist mit mehreren Arten in Europa, Nordamerika, Afrika und Asien nachgewiesen. In Europa ist *Amphicyon* von der Sägerzone MN 1 bis MN 11 belegt (GINSBURG 1999). Hervorzuheben sind vor allem die Überreste von der MN 6-Lokalität Sansan (Frankreich). Neben zahlreichen Kieferfragmenten (GINSBURG 1961) ist ein nahezu komplettes Skelett der Art *Amphicyon major* von dort beschrieben worden (BERGOUNIOUX & CROUZEL 1973). ARGOT (2010) hat das postcraniale Skelett von *Amphicyon major* untersucht und mit dem eines Braunbären, eines Löwen und eines Wolfes verglichen. ARGOT (2010) kommt zu dem Schluss, dass das Skelett von *Amphicyon major* vor allem morphologische Ähnlichkeiten mit den Bären (Ursidae) und Katzen (Felidae) aufweist, weswegen der Begriff „Bärenlöwe“ geeigneter wäre als die bisherige Bezeichnung „Bärenhund“.

Auch aus Süddeutschland sind einige Fundorte von *Amphicyon* bekannt. Zahlreiche, bisher jedoch noch nicht beschriebene Reste sind in der Spaltenfüllung Rothenstein 1/13 (MN 5, Fränkische Alb) entdeckt worden. RUMMEL (1992: 66) führt zu Rothenstein 1/13 aus, dass die „...Häufung von *Amphicyon*-, *Anchitherium*- und Cervidenresten... auf eine Beziehung Beutetier – Beutegreifer...“ hindeutet. HEIZMANN (1973) beschreibt aus dem Steinheimer Becken (MN 7) mehrere Reste von *Amphicyon steinheimensis*. Auch von Molassefundstellen ist *Amphicyon* belegt, oftmals jedoch nur durch eine geringe Materialmenge. So führen SACH & HEIZMANN (2001) von folgenden Fundstellen der Brackwassermolasse (BWM) Nachweise von *Amphicyon major* bzw. *Amphicyon* cf. *major* an: Eggingen-Mittelhart 3 (MN 4) und Illerkirchberg 1 (MN 4 – MN 5; erstmals erwähnt bei ESER (1850: 151)). Zudem listen SACH & HEIZMANN (2001: 21) in der Faunenliste von Langenau 1 (MN 4b) neben weiteren unbestimmten Amphicyonidae-Resten *Amphicyon giganteus* auf. Von der OSM-Lokalität Heggbach (MN 5) bei Biberach a. d. Riß wurde der Nachweis von *Amphicyon* von PROBST (1888: 68) aufgezeigt. Bei SACH (2016: 23) findet sich dann die Art *Amphicyon major* in

der Faunenliste von Heggbach angeführt. Von der schon im 19. Jahrhundert entdeckten Fundstelle Stätzing (MN 6) bei Augsburg ist *Amphicyon major* ebenfalls belegt (siehe ROGER 1902: 27). Auch in der berühmten OSM-Lokalität Sandelzhausen ist *Amphicyon* cf. *major* vertreten. Das umfangreiche Fossilmaterial von Sandelzhausen (MN 5) ist durch NAGEL et al. (2009) beschrieben worden. Mit dem vorliegenden *Amphicyon*-Zahn von Zusmarshausen ist nun ein weiterer Fossilbeleg dieses imposanten ausgestorbenen Raubtieres für die bayerische OSM erbracht worden.

Diskussion

Eine eindeutige Zuordnung des vorliegenden M1 aus Zusmarshausen zu einer *Amphicyon*-Art ist jedoch mit Schwierigkeiten verbunden. Folgende Arten kommen in Frage: *A. giganteus* SCHINZ, *A. major* BLAINVILLE und *A. steinheimensis* FRAAS. Ein Vergleich der oberen ersten Molaren von *A. steinheimensis* aus Steinheim und dem *Amphicyon* von Zusmarshausen offenbart deutliche morphologische Unterschiede: Der M1 aus Steinheim weist eine geringere Querdehnung und einen geraden Hinterrand auf, weswegen der Zahn einen gleichmäßig dreieckigen Umriss aufweist (vgl. HEIZMANN 1973). Der Zahn von Zusmarshausen hingegen ist deutlich in die Breite gedehnt. Zudem ist der Hinterrand nicht gerade, sondern leicht konkav. Darüber hinaus ist ein Metaconulus deutlich ausgeprägt, was bei *A. steinheimensis* nicht der Fall ist. Beim *Amphicyon* von Zusmarshausen ist das Innencingulum zu einem Hügel erhoben, wohingegen es bei *A. steinheimensis* nur niedrig ausgebildet ist. Aufgrund dieser morphologischen Unterschiede kann eine Zuordnung des M1 von Zusmarshausen zu *A. steinheimensis* ausgeschlossen werden. Auch die Metrik spricht dagegen, da der Zahn von Zusmarshausen deutlich größer ist (siehe Abb. 5).

Die o. a. Zahnmorphologie des M1 von Zusmarshausen lässt auf eine Zuordnung zu *A. major* oder *A. giganteus* schließen. Die oberen Molaren dieser beiden Arten sind in der Morphologie allerdings ähnlich und weisen jeweils eine große Variationsbreite auf (PEIGNE et al. 2006: 368). Zwar wurden von GINSBURG & ANTUNES (1968) auch morphologische Differenzierungskriterien zwischen *A. major* und *A. giganteus* aufgeführt, als das wichtigste Unterscheidungsmerkmal wird jedoch die unterschiedliche Größe angesehen (GINSBURG 1999). Aus Abbildung 5 kann man ersehen, dass die Maße des M1 von Zusmarshausen im Größenbereich von *A. major* aus der Fundstelle Sansan

(Frankreich) und deutlich unter denen von *A. giganteus* liegen. Folglich scheidet eine Zuordnung des Zusmarshausener Zahnes zu *A. giganteus* wohl aus. In diesem Zusammenhang muss aber auf Folgendes hingewiesen werden: GINSBURG & ANTUNES (1968) führen in ihrer Arbeit über *Amphicyon giganteus* von der Lokalität Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loir, Frankreich) u. a. fünf M1 von *A. giganteus* an. Die angegebenen metrischen Werte dieser Zähne liegen innerhalb des Größenbereichs von *A. major* aus Sansan, bei einem Zahn sogar darunter. Möglicherweise ist daher die Differenzierung der beiden Arten anhand der Metrik mit Problemen behaftet, da es eventuell eine größere Überlappung der Größenbereiche gibt. Zu erwähnen ist hierbei auch, dass der Holotypus von *Amphicyon giganteus* ein großer M1 von Avaray ist, der auch den größten je gefundenen Zahn dieser Art repräsentiert. Vorstellbar wäre auch, dass das Fossilmaterial von Baigneaux-en-Beauce ggf. nicht *A. giganteus*, sondern *A. major* zuzurechnen ist. Ohne eine umfassende Neubearbeitung dieses Fossilmaterials lassen sich hierzu wohl keine gesicherten Aussagen treffen. Bei *Amphicyon* ist auch ein deutlich ausgeprägter Sexualdimorphismus hinsichtlich der Körpergröße feststellbar (u.a. GINSBURG & ANTUNES 1968). Ein solcher Sexualdimorphismus müsste sich auch in der Größe der Molaren widerspiegeln und darf daher bei

einer Neubearbeitung nicht außer Acht gelassen werden.

Von der OSM-Lokalität Sandelzhausen sind durch NAGEL et al. (2009) die zahlreich überlieferten Reste von *Amphicyon* beschrieben worden. Die Autoren kommen zu dem Schluß, daß sich *Amphicyon* von Sandelzhausen hinsichtlich der Morphologie von allen anderen zeitgleichen Arten in Europa unterscheidet. So ist laut NAGEL et al. (2009) beim P4 von Sandelzhausen der Protocon nicht so stark isoliert wie bei *A. steinheimensis*. Beim M1 ist der Paracon größer als der Metacon, der Metaconulus ist stärker entwickelt als der Paraconulus und der buccale Rand ist leicht konvex anstatt konkav. Der M3 ist zwei- und nicht einwurzelig wie bei *A. steinheimensis* und den meisten Exemplaren von *A. major*. Eine Abgrenzung des *Amphicyon*-Materials von Sandelzhausen zu *A. giganteus* wird von NAGEL et al. (2009) ebenfalls mit der geringeren Größe erklärt. Laut diesen Autoren kann das Sandelzhausen-Material als Beispiel dafür dienen, wie die Vorläufermorphologie von *A. major* aus Sansan und vielleicht sogar *A. steinheimensis* ausgesehen haben könnte.

Die Morphologie und Metrik des M1 aus Zusmarshausen stimmt weitestgehend mit dem Sandelzhausen-Material überein und wird daher ebenso als *A. cf. major* bestimmt.

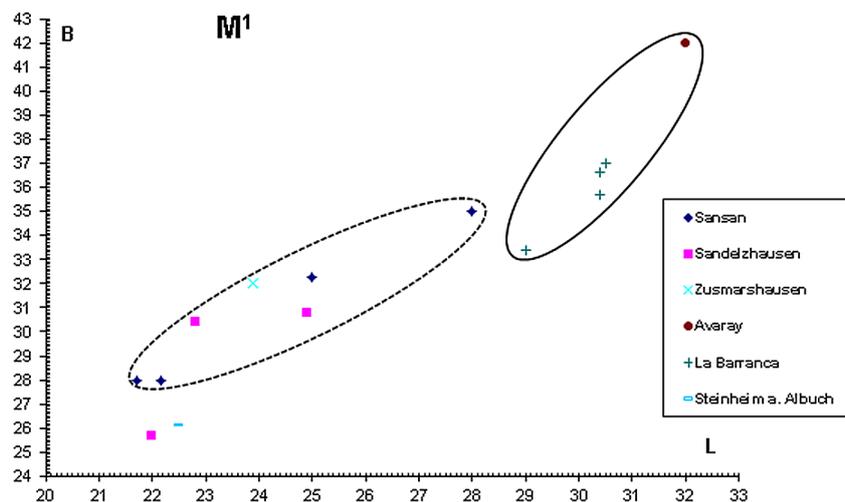


Abbildung 5: Längen-Breiten-Diagramm des M1 von *Amphicyon* aus Zusmarshausen. Zum Vergleich sind die Werte/Streubereiche von *A. giganteus* von der Typlokalität Avaray (Loir-et-Cher, Frankreich) und La Barranca (Zaragoza, Spanien), *A. major* von Sansan (Gers, Frankreich), *A. cf. major* von Sandelzhausen sowie *A. steinheimensis* von Steinheim a. Albuch eingezeichnet (Maße aus GINSBURG & ANTUNES (1968), PEIGNE et al. (2006), PEIGNE (2012), NAGEL et al. (2009), HEIZMANN (1973)).

Biostratigraphische Aspekte

Neben dem M1 des *Amphicyon* wurden in der Lokalität Zusmarshausen noch einige weitere fossile Vertebraten nachgewiesen, u.a. biostratigraphisch relevante Kleinsäuger. Besondere biostratigraphische Bedeutung kommt dabei der aufgefundenen Hamster-Gattung *Megacricetodon* zu. Anhand der ermittelten Evolutionsstufe der vorhandenen *Megacricetodon*-Reste lassen sich Rückschlüsse auf das Alter der Fundstelle ziehen. Die Evolutionsstufe wird vor allem anhand der Größe der ersten unteren Molaren verifiziert. HEISSIG (1997a, b) hat auf dieser Erkenntnis aufbauend sechs neue biostratigraphische Einheiten (OSM A – OSM F) eingeführt. Eine kleine Änderung erfuhr diese Gliederung durch ABDUL AZIZ et al. (2008), welche die Einheiten OSM C und D zusammenfassen. Allerdings handelt es sich bei dieser biostratigraphischen Gliederung um eine Lokalzoonierung, die auf die OSM Süddeutschlands bzw. Bayerns beschränkt ist. PRIETO & RUMMEL (2016) haben diese Lokalzoonierung noch einmal verfeinert, so dass einzelne biostratigraphische Einheiten noch weiter untergliedert werden können.

Um europaweite Vergleiche von jungtertiären Säugerlokalitäten vornehmen zu können, wird die MN-Zonierung nach MEIN (1975) angewendet. Jede einzelne der insgesamt 17 Säugerzonen (MN-Zonen) ist durch die Groß- und Kleinsäugerfauna einer Referenzlokalität definiert. Innerhalb der OSM reichen die Einstufungen der Säugerfaunen laut DOPPLER et al. (2005) vom Karpatium (oberes MN 4b) bis ins tiefere Pannonium (MN 9). Nachfolgend sind die fossilen Faunenelemente der Fundstelle Zusmarshausen („Sandgrube Antoniberg“) aufgelistet.

Faunenliste Zusmarshausen („Sandgrube Antoniberg“):

MOLLUSCA (Weichtiere)

Gastropoda (Schnecken)

Bithynia sp.

Limax sp.

Gastropoda indet.

PISCES (Fische)

Pisces indet.

REPTILIA (Reptilien)

Testudinata (Schildkröten)

Geochelone sp.

Testudinata gen. et spec. indet.

Crocodylia (Krokodile)

Diplocynodon sp.

MAMMALIA (Säugetiere)

Talpidae (Maulwürfe)

Proscapanus sp.

Erinaceidae (Igel)

Galerix sp.

Lagomorpha (Hasenartige)

Prolagus oeningensis (KÖNIG)

Cricetidae (Wühler)

Megacricetodon aff. *bavaricus* FAHLBUSCH

Democricetodon mutilus FAHLBUSCH

Eumyarion sp.

Gliridae (Schlafmäuse)

Gliridae indet.

Sciuridae (Hörnchen)

Heteroxerus aff. *rubricati* CRUSAFONT, VILLATA & TRUYOL

Castoridae (Biber)

Castoridae indet.

Amphicyonidae (Bärenhunde)

Amphicyon cf. *major* BLAINVILLE

Equidae (Pferde)

Anchitherium aurelianense (CUVIER)

Tragulidae (Hirschferkel)

Dorcatherium crassum (LARTET)

Dorcatherium guntianum VON MEYER

Leider sind von der biostratigraphisch wichtigen Hamster-Gattung *Megacricetodon* am Fundort Zusmarshausen nur wenige verwertbare Zähne (m1: 1,73 mm x 1,09 mm, M1: 1,98 mm x 1,28 mm, M1: 2,02 mm x 1,31 mm) zum Vorschein gekommen. Während der m1 im Größenvariationsbereich sowohl von *Megacricetodon bavaricus* aus Langenmosen (vgl. FAHLBUSCH 1964) als auch von der jüngeren Form *Megacricetodon* aff. *bavaricus* aus Puttenhamen (vgl. WU 1982) liegt, weist die Metrik der beiden überlieferten M1 eindeutig auf eine Zuordnung zur größeren Form *Megacricetodon* aff. *bavaricus* hin. Die Fundstelle Zusmarshausen kann durch den Nachweis von *Megacricetodon* aff. *bavaricus* der biostratigraphischen Einheit OSM C + D und der Säugerzone MN 5 zugeordnet werden (siehe Abb. 6). PRIETO & RUMMEL (2016) unterteilen die Einheit OSM C + D in die Untereinheit

Alter Ma	Lithostratigraphie	Säugerzonen	Regionale biostrat. Einheiten	Fundstellen	
15	OSM	MN 5	OSM E	Zusmarshausen Sandelzhausen Schellenfeld 2-4 Puttenhausen Langenmosen	
			OSM C+D		SAN
					SCH
16			OSM B		

Abbildung 6: Stratigraphische Übersicht – Einstufung der Fundstelle Zusmarshausen.

ten OSM C + D-SAN (Referenzlokalität Sandelzhausen) und OSM C + D-SCH (Referenzlokalität Schellenfeld 2-4). Kriterien für die Unterteilung sind die durchschnittliche m1-Größe der Vertreter der „*Megacricetodon bavaricus* Gruppe“ sowie Anwesenheit bzw. Häufigkeit der Hamsterart *Megacricetodon minor*. Aufgrund der geringen Materialmenge lassen sich aus dem Fossilmaterial von Zusmarshausen jedoch hinsichtlich dieser Unterteilungskriterien keine weiteren Aussagen treffen und es ist daher auch keine Zuordnung zu einer der beiden OSM C + D-Untereinheiten möglich.

Danksagung

Für das Auslesen der Kleinsäugerreste von Zusmarshausen möchte ich mich ganz herzlich bei Robert Riederle, Eppishausen, bedanken. Darüber hinaus bin ich auch den beiden Rezensenten für die kritische Durchsicht des Manuskripts sehr zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis

ABUL AZIZ, H., BÖHME, M., ROCHOLL, A., ZWING, A., PRIETO, J., WIJBRANS, J.R., HEISSIG, K. & BACHTADSE, V. (2008): Integrated stratigraphy and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ chronology of the Early to Middle Miocene Upper Freshwater Molasse in eastern Bavaria (Germany). – *International Journal of Earth Science* 97 (1): 115-134, Berlin/Heidelberg (Springer).

AGUSTI & ANTÓN (2002): *Mammoths, Sabertooths and Hominids*. – 313 S., Columbia University Press, New York.

ARGOT, C. (2010): Morphofunctional analysis of the postcranium of *Amphicyon major* (Mammalia, Carnivora, Amphicyonidae) from the Miocene of Sansan (Gers, France) compared to three extant carnivores: *Ursus arctos*, *Panthera leo*, and *Canis lupus*. – *Geodiversitas* 32 (1): 65-106, Paris.

BEAUMONT, G. DE (1984): Des dents d'*Amphicyon* (Mammifère, Carnivore, Ursidé) du Turolien basal de Kohfidisch, Burgenland, Autriche. – *Archives des Sciences de Genève*, 37: 77-83, Genf.

BERGOUNIOUX, F. M. & F. C. CROUZEL (1973): *Amphicyon major* BLAINVILLE du Miocène moyen de Sansan (Gers). – *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, 59(1): 1-52.

BLÜTHGEN, J. (1966): *Allgemeine Klimageographie*. – 1-720, Walter de Gruyter & Co., Berlin.

BÖHME, M., GREGOR, H.J. & HEISSIG, K. (2001): The Ries- and Steinheim meteorite impacts and their effect on environmental conditions in time and space. – In: BUFFETAUT, E. & KOERBEL, C. (Hrsg.): *Geological and biological effects of impact events*. – S.: 215-235, Berlin (Springer).

BÖHME, M. (2003): Miocene Climatic Optimum: evidence from Lower Vertebrates of Central Europe. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195 (3-4): 389-401; Elsevier Science, Amsterdam.

DEHM, R. (1955): Die Säugetierfaunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. – In: ABELE et al. (1955): *Erläuterungen zur Geologischen Übersichtskarte der Süddeutschen Molasse 1:300.000*: 81-88, München.

- DOPPLER, G. (1989): Zur Stratigraphie der nördlichen Vorlandmolasse in Bayerisch-Schwaben. – *Geologica Bavarica* 94: 83-133, München.
- DOPPLER, G., HEISSIG, K. & REICHENBACHER, B. (2005): Die Gliederung des Tertiärs im süddeutschen Molassebecken. – *Newsletter on Stratigraphy*, 41: 359-375, Stuttgart.
- ESER, F. (1850): Notiz über die Fossilien von Oberkirchberg. – *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 5: 151, Stuttgart.
- FAHLBUSCH, V. (1964): Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. – *Abhandlungen der bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, N.F.*, 118: 1-36, München.
- GINSBURG, L. (1961): La Faune des carnivores Miocènes de Sansan. – *Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle, nouvelle série*, 9: 1-190, Paris.
- GINSBURG, L. (1999): Order Carnivora. – In: RÖSSNER, G. E. & HEISSIG, K. (Hrsg.): *The Miocene Land Mammals of Europe*. – 109-148, München.
- GINSBURG, L. & ANTUNES, M.T. (1968): *Amphicyon giganteus, carnassier géant du Miocène*. – *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, 54: 1-32, Paris.
- GREGOR, H.-J. (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands – Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie. – 1-278, Stuttgart (Enke).
- GREGOR, H.-J., HOTTENROTT, M., KNOBLOCH, E. & PLANDEROVA, E. (1989): Neue mega- und mikrofloristische Untersuchungen in der jungtertiären Molasse Bayerns. – *Geologica Bavarica* 94: 281-369, München.
- HANTKE, R. (1954): Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger Fundstelle Schrotzburg (Schienerberg, Süd-Baden). – *Denkschr. schweiz. naturforsch. Ges., Abh.*, 80 (2): 31-118, Zürich.
- HEISSIG, K. (1989): Neue Ergebnisse zur Stratigraphie der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. – *Geologica Bavarica* 94: 239-257, München.
- HEISSIG, K. (1997a): Mammal faunas intermediate between the reference faunas of MN 4 and MN 6 from the Upper Freshwater Molasse of Bavaria. – In: AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S. & MICHAUX, J. (Hrsg.): *Actes du Congrès Biochrom '97*. – *Mémoires et Travaux de l'École pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier* 21: 537-546, Montpellier.
- HEISSIG, K. (1997b): Eine Lokazonierung der Oberen Süßwassermolasse Bayerns und ihre biostratigraphische Korrelation. – Unveröffentlichte Kurzfassung der Vorträge der Molassetagung 1997, 8-9, Laimering.
- HEIZMANN, E. P. J. (1973): Die Carnivoren des Steinhelmer Beckens. B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie Ergänzungen und Nachträge zu den Mustelidae. – *Palaeontographica, Supplement* 8 (5): 1-95, Stuttgart.
- HEMSTOCK, A. (1999): *The Polar Bear*. – 48 S., Capstone Press, Mankato (USA).
- HUNT, R. M., Jr. (1998): Amphicyonidae. – In: JANIS, C.M., SCOTT, K.M. & JACOBS, L. L. (Hrsg.): *Evolution of Tertiary Mammals of North America: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals*: 196-227, Cambridge University Press, Cambridge.
- JUNG, W. (1963): Blatt- und Fruchtreste aus der Oberen Süßwassermolasse von Massenhausen, Kreis Freising (Oberbayern). – *Palaeontographica, B*, 112: 119-166, Stuttgart.
- MEIN, P. (1975): Résultats du groupe de travail des vertébrés: Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. – In: SENES, J. (Hrsg.): *Report on Activity of the R.C.M.N.S. Working Groups (1971-1975)*: 78-81, Bratislava.
- MORALES J., PICKFORD M. & VALENCIANO A. (2016): Systematics of African Amphicyonidae, with descriptions of new material from Napak (Uganda) and Grillental (Namibia). – *Journal of Iberian Geology* 42 (2): 131-150, Madrid.
- NAGEL D., STEFEN C. & MORLO M. (2009): The carnivoran community from the Miocene of Sandelzhhausen (Germany). – *Paläontologische Zeitschrift*, 83: 151-174, Springer Verlag (Berlin-Heidelberg).
- PEIGNE, S. (2012) : Les Carnivora de Sansan; pp. 559-660 in : PEIGNE, S. & SEN, S. (Hrsg.): *Mammifères de Sansan*. – *Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle*, 203, Paris.
- PEIGNE, S. & HEIZMANN, E.P.J. (2003): The Amphicyonidae (Mammalia: Carnivora) from Ulm-Westtangente (MN 2, Early Miocene), Baden-Württemberg, Germany – Systematics and ecomorphology. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B*, 343: 133 S., Stuttgart.
- PEIGNÈ, S., SALESA, M.J., ANTON, M. & MORALES, J. (2006): New data on carnivores from the Middle Miocene (Upper Aragonian, MN 6) of Arroyo del Val area (Villafeliche, Zaragoza Province, Spain). – *Estudios Geológicos*, 62(1): 359-374, Madrid.
- PRIETO, J. & RUMMEL, M. (2016): Some considerations about the small-mammal evolution in South Germany, with emphasis on late Burdigalian-earliest Tortonian (Miocene) cricetid rodents. – *Comptes Rendus Palevol.*, 15 (7): 837-854, Paris.
- PROBST, J. (1888): Beschreibung einiger Lokalitäten in der Molasse von Oberschwaben. – *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 44: 64 – 114, Stuttgart.
- ROGER, O. (1902) : Wirbelthierreste aus dem Obermiozän der bayerisch-schwäbischen Hochebene, IV

- Theil. – Berichte des naturwiss. Vereins für Schwaben, 36 : 1-21, Augsburg.
- RUMMEL, M. (1992): Neue tertiäre fossilführende Spaltenfüllungen der südlichen Frankenalb. – Unveröff. Diplomarbeit (Teil 1), Institut für Paläontologie der Universität Erlangen-Nürnberg, 93 S., Erlangen.
- SACH, V. J. (2016): Fossilienkatalog der Miozän-Molasse in Südwestdeutschland (Obere Süßwassermolasse, Brackwassermolasse, Obere Meeresmolasse, Untere Süßwassermolasse). – Documenta naturae, SB 70 (2. Auflage, pdf-Version): 1–115, München.
- SACH, V. J. & HEIZMANN, E. P. J. (2001): Stratigraphie und Säugetierfaunen der Brackwassermolasse in der Umgebung von Ulm (Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 310, 95 S., Stuttgart.
- SORKIN, B. (2006): Ecomorphology of the giant bear-dogs *Amphicyon* and *Ischyrocyon*. – Historical Biology 18 (4): 375-388.
- TOMIYA, S. & TSENG, Z. J. (2016) : Whence the bear-dogs? Reappraisal of the Middle to Late Eocene 'Miacis' from Texas, USA, and the origin of *Amphicyonidae* (Mammalia, Carnivora). – Royal Society Open Science 3: 160518. <https://doi.org/10.1098/rsos.160518>
- VIRANTA, S. (1996) : European Miocene *Amphicyonidae*. – Acta Zoologica Fennica, 204: 1–61, Helsinki.
- WU, W. (1982) : Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). – Zitteliana, 9: 37-80, München.