

**Die Nagetierfauna von Heimersheim bei Alzey
(Rheinhessen, Westdeutschland)
aus dem Grenzbereich Mittel-/Oberoligozän
und ihre stratigrafische Stellung**

Von

EKKEHARD BAHLO

Hamburg

Mit 43 Abbildungen und 11 Tabellen

Herausgabe und Vertrieb

Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden, Leberberg 9

Wiesbaden 1975

Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.	71	182 S.	43 Abb.	11 Tab.	Wiesbaden 1975
--------------------------------	----	--------	---------	---------	----------------

IN DIESER REIHE BISHER ERSCHIENEN :

- 1: JOHANNSEN, A.: Die geologischen Grundlagen der Wasserversorgung am Ostrand des Rheinischen Gebirges im Raume von Marburg-Frankenberg-Borken. 1950. 87 S., 8 Abb., 10 Taf., vergriffen.
- 2: SCHÖNHALS, E.: Die Böden Hessens und ihre Nutzung. Mit einer bodenkundlichen Übersichtskarte 1:300000. 1954. 288 S., 25 Abb., 60 Tab., 15 Taf., vergriffen.
- 3: KUBELLA, K.: Zum tektonischen Werdegang des südlichen Taunus. 1951. 81 S., 14 Abb., 2 Taf., DM 5,-.
- 4: GÖRGES, J.: Die Lamellibranchiaten und Gastropoden des oberoligozänen Meeressandes von Kassel. 1952. 134 S., 3 Taf., DM 7,50.
- 5: SOLLE, G.: Die Spiriferen der Gruppe *arduennensis-intermedius* im Rheinischen Devon. 1953. 156 S., 45 Abb., 7 Tab., 18 Taf., DM 20,-.
- 6: SIMON, K.: Schrittweises Kernern und Messen bodenphysikalischer Kennwerte des ungestörten Untergrundes. 1953. 63 S., 19 Abb., 3 Taf., DM 7,-.
- 7: KEGEL, W.: Das Paläozoikum der Lindener Mark bei Gießen. 1953. 55 S., 3 Abb., 3 Taf., DM 6,-.
- 8: MATTHES, S.: Die Para-Gneise im mittleren kristallinen Vor-Spessart und ihre Metamorphose. 1954. 86 S., 36 Abb., 8 Tab., DM 12,50.
- 9: RABIEN, A.: Zur Taxonomie und Chronologie der Oberdevonischen Ostracoden. 1954. 268 S., 7 Abb., 4 Tab., 5 Taf., DM 17,-.
- 10: SCHUBART, W.: Zur Stratigraphie, Tektonik und den Lagerstätten der Witzenhäuser Grauwacke. 1955. 67 S., 8 Abb., 4 Taf., DM 8,-.
- 11: STREMMER, H. E.: Bodenentstehung und Mineralbildung im Neckarschwemmland der Rheinebene. 1955. 79 S., 35 Abb., 28 Tab., 3 Taf., DM 7,-.
- 12: v. STETTEN, O.: Vergleichende bodenkundliche und pflanzensoziologische Untersuchungen von Grünlandflächen im Hohen Vogelsberg (Hessen). 1955. 67 S., 4 Abb., 2 Tab., 1 Taf., DM 5,50.
- 13: SCHENK, E.: Die Mechanik der periglazialen Strukturböden. 1955. 92 S., 21 Abb., 13 Tab., 10 Taf., DM 12,-.
- 14: ENGELS, B.: Zur Tektonik und Stratigraphie des Unterdevons zwischen Loreley und Lorchhausen am Rhein (Rheinisches Schiefergebirge). 1955. 96 S., 31 Abb., 2 Tab., 15 Diagr., 5 Taf., DM 12,60.
- 15: WIEGEL, E.: Sedimentation und Tektonik im Westteil der Galgenberg-Mulde (Rheinisches Schiefergebirge, Dill-Mulde). 1956. 156 S., 41 Abb., 7 Tab., 7 Taf., DM 18,60.
- 16: RABIEN, A.: Zur Stratigraphie und Fazies des Ober-Devons in der Waldecker Hauptmulde. 1956. 83 S., 2 Abb., 2 Tab., 3 Taf., DM 7,-.
- 17: SOLLE, G.: Die Watt-Fauna der unteren Klerfer Schichten von Greimerath (Unterdevon, Südost-Eifel). Zugleich ein Beitrag zur unterdevonischen Mollusken-Fauna. 1956. 47 S., 7 Abb., 6 Taf., DM 5,-.
- 18: BEDERKE, E., u. a.: Beiträge zur Geologie des Vorspessarts. 1957. 167 S., 65 Abb., 18 Tab., DM 13,-.
- 19: BISCHOFF, G.: Die Conodonten-Stratigraphie des rheno-herzynischen Unterkarbons mit Berücksichtigung der *Wocklumeria*-Stufe und der Devon/Karbon-Grenze. 1957. 64 S., 1 Abb., 2 Tab., 6 Taf., DM 8,-.
- 20: PILGER, A. & SCHMIDT, Wo.: Die Mullion-Strukturen in der Nord-Eifel. 1957. 53 S., 42 Abb., 1 Tab., 8 Taf., DM 9,80.
- 21: LEHMANN, W. M.: Die Asterozoen in den Dachschiefern des rheinischen Unterdevons. 1957. 160 S., 31 Abb., 55 Taf., DM 30,-.
- 22: BISCHOFF, G. & ZIEGLER, W.: Die Conodontenchronologie des Mitteldevons und des tiefsten Oberdevons. 1957. 136 S., 16 Abb., 5 Tab., 21 Taf., DM 20,-.
- 23: ZÖBELEIN, H. K.: Kritische Bemerkungen zur Stratigraphie der Subalpinen Molasse Oberbayerns. 1957. 91 S., 2 Abb., DM 8,-.
- 24: GUNZERT, G.: Die einheitliche Gliederung des deutschen Buntsandsteins in der südlichen Beckenfazies. 1958. 61 S., 14 Abb., 7 Tab., DM 14,-.
- 25: PAULY, E.: Das Devon der südwestlichen Lahnmulde und ihrer Randgebiete. 1958. 138 S., 41 Abb., 6 Taf., DM 20,-.
- 26: SPERLING, H.: Geologische Neuaufnahme des östlichen Teiles des Blattes Schaumburg. 1958. 72 S., 14 Abb., 5 Tab., 10 Taf., DM 10,-.
- 27: JUX, U. & PFLUG, H. D.: Alter und Entstehung der Triasablagerungen und ihrer Erzvorkommen am Rheinischen Schiefergebirge, neue Wirbeltierreste und das Chirotheriumproblem. 1958. 50 S., 11 Abb., 3 Taf., DM 5,60.
- 28: SCHMIDT, H.: Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung. 1959. 137 S., 57 Abb., 9 Taf., DM 15,-.

Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung

Herausgegeben vom
Hessischen Landesamt für Bodenforschung

Heft 71

**Die Nagetierfauna von Heimersheim bei Alzey
(Rheinhessen, Westdeutschland)
aus dem Grenzbereich Mittel-/Oberoligozän
und ihre stratigrafische Stellung**

Von

EKKEHARD BAHLO

Hamburg

Mit 43 Abbildungen und 11 Tabellen

Herausgabe und Vertrieb

Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden, Leberberg 9

Wiesbaden 1975

Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.	71	182 S.	43 Abb.	11 Tab.	Wiesbaden 1975
--------------------------------	----	--------	---------	---------	----------------

Mit der Schriftleitung beauftragt:

Regierungsdirektor Dr. ARNOLD RABIEN, ALBERT KARSCHNY
Hessisches Landesamt für Bodenforschung
62 Wiesbaden, Leberberg 9

Kurzfassung: Aus der 1951 entdeckten Wirbeltierfauna von Heimersheim werden die Nagetiere beschrieben. Es handelt sich um Vertreter der Theridomyiden, Cricetiden, Gliriden und Sciuriden: *Taeniodus hexalophodus* BAHLO, *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n.sp., *Paracricetodon walgeri* BAHLO, *Eucricetodon moguntiacus* n.sp., *Eucricetodon atavus* (MISONNE), *?Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY, *Gliravus tenuis* n.sp., *Oligodyromys planus* n.g., n.sp., *Glirudinus* cf. *praemurinus* (FREUDENBERG), „*Sciurus*“ sp. Neben der vergleichend-morphologischen Untersuchung wird die biostratigraphische Stellung und Bedeutung diskutiert, die Heimersheim durch seine Nagerfauna erhält. Darüber hinaus wird versucht, eine Antwort auf paläoökologische und biostratonomische Fragen zu geben.

Abstract: From the vertebrate-fauna of the Heimersheim locality, which was discovered in 1951, the rodents are treated in this paper. These are representatives of the Theridomyids, Cricetids, Glirids and Sciurids: *Taeniodus hexalophodus* BAHLO, *Eucricetodon moguntiacus* n.sp., *Eucricetodon atavus* (MISONNE), *?Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY, *Gliravus tenuis* n.sp., *Oligodyromys planus* n.g., n.sp., *Glirudinus* cf. *praemurinus* (FREUDENBERG), „*Sciurus*“ sp. Besides comparative morphological studies, the biostratigraphical position and its significance of the Heimersheim locality are discussed. Paleocological and biostratonomical questions are tried to be answered.

Sommaire: Parmi la faune des vertébrés de Heimersheim découverte au 1951, les rongeurs sont décrits. Il s'agit de représentants de Théridomyidés, de Cricétidés, de Gliridés et de Sciuridés: *Taeniodus hexalophodus* BAHLO, *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n.sp., *Paracricetodon walgeri* BAHLO, *Eucricetodon moguntiacus* n.sp., *Eucricetodon atavus* (MISONNE), *?Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY, *Gliravus tenuis* n.sp., *Oligodyromys planus* n.g., n.sp., *Glirudinus* cf. *praemurinus* (FREUDENBERG), „*Sciurus*“ sp. A côté de l'examen comparatif et morphologique, on discute la position biostratigraphique et l'importance accordée à Heimersheim de part sa faune de rongeurs. De plus on a essayé de donner une réponse aux questions paléocologiques et biostratonomiques.

Inhalt

0. Einleitung	7
0.1. Überblick	7
0.2. Fundgeschichte und Material	8
0.3. Methodisches	10
0.4. Das Alter der Fundschichten	10
0.5. Vorbemerkungen zur Säugerstratigraphie des westeuropäischen Oligozäns	11
1. Systematischer Teil	13
1.1. Die Theridomyiden von Heimersheim	13
1.1.1. Vorbemerkungen zur Theridomyiden-Systematik	13
1.1.2. Vorbemerkungen zum Zahnbau	14
1.1.3. Genus <i>Taeniodus</i> POMEL	18

1.1.3.1. <i>Taeniodus hexalophodus</i> BAHLO	19
1.1.3.1.1. Beschreibung des Materials	20
1.1.3.1.2. Beziehungen und Vergleiche	26
1.1.4. Genus <i>Theridomys</i> JOURDAN	30
1.1.4.1. Subgenus <i>Theridomys</i> JOURDAN	30
1.1.4.2. Subgenus <i>Blainvillimys</i> STEHLIN & SCHAUB	31
1.1.4.2.1. <i>Theridomys</i> (Bl.) <i>heimersheimensis</i> n. sp.	31
1.1.4.2.1.1. Beschreibung des Materials	33
1.1.4.2.1.2. Beziehungen und Vergleiche	38
1.2. Die Cricetiden von Heimersheim	41
1.2.1. Vorbemerkungen zur Cricetiden-Systematik	41
1.2.2. Vorbemerkungen zum Zahnbau	42
1.2.3. Zur Entwicklungsgeschichte des Cricetidengebisses	44
1.2.4. Genus <i>Paracricetodon</i> SCHAUB	45
1.2.4.1. <i>Paracricetodon walgeri</i> BAHLO	46
1.2.4.1.1. Beschreibung des Materials	47
1.2.4.1.2. Beziehungen und Vergleiche	53
1.2.5. Genus <i>Eucricetodon</i> THALER	63
1.2.5.1. <i>Eucricetodon moguntiacus</i> n. sp.	64
1.2.5.1.1. Beschreibung des Materials	66
1.2.5.1.2. Beziehungen und Vergleiche	73
1.2.5.1.3. Bemerkungen zur Evolution des Genus <i>Eucricetodon</i>	83
1.2.5.2. <i>Eucricetodon atavus</i> (MISONNE)	86
1.2.5.2.1. Beschreibung des Materials	88
1.2.5.2.2. Beziehungen und Vergleiche	90
1.2.6. Genus <i>Pseudocricetodon</i> THALER	91
1.2.6.1. <i>?Pseudocricetodon philippi</i> HUGUENEY	93
1.2.6.1.1. Beschreibung des Materials	94
1.2.6.1.2. Beziehungen und Vergleiche	99
1.2.7. Schlußbemerkungen	102
1.3. Die Gliriden von Heimersheim	103
1.3.1. Vorbemerkungen zur Gliriden-Systematik	103
1.3.2. Vorbemerkungen zum Zahnbau	104
1.3.3. Genus <i>Gliravus</i> STEHLIN & SCHAUB	106
1.3.3.1. <i>Gliravus tenuis</i> n. sp.	106
1.3.3.1.1. Beschreibung des Materials	107
1.3.3.1.2. Beziehungen und Vergleiche	113
1.3.4. Genus <i>Oligodyromys</i> n. g.	122
1.3.4.1. <i>Oligodyromys planus</i> n. g., n. sp.	124
1.3.4.1.1. Beschreibung des Materials	125
1.3.4.1.2. Beziehungen und Vergleiche	129
1.3.5. Genus <i>Glirudinus</i> DE BRUIJN	137
1.3.5.1. <i>Glirudinus</i> cf. <i>praemurinus</i> (FREUDENBERG)	139
1.3.5.1.1. Beschreibung des Materials	140
1.3.5.1.2. Beziehungen und Vergleiche	142
1.4. Die Sciuridenreste von Heimersheim	146
1.4.1. „ <i>Sciurus</i> “ sp.	147
1.4.1.1. Beschreibung des Materials	147
1.4.1.2. Vergleiche	149
2. Zur Biostratonomie der Fundstelle Heimersheim	149
2.1. Die Zusammensetzung der Wirbeltiergesamtf fauna	149
2.2. Typus und Genese der Lagerstätte	152
2.3. Paläoökologie	153

3. Die Altersstellung von Heimersheim	155
3.1. Vorbemerkungen	155
3.2. Die Grobgliederung des westeuropäischen Tertiärs nach Säugetieren	155
3.3. Die Säugerniveaus des Mittel- und Oberoligozäns	158
3.4. Die Stellung von Heimersheim innerhalb der biostratigrafischen Abfolge des Mittel- und Oberoligozäns	163
3.5. Heimersheim als neues Säugerniveau	167
4. Zusammenfassung, Summary, Résumé	168
5. Schriftenverzeichnis	172
6. Anhang	175
7. Register	180

0. Einleitung

0.1. Überblick

Einen ersten Bericht über die 1951 entdeckte Kleinsäugerfundstelle Heimersheim veröffentlichte TOBIEN (1954) mit der folgenden vorläufigen Faunenliste:

„*Peratherium*, Insectivoren (Soricide, Erinaceide), *Paracricetodon cadurcensis*, sowie mindestens 4 weitere neue, z. T. sehr kleine *Cricetodon*-Spezies, Archaeomyinen (*Taeniodus curvistriatus*, *Taeniodus* n.sp.cf. *avus*, *Archaeomys* cf. *laurillardi*), Gliriden (*Gliravus majori*, sowie eine zu *Peridymomys* gehörige Spezies), *Sciurus*, kleiner als *Sc.chalaniati*. Die Kleinraubtiere sind durch einen Marder-Artigen (*Plesictis*), die Huftiere durch *Caenotherium* vertreten. Insgesamt sind bis jetzt mindestens 16 Kleinsäugerarten belegt, wobei Cricetodonten und Archaeomyinen nahezu die Hälfte aller Nagerzähne ausmachen. Dazu kommen noch Kieferreste, Wirbel und Hautverknöcherungen von Lacertiliern (*Ophisaurus*), Fischwirbel und Schlundzähne von Cyprinoiden.“

Säugetierpaläontologisch rechnet TOBIEN diese Fauna vor allem aufgrund ihrer Nagetiere einer „etwas jüngeren“ Phase innerhalb des älteren Stampien zu, im Rahmen der marinen Gliederung wurde die Lokalität mit Vorbehalt an die Wende Rupelium/Chattium bzw. in das unterste Chattium gestellt.

Die Frage der Altersstellung von Heimersheim stand erneut zur Diskussion, als in den sechziger Jahren die Schule in Montpellier begann, eine paläontologische Gliederung des westeuropäischen Tertiärs aufzubauen, welche sich hauptsächlich auf die Entwicklung von Nagerfaunen stützte und in einer Folge von biostratigrafischen Zonen bzw. Niveaus ihren Ausdruck fand. In diese Überlegungen wurde die neue Lokalität im Mainzer Becken von THALER (1966, 1969) und VIANEY-LIAUD (1969, 1972a, 1972b) einbezogen. Dabei kam es im einzelnen zu teilweise unterschiedlichen Ergebnissen, die letztlich auf die Unsicherheit über die genaue Zusammensetzung der Heimersheimer Nagerfauna zurückzuführen sind.

Als erstes Arbeitsergebnis wurden durch BAHLO (1972) inzwischen zwei neue Nagerpezies aus Heimersheim bekannt. Wenn es zunächst auch nahegelegen hatte, die Untersuchung des gesamten Kleinsäugermaterials an einem Stück in Angriff zu nehmen, ergab sich bei der Fülle des überlieferten Materials bald die Notwendigkeit

zur Beschränkung auf die Nagetiere als der artenreichsten und am besten belegten Gruppe unter den Fossilien dieser Fundstelle.

Die Bearbeitung fußt ausschließlich auf den sehr zahlreich vorhandenen Gebißresten, und zwar den Backenzähnen. Die Bestimmung der einzelnen Taxa erfolgte auf vergleichend-morphologischer Grundlage unter Berücksichtigung systematischer und phylogenetischer Gesichtspunkte. Folgende Fragen waren über die taxonomisch-systematische Arbeit hinaus abzuklären:

Wie kam es zur Anreicherung der Fossilreste und welche paläoökologischen Verhältnisse haben zur Zeit ihrer Ablagerung geherrscht?

Läßt sich die Nagetierfauna von Heimersheim in die von THALER und anderen Autoren vorgeschlagene säugetier-paläontologische Gliederung des westeuropäischen Tertiärs einhängen und welches biostratigrafische Alter kommt ihr demnach zu?

Kann die Zeitmarke Wende Rupelium/Chattium der marinen Gliederung durch faunistische Vergleiche zwischen Heimersheim und anderen Säugerlokalitäten auf benachbarte Gebiete des westeuropäischen Tertiärs übertragen werden?

Die Untersuchung erfolgte im Rahmen einer Dissertation im Paläontologischen Institut der Universität Mainz. Herzlich zu danken habe ich an dieser Stelle allen, die mir in Mainz bei der Durchführung behilflich waren: Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. H. TOBIEN sowie den Herren Prof. Dr. D. E. BERG, Prof. Dr. J. BOY, Dr. F. MALEC, Dr. F. O. NEUFFER, S. A. OPPERMAN, Prof. Dr. K. ROTHAUSEN, K. SCHUCHMANN und Dr. V. SONNE. Dankbar bin ich darüber hinaus denjenigen Damen und Herren, mit denen ich spezielle Fragen dieser Arbeit und Probleme der Paläontologie tertiärer Nagetiere diskutieren konnte oder die mir ihre Sammlungen zugänglich machten: Dr. A. BOSMA (Utrecht), Dr. M. CASTEL-FEIST (Montpellier), Dr. M. DAWSON (Pittsburgh, Pa.), Dr. B. ENGESSER (Basel), Dr. Ch. L. GAZIN (Washington, D.C.), Prof. Dr. L. GINSBURG (Paris), Dr. J.-L. HARTENBERGER (Montpellier), Dr. R. HEIL (Darmstadt), Dr. M. HUGUENEY (Lyon), Dr. J. HÜRZELER (Basel), Dr. M. MCKENNA (New York, N.Y.), Prof. Dr. R. LAVOCAT (Montpellier), Dr. A. T. SUTCLIFFE (London), Dr. R. H. TEDFORD (New York, N.Y.), Prof. Dr. L. THALER (Montpellier), Dr. M. VIANEY-LIAUD (Montpellier), Dr. S. D. WEBB (Gainesville, Fla.), Prof. Dr. A. E. WOOD (Cape May Court House, N. J.). Danken möchte ich auch Frau K. SCHLINGMANN (Wehr) für die Reinschrift des Manuskripts und stellvertretend für die Ciba-Geigy GmbH Herrn Direktor H.-P. WERNER (Wehr) für die verständnisvolle Haltung, welche mir die Abfassung der Arbeit erleichterte. Erwähnt werden muß schließlich das großzügige Entgegenkommen der Familien KÖHLER und BRAUN (Heimersheim), ohne das die Schurarbeiten in den Weinbergen oberhalb des Ortes nicht möglich gewesen wären. Das Vorhaben wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziell gefördert.

0.2. Fundgeschichte und Material

Die Fundstelle liegt ca. 400 m NW Ortsmitte Heimersheim (Bl.6214 Alzey, R 34 33 990, H 55 14 840, Weinberg KÖHLER) bei Alzey/Rheinessen (Abb.1). Ihre Kenntnis geht auf Herrn Prof. Dr. E. WALGER (Kiel) zurück, der während seiner Kartierungsarbeiten im Jahre 1951 erste Knochen- und Zahnreste aus blaugrauen Mergeln ausschlämmen konnte, die in einem Weganschnitt oberhalb des Dorfes aufgeschlossen waren.

Diese ersten, von Kleinsäugetern stammenden Belege gaben den Anlaß zu Grabungen, welche unter Leitung von Herrn Prof. Dr. H. TOBIEN hauptsächlich in den Jahren

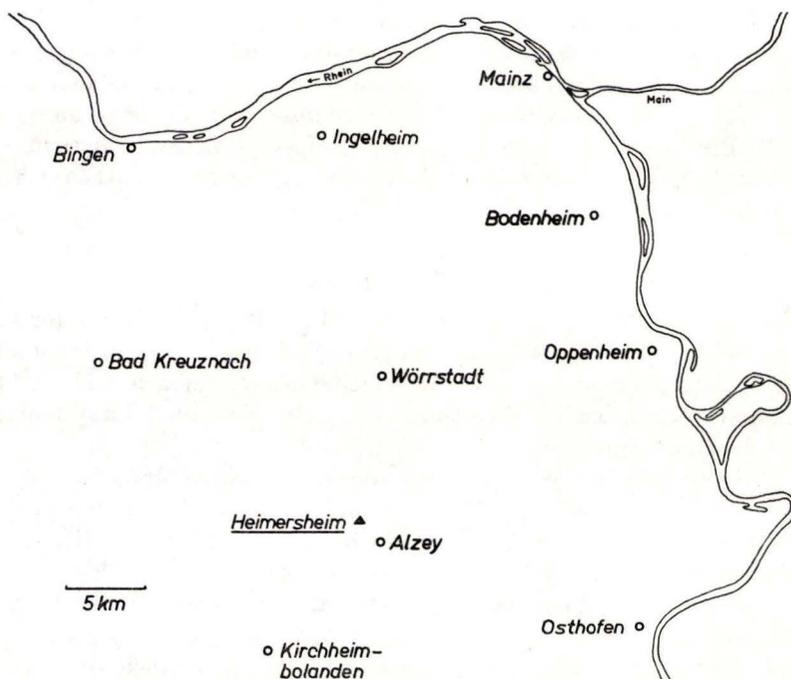


Abb. 1. Lageskizze der Fundstelle Heimersheim.

1951 und 1958 (Weinberg KÖHLER) vom Hessischen Landesmuseum Darmstadt und dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Mainz sowie 1962 (im wenige Meter benachbart liegenden Weinberg BRAUN) von letzterem Institut jeweils in enger Zusammenarbeit mit Herrn Dr. V. SONNE, Geologisches Landesamt Rheinland-Pfalz, Mainz, durchgeführt wurden.

Aus dem nur begrenzt zugänglichen Fundhorizont (Schicht 5 der WALGERSCHEN Profilaufnahme) konnten insgesamt über 30 Zentner Rohmaterial entnommen werden. Während die Arbeiten im Wingert BRAUN praktisch ohne Ergebnis blieben, erbrachte der aus dem Weinberg KÖHLER stammende Rückstand eine reiche, für das Mainzer Becken in diesem Umfang neue Wirbeltierfauna.

Die Bedeutung dieser Fauna wird unterstrichen durch die Tatsache, daß eine Reihe von weiteren Grabungen und Probeentnahmen in vergleichbarem Niveau an anderen Stellen in der Nachbarschaft von Heimersheim allenfalls nur wenige Einzel-funde von Säugetieren zutage förderten, eine besondere Anreicherung von Skelettresten aber in keinem Fall beobachtet werden konnte.

Das gesamte Fundgut besteht aus über 1600 bestimmbaren kompletten oder bruchstückhaften isolierten Zähnen sowie einer großen Zahl von Knochen und Knochenfragmenten. Zusammenhängende Schädelreste fehlen völlig, Unterkieferbruchstücke mit noch im Verband befindlichen Zähnen gehören zu den größten Seltenheiten.

Auffallend ist die gleichmäßig geringe Größe des Materials. Der weitaus größte Teil der Zähne hat Werte im Bereich zwischen 1 und 2 mm, bei der Mehrzahl der Knochen-

reste handelt es sich um wenige Millimeter lange Extremitätenreste kleiner Säugetiere. Nur selten erreichen einige Reste — meist Bruchstücke von Schildkrötenpanzern oder Kieferfragmente kleiner Paarhufer — Abmessungen von max. 20—30 mm Länge.

Das bei den weiter oben erwähnten Grabungen insgesamt geborgene Material wird zu etwa gleichen Teilen in den Sammlungen des Hessischen Landesmuseums Darmstadt und des Paläontologischen Instituts der Universität Mainz aufbewahrt.

0.3. Methodisches

Die Messungen der Zähne erfolgten mit dem WILD-Binokular M 5 unter Verwendung eines Okularmikrometers bei 12- bzw. 25facher Vergrößerung. Auf die für die einzelnen Spezies teilweise unterschiedlich geltenden Meßstellen und -richtungen sowie die im einzelnen hiermit verbundene Problematik wird jeweils im systematischen Teil dieser Arbeit eingegangen.

Bei der überwiegend sehr geringen Größe des untersuchten Materials wird grundsätzlich auf die Wiedergabe von Fotos verzichtet, da hier wichtige morphologische Details vielfach nicht mehr zu erkennen sind. Die notwendigen Illustrationen im Text werden daher ausschließlich durch Zeichnungen gegeben. Diese Abbildungen wurden ebenfalls mit Hilfe des WILD-Binokulars und des dazugehörigen Zeichenansatzes angefertigt.

Alle Zähne sind der besseren Vergleichbarkeit wegen einheitlich als linke Stücke abgebildet, d. h. die Bezeichnung „(invers)“ hinter der Inventarnummer kennzeichnet einen rechten, invers wiedergegebenen Zahn. Die Lingualseite der Maxillarzähne liegt am unteren, diejenige der Mandibularzähne am oberen Bildrand, was die Kauflächenansichten anbetrifft.

Wegen der zwischen den einzelnen Spezies stark schwankenden Gebißgröße mußte ein unterschiedlicher Abbildungsmaßstab gewählt werden. So wurden die Kauflächen- und Profilansichten bei den Theridomyidenzähnen in 15facher Vergrößerung wiedergegeben, während alle übrigen Zähne 25fach vergrößert sind. Eine Ausnahme bilden hierbei lediglich die Seitenansichten der Molaren von *Paracricetodon*, welche 13fach vergrößert abgebildet werden mußten.

Im Text und in den Abbildungen finden sich vor den Inventarnummern der einzelnen Stücke die Abkürzungen PIM (Paläontologisches Institut der Universität Mainz) und HLM (Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Geol.-Paläont. Abteilung) entsprechend ihrem Aufbewahrungsort.

Die Diagramme weisen stets auf der horizontalen Achse die Längen- und auf der vertikalen Achse die Breitenwerte (jeweils in mm) aus.

0.4. Das Alter der Fundschichten

WALGER (1953: 49, 50) stellte an der genannten Wegböschung, welche den KÖHLER-schen Weinberg nach SW begrenzt, vom Liegenden zum Hangenden folgendes Profil fest (die Maße geben die wahren Mächtigkeiten der etwa mit 15° nach W einfallenden Schichten wieder):

- | | | |
|----|----------|--|
| 1 | 0— 2,5 m | Weißer Glimmersand, kalkreich, mit Rostbändern. |
| 2 | | Die obersten 40—70 cm zu Kalksandstein verkittet. |
| 3 | — 4,4 m | Weißer — gelblicher, mergeliger Glimmersand mit graugrünen Schmitzen von sandigem Mergel. Bänderweise Anreicherung von kreidigem Kalk. |
| 4 | — 5,0 m | Grüngrauer Mergel. An der Basis halbfauftgroße Brocken von Kalkmergel in einem Rostband. An der Hangendgrenze kopfgroße Mergelkalkkonkretionen, fossilführend (Landschnecken ?). |
| 5 | — 7,0 m | Blaugrauer Mergel |
| 6 | — 7,5 m | Blaugrauer, grünbraunfleckiger Mergel |
| 7 | —10,0 m | Grüngrauer, rostgebänderter Mergel |
| 8 | —10,3 m | Weißer Glimmersand, kalkarm bis kalkfrei |
| 9 | —11,0 m | Graugrüner Mergel |
| 10 | —14,8 m | Weißer — gelblicher, mergeliger Glimmersand mit Schmitzen von sandigem Mergel. |
| 11 | —15,1 m | Braungrauer Mergel |
| 12 | —15,6 m | Rostgelber Mergel |
| 13 | —16,0 m | Grauer Mergel |
| 14 | —16,7 m | Hellgrauer — hellbrauner sandiger Mergel. |

Die Schichtglieder 1—3 dieser Abfolge rechnet WALGER dem Schleichsand, die Schichtglieder 4—14 ihrer lithologischen Ausbildung wegen dem Cyrenenmergel zu (1953: 50).

Damit gehört die aus Schicht 5 stammende Fauna von Heimersheim (einzelne Wirbeltierreste wurden auch in Schicht 13 festgestellt) lithostratigrafisch dem untersten Cyrenenmergel, sicher jedenfalls dem Übergangsbereich Schleichsand/Cyrenenmergel an. Der im Mainzer Becken zwischen diesen beiden Einheiten liegenden Grenze Rupelium/Chattium — und damit der Grenze Mittel/Oberoligozän — entspricht nach BERGGREN (1972: Fig. 1) ein radiometrisches Datum von 30 Ma.

0.5. Vorbemerkungen zur Säugerstratigrafie des westeuropäischen Oligozäns

Die Untersuchung der Heimersheimer Nagetierfauna macht Vergleiche mit entsprechenden Formen aus diversen anderen Oligozänlokalitäten erforderlich. Zum besseren Verständnis der nachstehenden Ausführungen sei bereits an dieser Stelle eine Übersicht der wichtigsten Fundpunkte und ihrer Position innerhalb der einzelnen biostratigrafischen Niveaus gegeben (Tab. 1).

Diese, im wesentlichen auf die Arbeiten THALERS (1966) zurückgehende Tabelle wurde geändert und/oder ergänzt nach HUGUENEY & KISSLING (1972), SCHMIDT-KITTLER (1971), THALER (1970), TOBIEN (1972) und VIANEY-LIAUD (1972a, b) sowie nach bisher nicht veröffentlichten Unterlagen der Table Ronde Phosphorites du Quercy (1972). Gleichzeitig sind in diese Übersicht die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung eingearbeitet.

Eine Diskussion aller hiermit zusammenhängenden Fragen sowie der teilweise unterschiedlichen Auffassungen der genannten Autoren im Detail wird in Kap. 3 erfolgen.

Tab. 1. Die Säugerniveaus und ihre wichtigsten Nagetierlokalitäten im westeuropäischen Oligozän

	Niveau	Lokalitäten
Oberoligozän	Coderet	Deutschland ?Gaimersheim
		Frankreich La Colombière, St.-Victor-la-Coste, Puy-de-Montdoury, La Milloque, ?La Mine-des-Roys, Thézel
		Schweiz Rickenbach, Küttigen, Gösgen, Rances, La Fabrique, Vufflens, Massongy, Vaux
	Boningen	Frankreich Cournon, Sarèle, Pech-du-Fr.
		Schweiz Boningen, Aarwangen
	Antoingt	Deutschland Ehingen 1, Burgmagerbein 2, Bernloch 1 (B)
Frankreich Antoingt, Aubenas-les-Alpes, Les Matelles, St.-Vincent-de-Barbeyrargues, Perrier		
Schweiz Mümliswyl, Oensingen, Grenchen		
Mittoligozän	Heimersheim	Deutschland Heimersheim
		Frankreich St.-Martin-de-Castillon
	Les Chapelins	Frankreich Les Chapelins, St.-Martin-de-Briatexte, Murs
	Montalban	Deutschland Herrlingen 1, Ehingen 12, Schelkingen 1, Ronheim 1, Grafenmühle 1
		Frankreich La Sauvetat, Mas-de-Got, Mège, Pech-Crabit, Lovagny
Schweiz Balm		
Spanien Montalban, Tarrega		
Unteroigozän	Hoogbutsel	Belgien Hoogbutsel
		Deutschland Veringenstadt, Veringendorf, Hochberg, Mönchsdeggingen 2, Möhren 4, Ehrenstein 1 (B), Tomerdingen
		Frankreich Ronzon, Aubrelong, Ste.-Marthe, Fontaine-de-Vaucluse, Mazan
	Frohnstetten	Deutschland Neustadt, Nordshausen, Bodenheim, Frohnstetten, Bernloch 1 (A), Weißenburg 1, 3, Örlingertal, Unterer Eselsberg
		England Bembridge Marls
		Frankreich Soumailles
La Débruge	Deutschland Ehrenstein 1 (A)	
	England Bembridge Limestone	
	Frankreich Montmartre, La Débruge, Mormont, Rot-Malsch, Mülhausen	
	Schweiz Ober-Gösgen	

1. Systematischer Teil

1.1. Die Theridomyiden von Heimersheim

Unter den mehr als 1000 Zähne umfassenden Nagetier-Gebißresten befinden sich einige hundert Stücke, die sich von allen anderen durch ihre Größe, höhere Kronen, besonders aber eine von queren Buchten und Jochen geprägte plane Kaufläche unterscheiden.

Diese Gruppe von Zähnen (Milchzähne, Prämolaren und Molaren) ist eindeutig nach dem Theridomyidenplan gebaut. Dabei zeigt schon ein erster Blick, daß wir es mit zwei voneinander verschiedenen, im übrigen aber etwa gleichgroßen Formen zu tun haben.

Die eine der beiden Formen ist charakterisiert durch etwas stärker hypsodont erscheinende Zahnkronen, vor allem aber durch parallele, eng aneinandergereihte Schmelzstrukturen — ein allgemein als Taeniodontie bezeichnetes Merkmal — und gehört aufgrund ihres gesamten Gepräges der Gattung *Taeniodus* an. Die zweite Form wirkt weniger hypsodont und weist einen geringeren Grad an Taeniodontie auf. Sie ist dem Genus *Theridomys* zuzuordnen.

1.1.1. Vorbemerkungen zur Theridomyiden-Systematik

Nach THALER (1966: 51) verteilen sich die Theridomyiden (Familie Theridomyidae ALSTON, 1876) — eine auf das europäische Obereozän und Oligozän begrenzte Gruppe etwa rattengroßer Nagetiere — auf folgende drei Unterfamilien:

— Theridomyinae LAVOCAT, 1951

Isoptychus POMEL

Subgenera *Isoptychus* POMEL

Trechomys LARTET

Quercymys THALER

Taeniodus POMEL

Theridomys JOURDAN

Blainvillimys STEHLIN & SCHAUB

Archaeomys LAIZER & PARIEU

— Issiodoromyinae LAVOCAT, 1951

Pseudoltinomys LAVOCAT

Issiodoromys GERVAIS

— Columbomyinae THALER, 1966

Sciurromys SCHLOSSER

Subgenera *Sciurromys* SCHLOSSER

Pseudosciurus STEHLIN & SCHAUB

Columbomys THALER

Dabei wurde der Konzeption der Theridomyinae eine restriktive Definition des Genus *Theridomys* (mit nur einer Spezies) zugrundegelegt, welche eine klare Abgrenzung gegen die Gattungen *Isoptychus* (mit Subgenera im Sinne THALERS) und *Blainvillimys* gestattet. Mit dieser Auffassung stellt sich THALER in Gegensatz zu LAVOCAT (1951) und STEHLIN & SCHAUB (1951). In diesen Arbeiten werden *Theridomys*, *Isoptychus*, *Trechomys* und *Blainvillimys* als Untergattungen eines Genus *Theridomys* s. lat. verstanden. VIANEY-LIAUD, eine Schülerin THALERS, ordnete in einer kürzlich

(1972 b) erschienenen Arbeit wiederum dem Genus *Theridomys* die beiden Untergattungen *Theridomys* und *Blainvillimys* zu, wobei in letztere *Isoptychus* und *Trechomys* einbezogen wurden. Daß jedoch hiermit die Diskussion noch nicht abgeschlossen ist, zeigen weitere unlängst erschienene Arbeiten.

Bei BOSMA & INSOLE (1972) über die Theridomyiden aus dem Obereozän der Isle of Wight wird zwar *Trechomys* als Synonym von *Isoptychus* verstanden, *Isoptychus* aber andererseits als eigenständig beibehalten.

TOBIEN (1972: 19 ff.) beschrieb aus dem Unteroligozän von Neustadt und Nordshausen ein neues Genus *Thalerimys* mit einer Spezies, die wahrscheinlich dem *Isoptychus* der Isle of Wight entspricht. Die Gattung *Thalerimys* wurde provisorisch der Unterfamilie Theridomyinae angeschlossen.

Im übrigen ist nach BOSMA & SCHMIDT-KITTLER (1972) — diese Arbeit beschäftigt sich ebenfalls mit den Theridomyiden der Isle of Wight — den drei bisher bestehenden Unterfamilien eine weitere Unterfamilie Oltinomyinae BOSMA & SCHMIDT-KITTLER, 1972 hinzuzufügen. Diese Gruppe umfaßt die Gattungen *Oltinomys* STEHLIN & SCHAUB, *Remys* THALER, *Pairomys* THALER und *Ectropomys* BOSMA & SCHMIDT-KITTLER.

Mit der vorliegenden Arbeit kann und soll ein Beitrag zu der notwendigen Abklärung der durch die genannten Mitteilungen noch komplexer gewordenen systematischen Situation innerhalb der Familie der Theridomyidae nicht geleistet werden. Wie jedoch später noch gezeigt wird, erweist sich der von VIANEY-LIAUD vorgeschlagene Weg als für unser Material sehr praktikabel, so daß nachstehend der Aufgliederung des Genus *Theridomys* in die Untergattungen *Theridomys* und *Blainvillimys* gefolgt wird.

Was die Stellung der Genera *Taeniodus* und *Archaeomys* betrifft, weicht THALER (1966) ebenfalls von der Auffassung anderer Autoren ab. Bei STEHLIN & SCHAUB (1951) werden beide Gattungen in der Gruppe Archaeomyini zusammengefaßt. LAVOCAT (1951) begründete für *Taeniodus* und *Archaeomys* eine Unterfamilie Archaeomyinae. Hier konnte jedoch THALER (1966: 64, 65) hinreichend belegen, daß eine solche Abtrennung von den Theridomyinae nicht gerechtfertigt ist und die Unterfamilie Archaeomyinae nicht länger aufrechterhalten werden sollte.

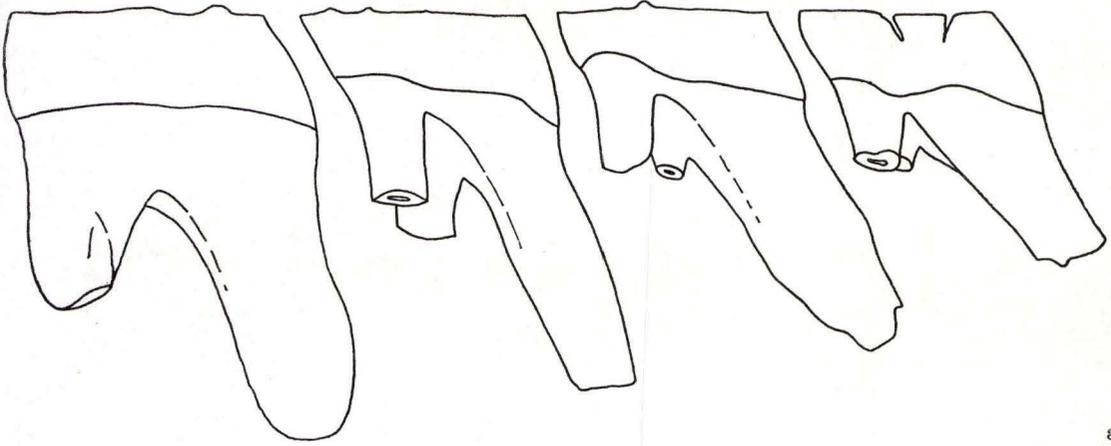
Zusammenfassend ist damit im Hinblick auf die beiden Heimersheimer Formen festzustellen, daß in der vorliegenden Arbeit

- das Genus *Theridomys* im Sinne von VIANEY-LIAUD (1972 b) verstanden und
- das Genus *Taeniodus* den Theridomyinae zugerechnet werden.

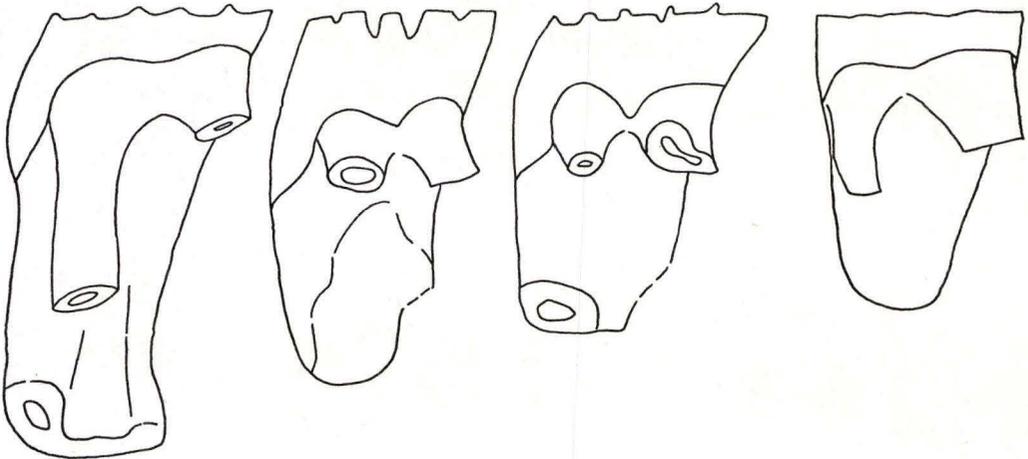
1.1.2. Vorbemerkungen zum Zahnbau

Das Gebiß der beiden Gattungen *Taeniodus* und *Theridomys*, die auch in verschiedenen anderen Fundstellen zusammen angetroffen werden und sich auf einen gemeinsamen eozänen Vorfahren zurückführen lassen, zeigt im wesentlichen noch einen entsprechenden Bauplan. Auf seine wichtigsten Merkmale soll im folgenden kurz eingegangen werden.

Die Gebißformel lautet einheitlich: $D_4^4 P_4^4 M_1^1 M_2^2 M_3^3$.



a



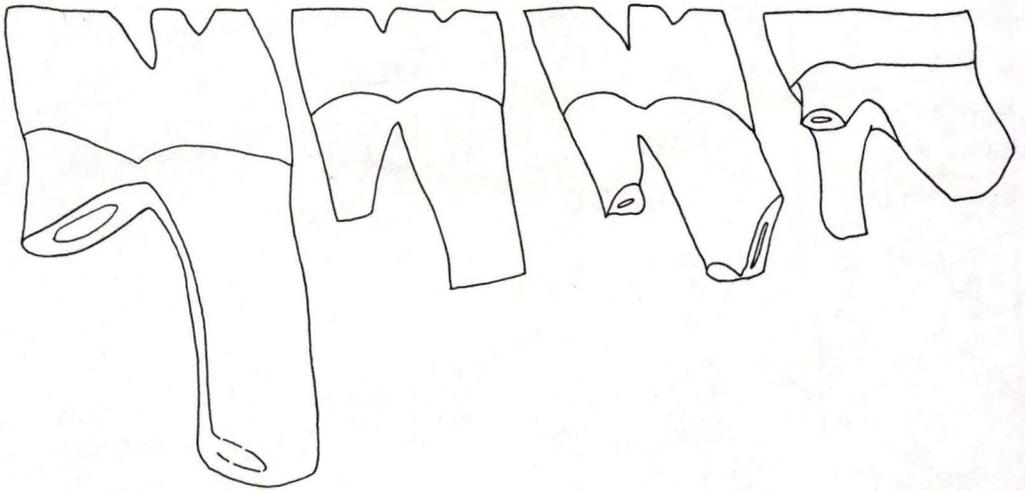
b

Abb. 2. *Taeniodus hexalophodus* BAHLO von Heimersheim. $\times 15$.

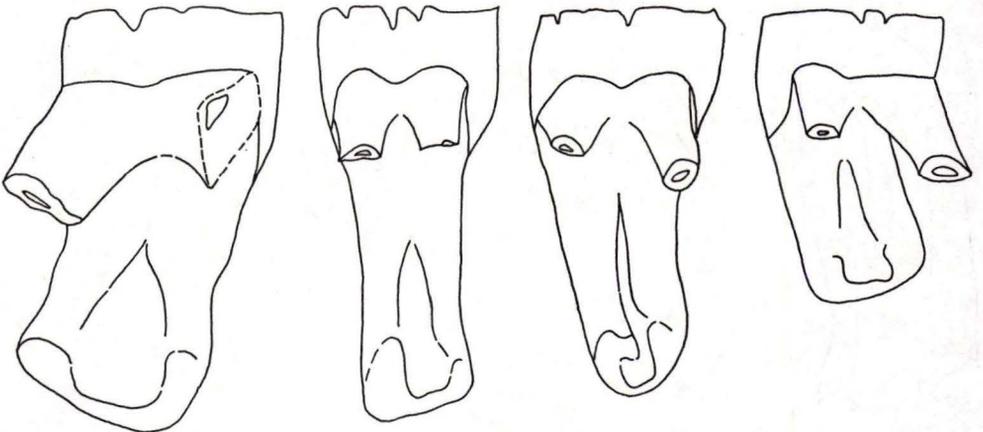
- a) P_4 — M_3 inf. dext. von lingual (zusammengestellt). P_4 : HLM/Hhm. 516 (invers), M_1 : HLM/Hhm. 516 (invers), M_2 : HLM/Hhm. 522, M_3 : HLM/Hhm. 112.
 b) P^4 — M^3 sup. dext. von buccal (zusammengestellt). P^4 : HLM/Hhm. 291 (invers), M^1 (?): HLM/Hhm. 305, M^2 (?): HLM/Hhm. 284, M^3 : HLM/Hhm. 446 (invers).

Alle Oberkieferzähne beider Gattungen sind dreiwurzelig, d. h. einer kräftigen und breiten Innenwurzel stehen zwei schlankere Wurzeln auf der Außenseite der Krone gegenüber. Bei den P^4 ist die vordere Außenwurzel relativ stark und mehr oder weniger nach vorn, bei den M^3 die hintere Außenwurzel nach hinten ausgestellt. Der Zahnschmelz reicht tief an der Außenseite der Innenwurzel hinab (Abb. 2b, 3b).

Dagegen ist die Bewurzelung im Mandibulargebiß beider Genera verschieden. Hier werden nur die Kronen der M_3 gleichermaßen von drei Wurzeln (nämlich einer kräfti-



a



b

Abb. 3. *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n. sp. von Heimersheim. $\times 15$.

- a) P_4 — M_3 inf. dext. von lingual (zusammengestellt). P_4 : PIM/P 89, M_1 (?): PIM/P 91, M_2 (?): PIM/P 92, M_3 : PIM/P 105.
 b) P^4 — M^3 sup. dext. von buccal (zusammengestellt). P^4 : PIM/P 146, M^1 (?): PIM/P 158, M^2 (?): PIM/P 159, M^3 : PIM/P 173 (invers).

gen und breiten hinteren und zwei schlankeren vorderen Wurzeln) getragen. Alle vorderen *Theridomys*-Zähne weisen nur zwei Wurzeln auf, wohingegen bei *Taeniodus* auch noch die M_1 und M_2 dreiwurzelig sind (Abb. 2a, 3a).

Die Kaufläche der unteren *Theridomyiden*molaren und -prämolaren ist durch folgende Elemente gekennzeichnet (Abb. 4): von der Labialseite her schiebt sich zwischen Proto- und Hypocondid schräg nach hinten die Außenbucht oder das Sinusid ein. Dieses Sinusid ist bei *Theridomys* breit und endet meist noch vor der Kronen-

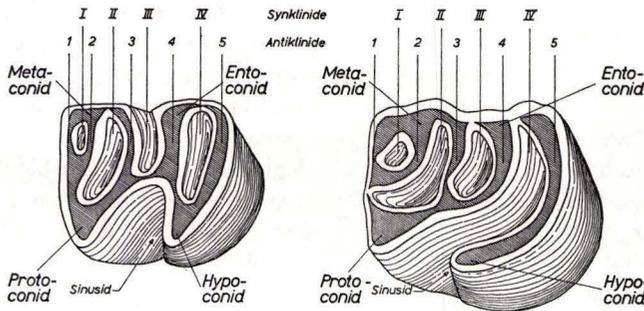


Abb. 4. Bauplan der Mandibularmolaren von *Theridomys* (links) und *Taeniodus* (rechts).
Nach STEHLIN & SCHAUB (1951), THALER (1966) und VIANEY-LIAUD (1969). $\times 15$.

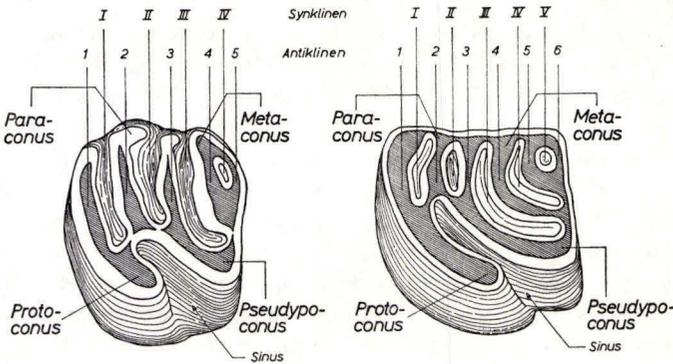


Abb. 5. Bauplan der Maxillarmolaren von *Theridomys* (links) und *Taeniodus* (rechts).
Nach STEHLIN & SCHAUB (1951), THALER (1966) und VIANEY-LIAUD (1969). $\times 15$.

mitte, während es bei *Taeniodus* durch Verschmelzung mit der hintersten Innenbucht bis an die linguale Zahnwand reicht. Weiter linguad liegen vier Innenbuchten, die Synklinide I–IV, von denen die vorderste (I) bei *Theridomys* schon unter geringer Usur hinfällig werden kann. Das hinterste Synklinid (IV) ist, wie schon erwähnt, bei *Taeniodus* stets mit dem Sinusid verschmolzen. Die vier Innenbuchten werden getrennt von fünf Querjochen, den Antikliniden 1–5. Im Gegensatz zu diesen Verhältnissen im permanenten Gebiß weisen die unteren Milchzähne zwei Sinuside — welche bei *Taeniodus* wiederum mit den gegenüberliegenden Innenbuchten verschmolzen sind — und im allgemeinen fünf Synklinide auf (Abb. 8b, 12b).

Analog zu diesem Bild zeigen die permanenten Oberkieferzähne folgenden Kauflächenbau (Abb. 5): auf der Lingualseite liegt zwischen Proto- und Pseudypoconus die schräg nach vorn gerichtete Innenbucht (Sinus). Diese ist wiederum bei den *Theridomys*-Zähnen breiter und kürzer als bei *Taeniodus*. Gegenüber der Innenbucht sind bei *Theridomys* vier Außenbuchten, die Synklinale I–IV, bei *Taeniodus* jedoch bis zu fünf Synklinale ausgebildet. Die hinterste Synklinale (V) fällt jedoch meist rasch der Abkautung anheim. Entsprechend der größeren Sinuslänge bei *Taeniodus*

sind die Synklinalen I und II gegenüber *Theridomys* stark verkürzt. Die Außenbuchten werden von fünf (*Theridomys*) bzw. bis zu sechs (*Taeniodus*) Querjochen, den Antiklinalen 1—5 (6) getrennt. Die oberen Milchzähne zeigen eine Innenbucht — welche bei *Taeniodus* mit der gegenüberliegenden Synklinale verschmolzen ist — und fünf (*Theridomys*) bzw. sechs (*Taeniodus*) Synklinalen (Abb. 8b, 12b).

Über diese zum Verständnis der Terminologie notwendigen Vorbemerkungen hinaus soll auf weitere Einzelheiten zum Zahnbau der Theridomyiden an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden. Die besondere Ausbildung der einzelnen Elemente und ihre morphologische Variabilität werden jeweils im beschreibenden Teil der einzelnen Spezies eingehend behandelt.

Einige Bemerkungen sind jedoch noch zur Vermessung der Gebißreste erforderlich. Allgemein stehen der Bestimmung von Längen- und Breitenwerten einer Zahnkrone im Theridomyidengebiß — und zwar weniger bei frischen als bei usierten Exemplaren — gewisse Schwierigkeiten entgegen.

Diese Schwierigkeiten sind bedingt durch das Verhalten der Zähne im Laufe der Abkautung; sie werden besonders im Maxillargebiß deutlich. Hier wird die Zahnkrone auf der Lingualseite durch die kräftig nachschiebende Innenwurzel allmählich relativ herausgehoben. Dadurch verbreitert sich die Kaufläche nach lingual, der Zahn stellt sich allmählich schräg nach außen und die Labialwand wird teilweise deutlich konkav. Zwangsläufig stellt sich damit die Frage, was unter der Kronenbreite nun tatsächlich zu verstehen sei. Ist es die Vertikale zwischen Innen- und Außenwand (die es praktisch aber nie gibt, da beide Wände nur selten parallel sind)? Ist es eine schräg zum Zahnkörper verlaufende Strecke an der Basis der Krone im Bereich ihrer „größten“ Breite? Oder ist es die durch den Verlauf der basalen Schmelzbegrenzung gegebene Strecke? Diese Fragen gelten entsprechend für die Längendefinition der Unterkieferzähne. Sie werden angesichts der genannten Schwierigkeiten immer eine Quelle für Mißverständnisse und Fehlmessungen bleiben.

Daher und aus Gründen der Vergleichbarkeit mit den umfangreichen Tabellen von VIANEY-LIAUD (1972), wurden alle Maße an der Kaufläche der Theridomyiden-Zähne entnommen. Die Länge der Kaufläche wird dabei definiert als die zwischen den vorderen und hinteren Schmelzwänden liegende Strecke, ihre Breite als die zwischen Protoconus und Außenwand (Oberkieferzähne) bzw. zwischen Hypoconid und Innenwand (Unterkieferzähne) liegende Strecke.

Die maximale Kronenhöhe wurde stets in einem rechten Winkel zur Kaufläche ermittelt (im Oberkiefergebiß auf der Lingual-, im Unterkiefergebiß auf der Labialseite).

1.1.3. Genus *Taeniodus* POMEL

Familie Theridomyidae ALSTON, 1876

Unterfamilie Theridomyinae LAVOCAT, 1951

Gattung *Taeniodus* POMEL, 1853

Der von POMEL gegebenen Beschreibung des Genus *Taeniodus* stellte LAVOCAT (1951: 79) folgende Diagnose gegenüber:

„Trous palatins antérieurs longs, atteignant le milieu de Pm 4. Palais assez court, bord postérieur vers le milieu de M 2. Rangées dentaires parallèles. Molaires supérieures ressemblant à celles de *Theridomys lembronicus*, mais les synclinaux 1, 2, 4 sont plus courts, le sinus interne est plus long, à fente très étroite. Les molaires inférieures se différencient de celles de tout autre Theridomyidae par le fait que le sinus externe qui traverse entièrement la dent dans la dent jeune, et atteint la muraille dans la dent usée, s'est fusionné avec le synclinal 4 et non 3. Il est donc précédé de trois synclinaux étroitement accolés dont 3 est le plus petit.“

Da diese Diagnose im wesentlichen nur auf die Typusspezies zutrifft, schlage ich im Hinblick auf die weiteren Arten die folgende Neufassung vor:

Diagnose: Mittlere Theridomyiden. Vordere Gaumenspalten lang, bis in Höhe der P⁴ reichend. Gaumen ziemlich kurz mit Hinterrand etwa in Höhe der M². Zahnreihen parallel. Zahnkronen mäßig hypsodont mit taeniodontem Schmelzmuster durch parallel aneinandergereihte, schräg verlaufende Schmelzlamellen.

Oberkieferprämolaren und -molaren mit vier bis fünf Synklinalen, Unterkieferprämolaren und -molaren mit vier Synkliniden.

Durch folgende Merkmale im permanenten Gebiß von allen anderen Theridomyiden verschieden: Teilweise Ausbildung einer fünften Synklinale bei den Oberkieferzähnen (hierin zeigt lediglich die Gattung *Thalerimys* TOBIEN und bedingt auch die Gattung *Archaeomys* LAIZER & PARIEU Übereinstimmung)¹, beginnende bis vollständige Verschmelzung von Außenbucht und viertem Synklinid bei den Unterkieferzähnen.

Typusspezies: *T. curvistriatus* POMEL, 1853

Weitere Arten: *T. avus* STEHLIN & SCHAUB, 1951 und *T. hexalophodus* BAHLO, 1972.

Geogr. Verbreitung: Frankreich, Schweiz, Westdeutschland.

Stratigr. Verbreitung: Unteres Mitteloligozän (Niveau von Montalban: La Sauvetat, Balm, ?Quercy), Wende Mittel-/Oberoligozän (Niveau von Heimersheim: Heimersheim, St.-Martin-de-Castillon) ?bis tieferes Oberoligozän (Niveau von Boningen: ?Cournon).

1.1.3.1. *Taeniodus hexalophodus* BAHLO

1954 *Taeniodus curvistriatus* — TOBIEN, Eine stampische Kleinsäugerfauna: 565

1954 *Taeniodus* nov. sp. cf. *avus* — TOBIEN, Eine stampische Kleinsäugerfauna: 565

1954 *Archaeomys* cf. *laurillardii* — TOBIEN, Eine stampische Kleinsäugerfauna: 565

1966 *Archaeomys laurillardii* — THALER, Les Rongeurs fossiles des Bas-Languedoc: 215

1969 *Taeniodus curvistriatus* — THALER, Rongeurs nouveaux de l'Oligocène moyen: 193, Fußnote 3

1972 *Taeniodus hexalophodus* — BAHLO, *Taeniodus hexalophodus* und *Paracricetodon walgeri*: 18ff.

Diagnose (BAHLO 1972: 19): „Etwa gleichgroße Art wie die Typusspezies *T. curvistriatus* mit folgenden Merkmalen: D₄ mit zwei Sinusiden und bis zu sechs Synkliniden. P₄ und M₁₋₃ mit vier Synkliniden und fünf Antikliniden (pentalophodont). D⁴ mit einem Sinus und sechs Synklinalen. P⁴ und M¹⁻³ teilweise hexalophodont mit sechs Antiklinalen (Aufspaltung des hinteren Querjochs) und fünf Synklinalen.“

¹) In einer vorläufigen Mitteilung (BAHLO 1972: 18) ist bei im übrigen gleichlautender Diagnose das Vorkommen einer zusätzlichen Außenbucht auch bei *Thalerimys* und *Archaeomys* noch nicht berücksichtigt.

Holotypus: Rechter, mäßig abgekauter $M^{1/2}$ (HLM/Hhm. 284, Sammlung Hessisches Landesmuseum Darmstadt). Maße (in mm): 1,90/1,75. Abb. 1 (BAHLO 1972: 19) und Abb. 8c der vorliegenden Arbeit.

Typuslokalität: Weinberg KÖHLER, ca. 400 m NW Ortsmitte von Heimersheim (Bl. 6214 Alzey, R 34 33 990, H 55 14 840) bei Alzey (Rheinhausen).

Stratum typicum: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: 24 D_4 , 28 P_4 , 73 $M_{1/2}$, 23 M_3 , 4 Minf. indet. — 28 D^4 , 19 P^4 , 83 $M^{1/2}$, 25 M^3 , 4 Maxillarfragmente mit P^4 , M^1 (1), P^4 (2) und M^2 (1).

Maße (in mm, s. auch Abb. 6, 7):

Typ	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.
D_4	7	2,81	2,95	3,20	1,27	1,35	1,50
P_4	11	2,07	2,32	2,65	1,00	1,28	1,62
$M_{1/2}$	52	1,45	1,81	2,10	1,05	1,52	2,25
M_3	17	1,20	1,61	1,84	1,07	1,27	1,60
D^4	13	2,57	2,72	2,85	1,10	1,33	1,65
P^4	9	1,98	2,13	2,34	1,30	1,61	1,80
$M^{1/2}$	51	1,34	1,67	1,87	1,06	1,51	2,05
M^3	20	1,21	1,52	1,80	1,10	1,34	1,72

Namengebung: hexalophodus (griech.) = Zahn mit sechs Querjochen.

1.1.3.1.1. Beschreibung des Materials

Allgemein sind die Kauflächen des Gebisses von *Taeniodus hexalophodus* durch schmale, schräg verlaufende Buchten und Joche gekennzeichnet. Dabei bilden die Vorderwände (Unterkiefer) bzw. die Hinterwände (Oberkiefer) der Buchten dicke Schmelzwälle, welche der Abkautung stärkeren Widerstand entgegensetzen als die feineren jeweils nach hinten folgenden Schmelzwände. Dies verleiht der Kaufläche im Zuge der Usur allmählich ein deutlich waschbrettartiges Relief, das in dieser Form stärker ausgeprägt ist als bei den Heimersheimer *Theridomys*-Zähnen. Reste einer Zementfüllung sind in den Buchten nahezu aller Zähne zu erkennen.

Für die Kronenhöhe und die Relation Kronenhöhe/Kauflächenlänge wurden folgende Werte (in mm) ermittelt:

Typ	n	K. min.	K. m.	K. max.	K. m./L. m.
D_4	4	0,63	0,74	0,85	0,25
P_4	17	0,50	1,20	2,21	0,51
$M_{1/2}$	59	0,00	1,31	2,25	0,72
M_3	19	0,58	1,06	1,80	0,65
D^4	18	0,67	0,99	1,37	0,36
P^4	14	0,43	1,34	2,00	0,63
$M^{1/2}$	73	0,44	1,61	2,63	0,96
M^3	20	0,49	1,48	2,20	0,97

Diese Maße geben ein Bild von der zwischen Extremwerten liegenden mittleren Kronenhöhe der einzelnen Zahntypen. Sie wären sicherlich noch aussagekräftiger,

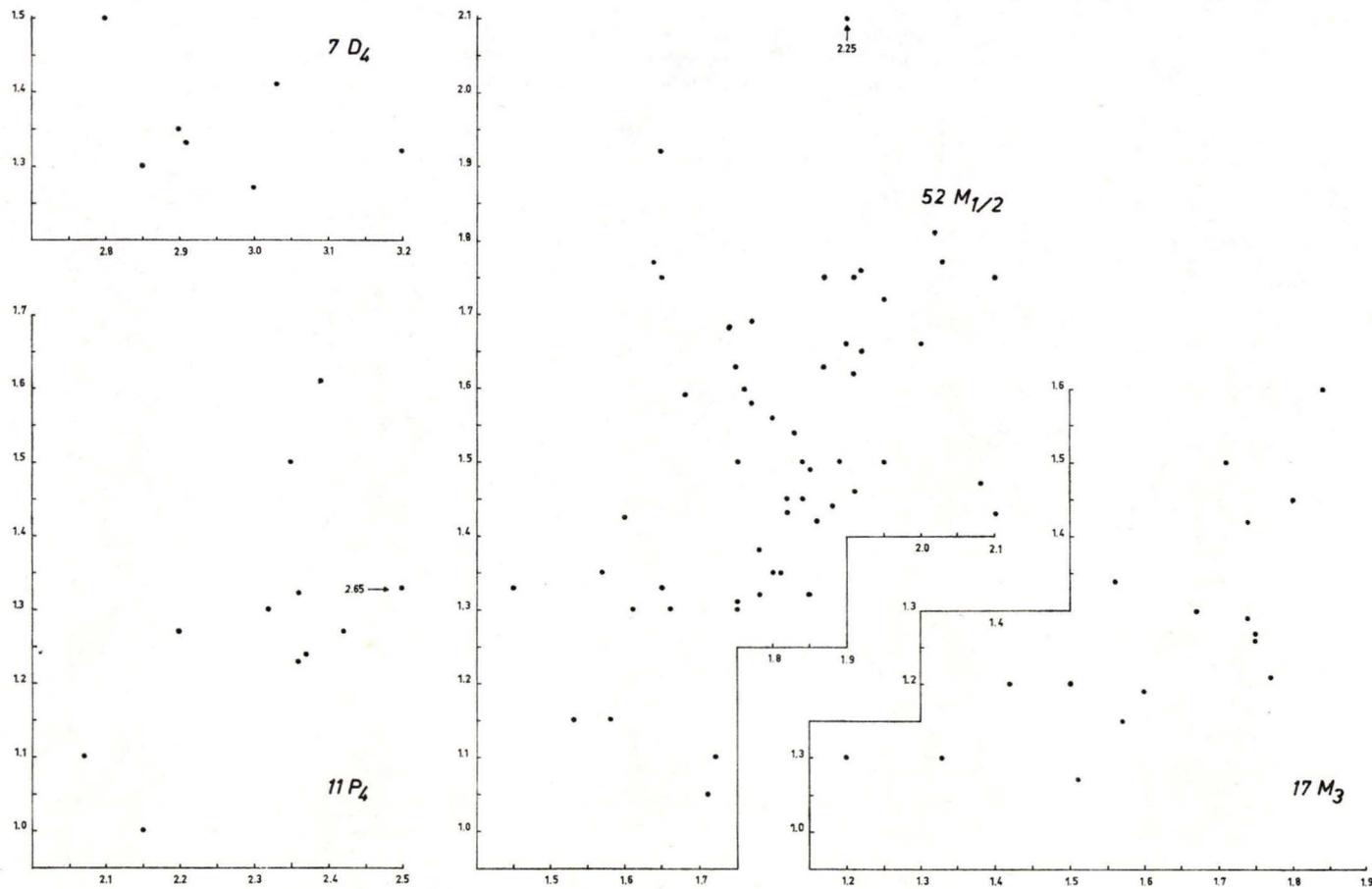


Abb. 6. *Taeniodus hexalophodus* BÄHLO von Heimersheim.
Längen/Breiten-Diagramm der Mandibularzähne.

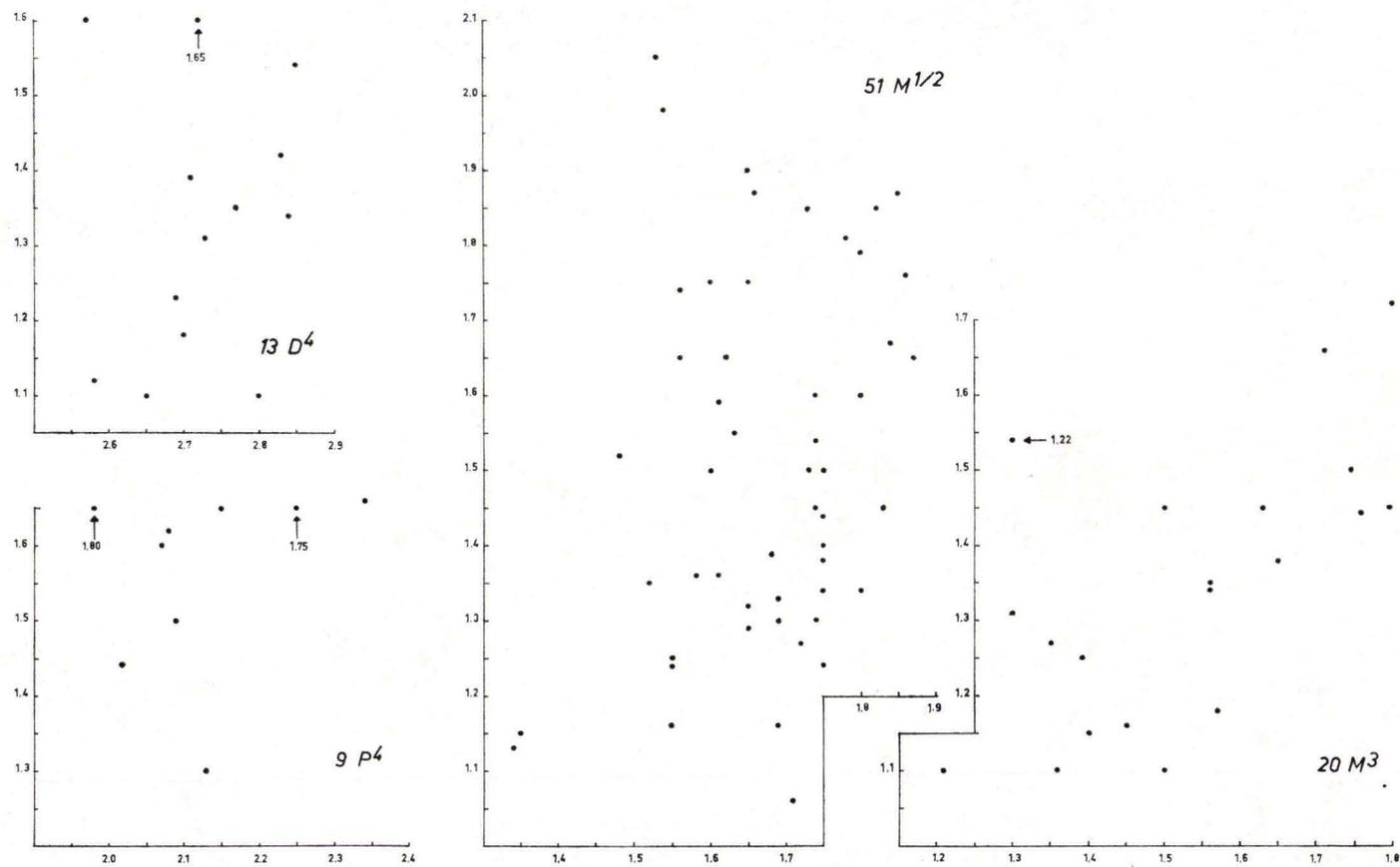


Abb. 7. *Taeniodus hexalophodus* BÄHLO von Heimersheim.
Längen/Breiten-Diagramm der Maxillarzähne.

wenn sie sich bestimmten Abkautstadien zuordnen ließen, wie das bei dem *Theridomys*-Material von Heimersheim der Fall ist. Hier kann eine solche Abstufung allein aufgrund der Kauflächenbildung durch Untersuchung der Relation Dicke der Schmelzwand/freigelegtes Dentin vorgenommen werden. Bei *Taeniodus hexalophodus* ändert sich dagegen im Verlauf der Kauflächenusur nur wenig an dieser Relation.

Nach diesen generellen Bemerkungen sei nun näher auf die Ausbildung der einzelnen Zahntypen und das Verhalten der verschiedenen Kronenelemente eingegangen.

Unterkiefergebiß. — An dem einzigen Verf. vorliegenden frischen Fragment eines Milchzahns (D_4) sind die beiden Außenbuchten mit den gegenüberliegenden Synkliniden III, IV und V — die ihrerseits wieder am lingualen Zahnrand offenliegen — verschmolzen. Die übrigen, stärker usierten D_4 zeigen, daß sich im Laufe der Abkautung zuerst Synklinid IV und später auch Synklinid III durch eine dünne Schmelzbarre wieder aus der Verbindung mit dem vorderen Sinusid lösen. Dagegen bleiben hinteres Sinusid und Synklinid V auch bei senilen Zähnen miteinander verbunden und damit das hinterste Antiklinid von der übrigen Kaufläche getrennt. Die vorderste Innenbucht (Synklinid I) fällt als erste der Abkautung zum Opfer. Eine Besonderheit bildet der in Abb. 8b dargestellte Milchzahn HLM/Hhm. 504 mit einem winzigen sechsten Synklinid inmitten von Antiklinid 6. Eine solche zusätzliche Struktur läßt sich sonst bei keinem anderen D_4 beobachten.

Die Praemolaren (P_4) sind mit einer Außen- und vier Innenbuchten im Kauflächenbild molariform (Abb. 8a, PIM/P10). Bei gegenüber den Molaren insgesamt längerer und schlanker Zahnkrone liegen jedoch die Schmelzstrukturen stärker in der Längsachse. Die Vorderwand der Zähne ist meist durch eine teilweise recht tiefe Furche gekennzeichnet oder zumindest konkav geformt.

Bei frischen P_4 liegen die Synklinide II und III sowie die hintere Bucht an der lingualen Zahnwand offen. Die Synklinide II und III sind in mehreren Fällen miteinander verbunden, wodurch dann Antiklinid 3 zu einem isoliert stehenden Schmelzpfiler reduziert sein kann. Im Zuge der Abkautung geht als erstes Synklinid I als kürzeste und flachste Innenbucht verloren. Synklinid II und die hintere Bucht werden an der lingualen Zahnwand abgedämmt, nur das tiefe Synklinid III bleibt auch bei senilen P_4 meist noch als Einkerbung im Profil sichtbar.

Als isolierte Zähne sind erste und zweite Molaren nicht mit Sicherheit auseinanderzuhalten, weshalb sie zusammenfassend als $M_{1/2}$ beschrieben werden. Sie unterscheiden sich von den Prämolaren durch die Ausbildung von zwei Vorderwurzeln, eine deutlich kürzere und breitere Zahnkrone sowie durch allgemein mehr quergestellte Schmelzstrukturen (Abb. 8a, PIM/P15; PIM/P17). Die Vorderwand der $M_{1/2}$ ist im Gegensatz zu den P_4 mehr oder weniger gerade und wird bei frischen Stücken häufig von der zweiten Innenbucht durchbrochen. Eine Verbindung zwischen den Synkliniden II und III tritt nur noch ausnahmsweise und oberflächlich bei nicht oder wenig usierten Stücken auf. Die Abdämzung der zunächst lingual geöffneten Innenbuchten erfolgt mit zunehmender Usur in der gleichen Reihenfolge wie bei den Prämolaren. Die $M_{1/2}$ weisen von allen Unterkieferzähnen im Durchschnitt die größte Kronenhöhe auf.

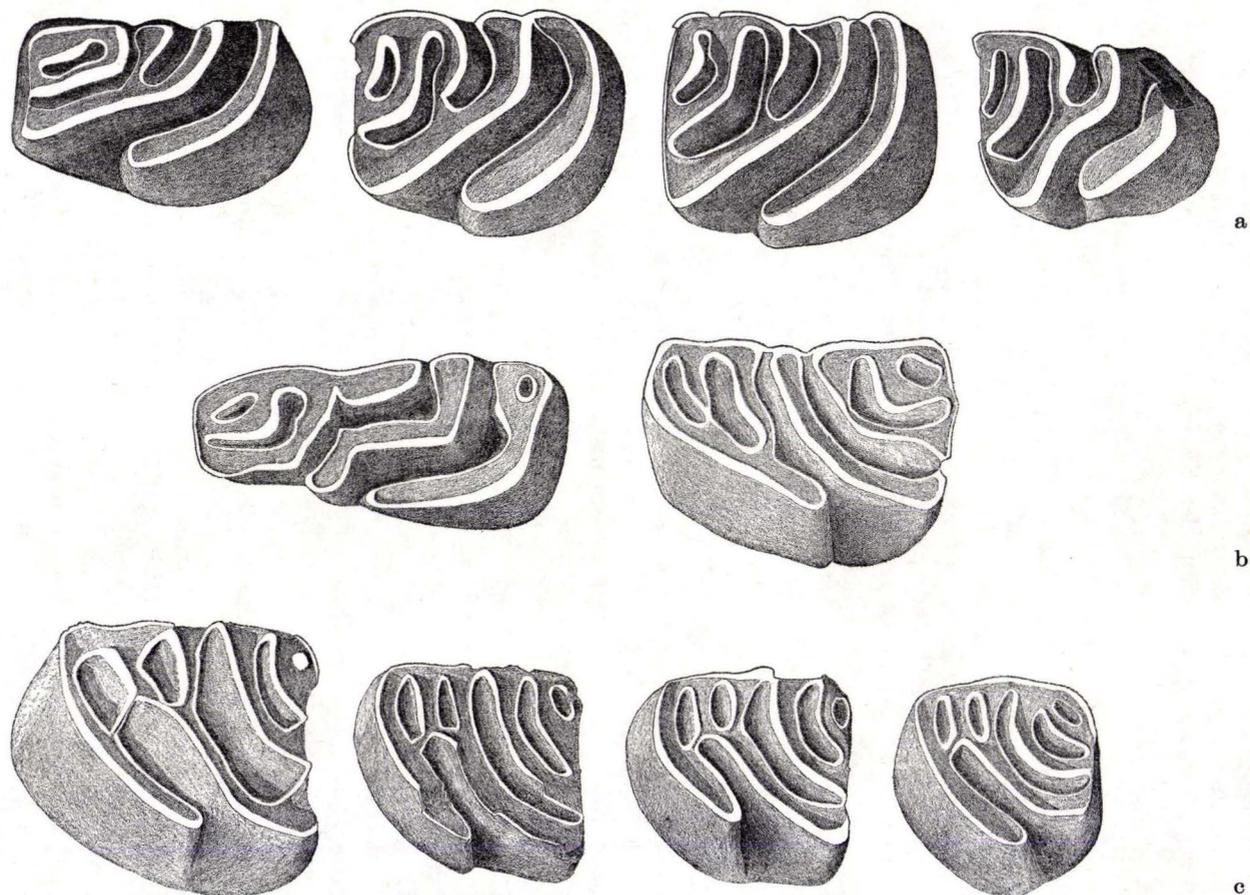


Abb. 8. *Taeniodus hexalophodus* BAHLO von Heimersheim. $\times 15$.

- a) P₄—M₃ inf. sin. (zusammengestellt). P₄: PIM/P 10, M_{1/2}: PIM/P 15, M_{1/2}: PIM/P 17, M₃: PIM/P 6.
 b) D₄ inf. sin.: HLM/Hhm. 504, D₄ sup. sin.: PIM/P 40 (invers).
 c) P⁴—M³ sup. sin. (zusammengestellt). P⁴: PIM/P 47, M^{1/2}: HLM/Hhm. 284 (invers) — Holotypus —, M^{1/2}: PIM/P 69 (invers), M³: HLM/Hhm. 310.

Die hinteren Molaren (M_3) sind kleiner und unterscheiden sich von den $M_{1/2}$ durch eine Breitenreduktion der hinteren Kronenpartie, welche meist von einer stark rückwärtig ausgestellten Wurzel getragen wird (Abb. 8a, PIM/P 6). Die Ausbildung der einzelnen Kauflächenelemente entspricht im übrigen den bei den ersten und zweiten Molaren festgestellten Verhältnissen.

Oberkiefergebiss. — Die Milchzähne (D^4) heben sich deutlich durch ihre größere Länge und vor allem eine die gesamte Kaufläche durchquerende, aus der Verbindung von Sinus und Synklinale III entstandene Bucht von allen anderen Maxillarzähnen ab. Die vorderen beiden Außenbuchten sind in der Mehrzahl der Fälle miteinander vereinigt. Diese Verbindung geht erst später im senilen Usurstadium verloren, wie es bei dem in Abb. 8b dargestellten Zahn PIM/P 40 bereits angedeutet ist. Die kleinste Bucht ist Synklinale VI, welche entsprechend ihrer geringen Tiefe schon bald während der Abkautung verschwindet. In zwei Fällen ist bei tieferer Usur eine Trennung der Synklinale IV in zwei eigenständige Buchten zu beobachten.

Die Prämolaren (P^4) sind allgemein molarenähnlich, haben aber größere und plumper gebaute Zahnkronen. Die erste Außenwurzel ist im Gegensatz zu den vorderen Molaren deutlich nach vorn ausgestellt. Das Kauflächenbild unterscheidet sich darüber hinaus im einzelnen noch durch die allgemein mehr längsgerichteten Schmelzstrukturen, wie dies ja auch bei den Prämolaren des Unterkiefergebisses der Fall ist (Abb. 8c, PIM/P 47). Die Innenbucht ist überwiegend auf die Synklinale I gerichtet und neigt dazu, mit der vordersten Außenbucht eine Verbindung einzugehen. Eine vollkommene Verschmelzung läßt sich jedoch in keinem Fall beobachten. Die beiden vorderen Synkinalen sind im allgemeinen gleichgroß — wenn sich hierin auch bei einzelnen Zähnen Unterschiede ergeben mögen — und deutlich kürzer als Synklinale IV. Die längste unter den Außenbuchten ist Synklinale III. Bei sechs von insgesamt dreizehn vollständig erhaltenen Prämolaren (= rd. 50%) ist noch eine weitere Synklinale V mehr oder weniger deutlich zu erkennen.

Die auch im Oberkiefergebiss nicht auseinanderzuhaltenden isolierten $M^{1/2}$ sind durch die folgenden wichtigsten Merkmale gekennzeichnet: der Sinus ist meist mehr auf die erste als auf die zweite Außenbucht gerichtet. Eine vollkommene Verschmelzung ist jedoch nur in einem Fall bei einem verhältnismäßig frischen Exemplar zu beobachten. Die kleinen Synkinalen I und II sind im übrigen stets etwa gleichgroß und bleiben auch bei stärkerer Usur praktisch immer erhalten. Wie bei den Prämolaren ist auch bei einem Teil der $M^{1/2}$ eine Synklinale V ausgebildet. Dieses Element kommt bei 28 von 60 kompletten Zähnen, also bei rd. 47% des Materials, vor. Es kann als deutlicher kleiner Trichter selbst unter fortschreitender Kauflächenusur noch einige Zeit erhalten bleiben. Dies zeigen die in Abb. 8c dargestellten Molaren HLM/Hhm. 284 und PIM/P 69. Synklinale V jedoch ist noch nicht in allen Fällen fester Bestandteil der Zahnkrone von *Taeniodus hexalophodus*: einigen frischen Stücken fehlt noch jede Spur einer solchen Bucht.

Die hinteren Oberkiefermolaren (M^3) unterscheiden sich von den $M^{1/2}$ lediglich durch etwas geringere Größe und die zusammengedrückte hintere Kronenhälfte. Sie sind darüber hinaus leicht an der — teilweise stark — rückwärts gestellten hinteren Außenwurzel zu erkennen. Eine Synklinale V ist bei wenigstens 20% des Materials zu beobachten (Abb. 8c, HLM/Hhm. 310).

1.1.3.1.2. Beziehungen und Vergleiche

Taeniodus hexalophodus stellt einen im Gebiß mittelgroßen Theridomyinen dar, seine taeniodonten, mäßig hypsodonten Zahnkronen weisen folgende wichtigsten Merkmale auf:

- Im permanenten Unterkiefergebiß Verschmelzung von Sinusid und Synklinid IV. Bei den unteren Milchzähnen Verbindung der beiden Außenbuchten mit den gegenüberliegenden Synkliniden.
- Im permanenten Oberkiefergebiß relativ kurze Synklinale I und II. Dabei kann ausnahmsweise eine Verbindung zwischen Sinus und Synklinale II vorkommen. Auftreten einer akzessorischen Synklinale V bei einem Teil der Zähne. Bei den oberen Milchzähnen Verschmelzung von Sinus und dritter Synklinale.

Diese Merkmale — von der fünften Synklinale, auf die noch gesondert zurückzukommen ist, einmal abgesehen — kennzeichnen ein Stadium einer bestimmten Entwicklung, die sich im Kauflächenbild der verschiedenen Theridomyinengruppen gleichsinnig aber in unterschiedlicher Intensität und heterochron vollzieht. Sie äußert sich in einer allmählichen transversalen Verlängerung der Außenbucht (Unterkiefer) und der Innenbucht (Oberkiefer) zur gegenüberliegenden Zahnwand hin.

Dabei werden im Maxillargebiß die beiden vorderen Synklinale mehr oder weniger gleichmäßig zurückgebildet, wobei sich eine der beiden Buchten — meist Synklinale II — mit dem Sinus verbinden kann. Diese Entwicklung ist bei einzelnen Vertretern der Gattungen *Theridomys* und *Archaeomys* weit fortgeschritten, wenn auch selbst terminale Formen wie *Th. (Blainvillimys) geminatus* THALER und *A. laurillardii* GERVAIS zumindest an frischen Zähnen noch Spuren einer oder beider Synklinale erkennen lassen. Dagegen erscheinen die Synklinale I und II beim Genus *Taeniodus* vergleichsweise nur mäßig verkürzt, wodurch sie stark an die Verhältnisse bei *Th. (Blainvillimys) blainvillei* GERVAIS, einer etwas weniger evoluierten Art der *Theridomys*-Gruppe, erinnern.

Im Mandibulargebiß werden im Zusammenhang mit der transversalen Verlängerung der Außenbucht zwei verschiedene Wege beschritten. Der eine führt bei den Gattungen *Theridomys* und *Archaeomys* über die Reduktion der Synklinide III und IV bis hin zur Verschmelzung von Synklinid III und Sinusid. Während jedoch dieses terminale Stadium in der ersteren Gruppe einzig von *Th. (Blainvillimys) geminatus* erreicht wird, sind beide Elemente bei allen bisher bekannten *Archaeomys*-Spezies miteinander verbunden. Der zweite Weg führt über die Verkürzung des Synklinids IV bis zu seiner Verschmelzung mit der Außenbucht, während gleichzeitig Synklinid III im Vergleich zu anderen, weniger evoluierten Theridomyinen seine Ausdehnung praktisch beibehält. Diese außerordentlich charakteristischen Verhältnisse trifft man allein beim Genus *Taeniodus* an.

Somit ist die Gattung *Taeniodus* gegenüber *Theridomys* einerseits und *Archaeomys* andererseits hinreichend abgegrenzt. Die vorerwähnte strukturelle Ähnlichkeit zwischen den Oberkieferzähnen von *Taeniodus* und einem Vertreter der *Theridomys*-Gruppe beruht auf einer Parallelentwicklung im Verhalten der beiden vorderen Außenbuchten.

Durch die charakteristische Ausbildung des Unterkiefergebisses steht die generische Zugehörigkeit von *T. hexalophodus* außer Zweifel. Bevor nun aber die gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen *Taeniodus*-Spezies untersucht werden, sind noch einige generelle Bemerkungen erforderlich.

Bisher waren zwei Arten, nämlich *T. curvistriatus* und *T. avus* bekannt. Die Typusart *T. curvistriatus* wurde von POMEL 1853 ohne Abbildungen nach Funden von La Sauvetat/Auvergne beschrieben. Erste Abbildungen von entsprechenden Stücken aus Balm/Solothurn — STEHLIN machte diese Reste (in ERNI 1941) unter dem neuen Gattungsnamen „*Pararchaeomys*“ bekannt — und Cournon/Auvergne sowie aus den Phosphoriten des Quercy finden sich bei STEHLIN & SCHAUB (1951, Fig. 106, 107, 109, 415—418). Hiervon wurden im gleichen Jahr durch LAVOCAT (1951: 79) die in Fig. 109 und 417 dargestellten, von Cournon stammenden Ober- und Unterkieferzahnreihen als Typusstücke fixiert.

Nun vertritt jedoch THALER (1966: 75) den Standpunkt, daß *T. curvistriatus* (der Gattungsnamen „*Pararchaeomys*“ wurde von STEHLIN & SCHAUB (1951: 365) wieder aufgegeben) ein auf das Niveau von Montalban begrenzter Nager sei, welcher in dem wesentlich jüngeren Niveau von Cournon nicht mehr vorkomme (dem Niveau von Boningen entsprechen). Bei Fig. 109 handle es sich eher um eine Oberkieferzahnreihe von *Th. (Blainvillimys)* aff. *blainvillei*, wohingegen zwar die Bestimmung der in Fig. 417 dargestellten Unterkieferzahnreihe korrekt, wohl aber ihre Herkunft von Cournon höchst zweifelhaft sei.

Die durch diese Korrekturen hervorgerufene Unsicherheit über das Typusmaterial von *T. curvistriatus* sollte — weiterhin nach THALER — durch Neufestlegung eines Typusstückes, welches POMEL mit Sicherheit in Händen gehabt und seiner Beschreibung zugrundegelegt hat, bereinigt werden. Hierfür würden sich die von THALER (1966, Tab. VI, Fig. A—C) abgebildeten Ober- und Unterkieferzahnreihen der im Museum von Oran aufbewahrten POMELSchen Sammlung aus La Sauvetat anbieten.

Im übrigen wurde mittlerweile durch HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) im Becken von Apt/Vaucluse eine neue Nagerfundstelle St.-Martin-de-Castillon bekannt, in welcher ebenfalls *T. curvistriatus* vorkommt (S. 2423). Wenn auch die Bestimmung aufgrund der „sehr charakteristischen Unterkieferzähne“ nicht völlig ausschließt, daß es sich gleichwohl um *T. hexalophodus* handeln könnte, zeigte diese Mitteilung, daß die Typusspezies nicht auf das Niveau von Montalban beschränkt ist: St.-Martin-de-Castillon rechnet Verf. dem neuen Nagerniveau von Heimersheim zu, welches zwischen den Niveaus von Les Chapelins und Antoingt liegt.

Die zweite Spezies, *T. avus*, wurde lediglich aufgrund von einigen Unterkieferzähnen aus dem Quercy durch STEHLIN & SCHAUB (1951: 253, 254) beschrieben und in Fig. 419 abgebildet. Weitere Funde wurden bisher nicht bekannt.

Am Rande sei hier noch erwähnt, daß LAVOCAT (1951: 81) einige Oberkieferzähne aus den Phosphoriten des Quercy einer weiteren Art *T. robustus* zuordnete, die sich durch ihre größeren Abmessungen und ein moderneres Gepräge von der Typusart unterscheiden sollen. Leider erfolgte diese Mitteilung ohne Abbildungen und ohne nähere Beschreibung, so daß *T. robustus* ein nomen nudum darstellt.

T. avus kann nach Ausbildung seines Gebisses als direkter Vorfahr von *T. curvistriatus* und *T. hexalophodus* angesehen werden. Die bei STEHLIN & SCHAUB dargestellte Zahnreihe ist durch eine noch unvollkommene Verschmelzung von Sinusid und Synklinid IV gekennzeichnet, welche bei den beiden anderen Spezies perfekt ist.

Alle drei Arten sind im Gebiß etwa gleichgroß und haben etwa gleich hohe Kronen. Die Mandibularzähne der Form aus dem Mainzer Becken unterscheiden sich von denjenigen der Typusspezies weder im Grad der Taeniodontie noch im Grad der Verschmelzung zwischen Sinusid und Synklinid IV, so daß sie nicht auseinandergehalten werden können. Das spezifisch trennende Merkmal ist im permanenten Oberkiefergebiß von *T. hexalophodus* das Auftreten einer Synklinale V und der hieraus resultierende hexalophodonte Kronenbau.

Eine solche akzessorische fünfte Außenbucht ist bei den Oberkieferzähnen von Theridomyinen nichts grundsätzlich Neues. So ist diese Struktur bei STEHLIN & SCHAUB (1951: Fig. 115) an einem M^2 von *Archaeomys* sp. und in Fig. 118 an einem P^4 von *Archaeomys laurillardi* deutlich zu erkennen. Allerdings kommt sie nur „mehr oder weniger sporadisch“ (STEHLIN & SCHAUB 1951: 86) vor, während Synklinale V bei *T. hexalophodus* mit einer Häufigkeit von fast 50% aller P^4 — M^3 und von nahezu 100% aller frischen oberen Praemolaren und Molaren ein praktisch konstantes Merkmal bildet. Fünf Außenbuchten kommen schließlich auch bei Oberkieferzähnen von *Thalerimys* vor, worauf schon weiter vorn hingewiesen wurde (vgl. hierzu TOBIEN 1972: 19). Es fällt schwer, die von der Heimersheimer Spezies erworbene Hexalophodontie anders zu deuten als ein fortgeschrittenes Entwicklungsstadium, welches sie gegenüber der Typusspezies hinreichend unterscheidet, wenn auch andere moderne Merkmale wie stärkere Größe, höhere Zahnkronen und ausgeprägtere Taeniodontie fehlen. Bemerkenswert ist jedoch weiterhin die Zementfüllung in den Buchten der Ober- und Unterkieferzähne. *T. hexalophodus* muß nach allem Gesagten eine gegenüber *T. curvistriatus* höher entwickelte Form sein. Welche Konsequenzen ergeben sich hieraus?

Es wurde bereits weiter oben festgestellt, daß *T. curvistriatus* mit Sicherheit lediglich in Fundstellen von La Sauvetat, Balm und des Quercy (STEHLIN & SCHAUB 1951: 82) nachgewiesen ist und daß La Sauvetat und Balm dem Niveau von Montalban zugeordnet werden. Gewiß kann auch für die betreffende Quercy-Lokalität aufgrund der spezifisch eindeutigen Bestimmung von *T. curvistriatus* ein entsprechendes biostratigraphisches Alter angenommen werden.

T. curvistriatus zeigt in allen drei Lokalitäten die gleichen Gebißmerkmale, Hinweise auf unterschiedliche Entwicklungsstadien innerhalb des Niveaus von Montalban sind also nicht gegeben. Nun findet sich aber in STEHLIN & SCHAUB (1951: Fig. 110) die Abbildung einer relativ hochkronigen Maxillarzahnreihe mit D^4 , M^1 und M^2 und diejenige einer Mandibularzahnreihe mit P_4 — M_2 (Fig. 418). Die obere Zahnreihe wurde zu „*Pararchaeomys*“ sp., die untere Zahnreihe zu „*Pararchaeomys*“ (*Taeniodus* cf. *curvistriatus*) gestellt, beide Funde entstammen ebenfalls den Phosphoriten des Quercy. Sie stimmen in ihrer Ausbildung nicht mehr ganz mit dem Kaufflächenbild der Typusspezies überein. Der Sinus reicht bei den oberen Molaren bis zum äußeren Zahnrand, von den Synklinalen I und II fehlt bei dem M^1 jede Spur, bei dem M^2 ist lediglich eine kleine zweite Außensynklinale zu erkennen. An den Mandibularzähnen

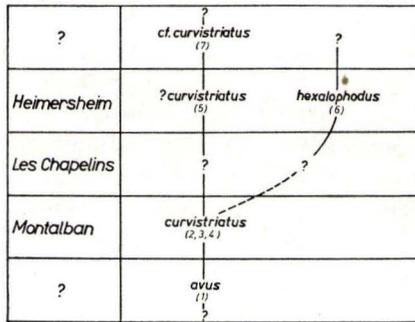


Abb. 9. Die Entwicklung und stratigrafische Verbreitung des Genus *Taeniodus* POMEL. — 1: Quercy, 2: La Sauvetat, 3: Balm, 4: Quercy, 5: St.-Martin-de-Castillon, 6: Heimersheim, 7: Quercy.

fallen die allgemein etwas stärker längsgerichteten Schmelzstrukturen, insbesondere aber eine Verbindung zwischen den Synkliniden II und III auf. Beide Zahnreihen dürften ein fortgeschrittenes *Taeniodus*-Stadium belegen. Es ist anzunehmen, daß es sich um eine aus der Spezies *T. curvistriatus* hervorgegangene Form handelt. Eine Verwandtschaft mit *T. hexalophodus* ist wegen des Fehlens einer akzessorischen Synklinale bei den — verhältnismäßig schwach usierten — Oberkiefermolaren weniger wahrscheinlich.

Nimmt man an, daß dieser evoluierte Nager aus dem Quercy das vorläufige Endglied einer Entwicklungslinie *T. avus* → *T. curvistriatus* → *T. sp.* bildet, so muß *T. hexalophodus* zwangsläufig eine zweite Linie repräsentieren, die sich von der Typuspezies im Niveau von Montalban abgespalten haben könnte. Diese Verhältnisse sind in Abb. 9 veranschaulicht.

In seiner vorläufigen Mitteilung über die Heimersheimer Fauna führte TOBIEN (1954: 565) unter den Theridomyiden „... Archaeomyinen (*Taeniodus curvistriatus*, *Taeniodus* n. sp. cf. *avus*, *Archaeomys* cf. *laurillardii* ...)“ an. Hinsichtlich der Bestimmung von *T. curvistriatus* ist bekannt, daß sich die Mandibularzähne dieser und der neuen Spezies in der Tat nicht auseinanderhalten lassen und erst die teilweise hexalophodont gebauten Zahnkronen des Oberkiefergebisses Verf. zu einer spezifischen Abtrennung des Materials von der Typusart und zur Aufstellung der Spezies *T. hexalophodus* veranlaßten. Allerdings hat auch TOBIEN bei seiner ersten Durchsicht des Fundgutes diese neue akzessorische Synklinale beobachtet, wie seine handschriftlichen Vermerke an entsprechenden Stücken zeigen. Dies gab möglicherweise den Ausschlag zur Mitteilung einer weiteren Form „*T. n. sp. cf. avus*“. Für eine Verwandtschaft mit dieser Art fehlen jedoch alle Hinweise, da es in der Heimersheimer Fauna nicht einen einzigen Unterkieferzahn gibt, bei dem die Verschmelzung zwischen Sinusid und Synklinid IV nicht perfekt wäre. Der Bestimmung von *Archaeomys* cf. *laurillardii* schließlich liegt eine auf Herrn Dr. SCHAUB/Basel zurückgehende Fehlbeurteilung des Stückes HLM/Hhm. 535 zugrunde. Es handelt sich hierbei um einen frischen rechten Oberkiefermolaren, dessen Antiklinale I durch Bruch verlorengegangen ist, so daß nur noch die Synklinalen II—V sowie die entsprechenden Quer-

joche erhalten sind. Wie aus der Beschriftung des Sammlungszettels hervorgeht, ist dieses Fragment unter anderem auch mit dem bei STEHLIN & SCHAUB (1951: 88, Fig. 119A) abgebildeten juvenilen oberen Molaren von *A. laurillardii* verglichen worden. Die nähere Betrachtung der einzelnen Schmelzstrukturen schließt jedoch jede Ähnlichkeit zwischen beiden Stücken mit Sicherheit aus.

Damit bleibt abschließend festzustellen, daß die gesamten taeniodonten Gebißreste aus dem Heimersheimer Theridomyinen-Material einer einzigen Form angehören, die von BAHLO 1972 als *Taeniodus hexalophodus* bekanntgemacht und im vorhergehenden noch einmal ausführlich beschrieben wurde.

1.1.4. Genus *Theridomys* JOURDAN

Familie Theridomyidae ALSTON, 1876

Unterfamilie Theridomyinae LAVOCAT, 1951

Gattung *Theridomys* JOURDAN, 1837

Das Genus *Theridomys* war im Jahre 1837 durch JOURDAN (in: GEOFFROY-St.-HILAIRE & H. D. de BLAINVILLE) ohne Abbildungen aus dem Oligozän von Le Puy und Issoire/Auvergne (Frankreich) beschrieben worden. Wie in den Vorbemerkungen zur Theridomyiden-Systematik schon betont, versteht Verf. unter *Theridomys* eine Gattung im weiteren Sinne mit POMEL (1853), LAVOCAT (1951) sowie STEHLIN & SCHAUB (1951), welche in Übereinstimmung mit VIANEY-LIAUD (1972) die beiden Subgenera *Theridomys* und *Blainvillimys* umfaßt. Dabei werden in das Subgenus *Theridomys* die bisher zu *Isoptychus* und *Trechomys* gestellten Formen einbezogen.

Diagnose (LAVOCAT 1951: 74): „Theridomyinae à trous palatins antérieurs longs, parvenant jusqu'au niveau de Pm 4 ou de M 1, à incisives triangulaires“.

1.1.4.1. Subgenus *Theridomys* JOURDAN

Diagnose (VIANEY-LIAUD 1972: 1008): „Épaisseur de l'émail quasi constante tout autour des circonvolutions de la couronne. — Présence du synclinide I aux molaires inférieures quasi constante à partir de *Theridomys bonduelli* (niveau antérieur à Montalban). — Synclinide I généralement plus profond que chez *Blainvillimys*. — Crâne plus robuste et de plus grande taille que *Blainvillimys*. — Taille des dents plus forte que celle de *Blainvillimys*. — A la mandibule, pointe de l'angle antérieur de la fossette angulaire interne située en arrière de la M₃.“

Typusspezies: *Theridomys lebronicus* BRAVARD (in: GERVAIS 1848—1852)

= *Theridomys dubius* POMEL, 1853

= *Theridomys breviceps* POMEL, 1853

Weitere Arten: Unter Einbeziehung von *Isoptychus* und *Trechomys* ergibt sich für das Subgenus *Theridomys* die folgende Artenliste:

aquatilis AYMARD (in: GERVAIS 1848—1852)

(= *?vassoni* POMEL, 1853)

(= *?jordani* POMEL, 1853)

auberyi POMEL, 1853

(= *?antiquus* POMEL, 1853)

siderolithicus PICTET, 1869
bonduelli LARTET, 1896
major DEPERET, 1906
 (= *crusafonti* THALER, 1969)
euzetensis DEPERET, 1917
quercinus THALER, 1966

Geogr. Verbreitung: Belgien, England, Frankreich, Schweiz, Spanien, Westdeutschland.

Stratigr. Verbreitung: Obereozän bis Mitteloligozän.

1.1.4.2. Subgenus *Blainvillimys* STEHLIN & SCHAUB

Diagnose (VIANEY-LIAUD, 1972: 1009): „Email aminci sur les flancs antérieurs des anticlinides des molaires inférieures et sur les flancs postérieures des anticlinaux des molaires supérieures (amincissement très marqué à partir de *Theridomys (Blainvillimys) helmeri*). — Présence du synclinide I quasi constante à partir de *T. (B.) helmeri* (niveau postérieur à Montalban et antérieur à Antoingt). A partir de ce dernier niveau, le synclinide I n'est plus visible que sur les dents vierges. — A la mandibule, pointe de l'angle antérieur de la fossette angulaire interne située au niveau du milieu ou de l'avant de la M_3 . — Foramen incisivum postérieur au niveau ou au-dessous de la rangée dentaire. — Apophyse coronoidé nettement inclinée vers l'arrière alors qu'elle s'élève à peu près verticalement chez *Theridomys aquatilis* AYMARD ou *T. bonduelli* LARTET.“

Typuspezies: *Theridomys blainvillei* (GERVAIS, 1848—1852)

Weitere Arten: Das Subgenus *Blainvillimys* umfaßt die Spezies

blainvillei GERVAIS, 1848—1852
gregarius SCHLOSSER, 1884
 (= *varians* THALER, 1969)
rotundidens SCHLOSSER, 1884
geminatus THALER, 1966
langei VIANEY-LIAUD, 1972
helmeri VIANEY-LIAUD, 1972
heimersheimensis n. sp.

Geogr. Verbreitung: Frankreich, Schweiz, Spanien, Westdeutschland.

Stratigr. Verbreitung: ?Unter- bis Oberoligozän.

1.1.4.2.1. *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n. sp.

Diagnose: Kleine Spezies der Untergattung *Blainvillimys* mit verhältnismäßig niedrigen und wenig taeniodonten Zahnkronen, die sich durch folgende weiteren Merkmale auszeichnet:

Im permanenten Unterkiefergebiß Schmelzausdünnung an den Vorderflanken der Antiklinide meist gut sichtbar. Sinusid breit, kurz und stumpfwinklig. Synklinid I bei der Mehrzahl der frischen Zähne vorhanden (Gesamthäufigkeit bei M_{1-3} rd. 50%).

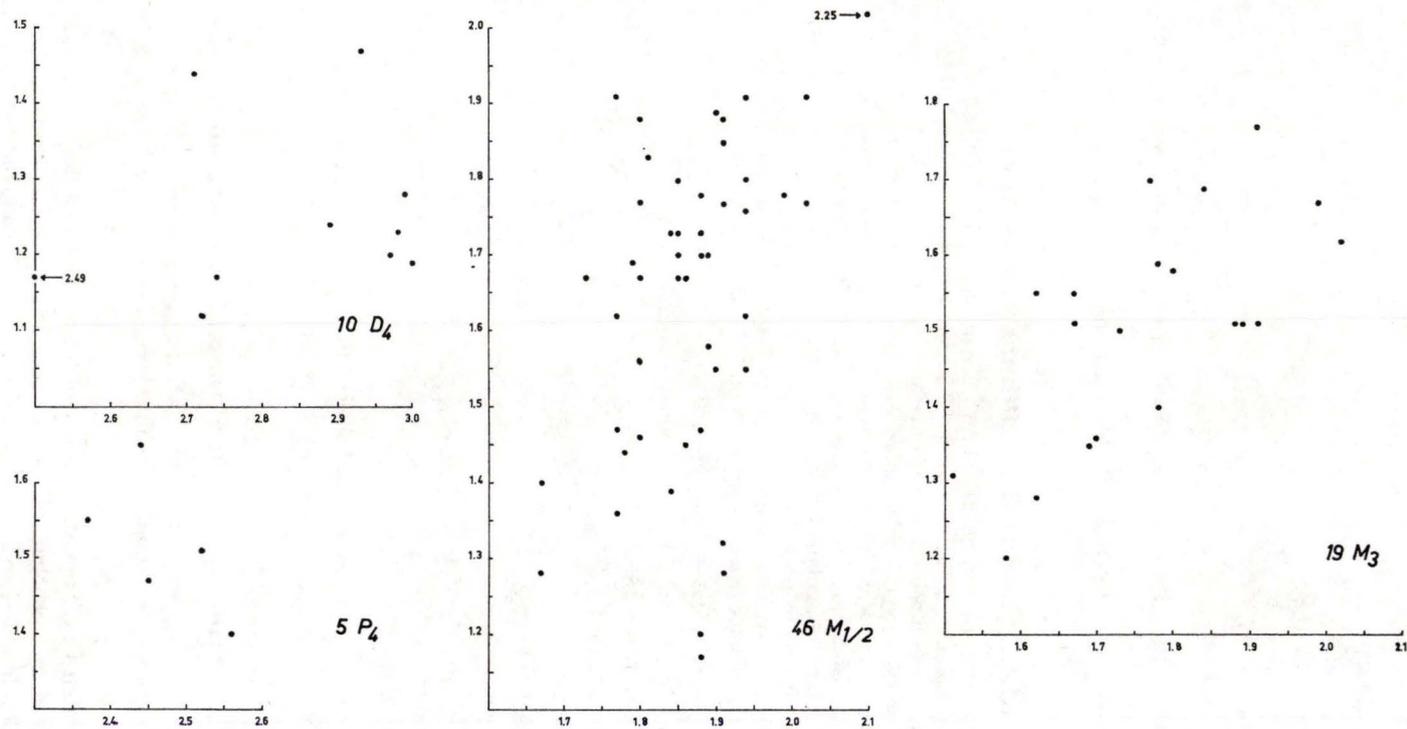


Abb. 10. *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n. sp. von Heimersheim.
Längen/Breiten-Diagramm der Mandibularzähne.

Synklinide II und IV allgemein etwa gleichlang und gleichtief. Synklinid III kürzer und meist tief nach lingual eingeschnitten.

Im permanenten Oberkiefergebiß Schmelzausdünnung an der Hinterflanke der Antiklinalen im allgemeinen erst bei stärkerer Usur deutlich zu erkennen. Synklinale I neigt bei älteren Zähnen zur Aufgliederung in zwei getrennte Buchten. Allgemein etwas länger als Synklinale II. Synklinale III ist die längste der Außenbuchten. Synklinale IV ist noch nicht stabil und recht kurz. Sie wird als erste Außenbucht hin-fällig.

Holotypus: Linker, mäßig abgekauter $M_{1/2}$ (PIM/P 97, Sammlung Paläontologisches Institut der Universität Mainz). Maße (in mm): 1,81/1,70. Abb. 12a.

Typuslokalität: Weinberg KÖHLER, ca. 400 m NW Ortsmitte von Heimersheim (Bl. 6214 Alzey, R 34 33 990, H 55 14 840) bei Alzey (Rheinessen).

Stratum typicum: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: 25 D_4 , 16 P_4 , 58 $M_{1/2}$, 23 M_3 , 1 Minf. indet., 1 Mandibelfragment sin. mit Alv. D_4 (?) u. M_1 . — 20 D_4 , 16 P_4 , 76 $M^{1/2}$, 27 M^3 , 1 Maxillarfragment mit P^4 , 1 Maxillarfragment mit $M^{1/2}$.

Maße: Tab. 2, 3 und Abb. 10, 11.

Namengebung: heimersheimensis — nach der Typuslokalität Heimersheim bei Alzey.

1.1.4.2.1.1. Beschreibung des Materials

Unterkiefergebiß. — Die Kauflächen von stärker abgeschliffenen Milchzähnen (D_4) zeigen deutlich einen aus zwei Außen- und fünf Innenbuchten bestehenden Bau-plan. Dieser Plan tritt jedoch bei frischen Objekten weniger deutlich in Erscheinung und kann im Extremfall durch Aufgliederung in eine Reihe von isoliert stehenden Schmelzpfailern und dünnen Schmelzwänden völlig verwischt sein. Allgemein sind bei den Verf. vorliegenden Zähnen die beiden hinteren Innenbuchten besonders tief, wobei das vorletzte Synklinid meist zuletzt und erst bei sehr tiefer Usur nach lingual abgedämmt wird. Die beiden vorderen Innenbuchten sind bei juvenilen D_4 (Abb. 12b, PIM/P87) miteinander verbunden und lösen sich erst bei stärkerem Abschleiß voneinander, wobei Synklinid I dann rasch hin-fällig wird. Ebenfalls noch lange Zeit bleiben vordere Außen- und dritte Innenbucht zusammenhängend. Eine beide Strukturen voneinander trennende Schmelzbarre wird meist erst bei älteren Zähnen sichtbar.

Die Prämolaren (P_4) unterscheiden sich von den Milchzähnen durch ihr mit vier Innenbuchten und dem Sinusid molarenähnliches Kauflächenmuster sowie durch den allgemein plumperen Kronenbau bei dickeren Schmelzwänden. Das Sinusid bildet eine breite und — durch die fast senkrecht zur Längsachse der Krone stehende Hypoconidvorderflanke — meist stumpfwinklige Bucht, die nur flach in die Kaufläche eingreift. Von den Innenbuchten ist Synklinid II allgemein länger als Synklinid III, aber kürzer als Synklinid IV (dabei ist die dritte Bucht lingual tief in die Zahnwand eingeschnitten und wird auch bei senilen Zähnen nur selten völlig abgedämmt). Synklinid I ist bei der Hälfte der Verf. vorliegenden P_4 als winzige, flache Schmelz-

Tab. 2. *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* n.sp. — Maße der Unterkieferzähne (in mm)

Typ	Alter	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.	K. min.	K. m.	K. max.	K. m. L. m.
D ₄	0	2	2,72	2,86	3,00	1,09	1,10	1,12	1,17	1,20	1,24	0,42
	2	3	2,89	2,95	2,99	1,20	1,24	1,28	0,79	1,05	1,24	0,36
	3	3	2,74	2,88	2,93	1,17	1,29	1,47	0,76	0,93	1,05	0,32
	4	2	2,49	2,60	2,71	1,17	1,30	1,44	0,81	0,89	0,78	0,34
P ₄	2	1	—	2,56	—	—	1,40	—	—	1,88	—	0,73
	3	4	2,37	2,44	2,52	1,47	1,54	1,65	1,48	1,58	1,70	0,65
M _{1/2}	0	5	1,67	1,85	1,91	1,17	1,27	1,40	1,58	1,87	2,07	1,01
	1	1	—	1,67	—	—	1,28	—	—	1,55	—	0,93
	2	15	1,77	1,87	2,02	1,36	1,62	1,89	1,20	1,52	1,69	0,81
	3	13	1,74	1,84	1,94	1,44	1,67	1,91	0,94	1,19	1,44	0,65
M ₃	4	12	1,77	1,71	2,25	1,47	1,80	2,02	0,53	0,81	1,01	0,47
	0	2	1,58	1,65	1,73	1,05	1,12	1,20	1,67	1,77	1,88	1,07
	1	1	—	1,69	—	—	1,35	—	—	1,51	—	0,89
	2	7	1,62	1,74	1,91	1,28	1,44	1,55	0,98	1,24	1,51	0,71
M ₃	3	7	1,62	1,83	1,91	1,51	1,63	1,77	0,76	1,13	1,45	0,62
	4	2	1,51	1,76	2,02	1,31	1,46	1,62	0,76	0,87	0,98	0,49

Tab. 3. *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* n.sp. — Maße der Oberkieferzähne (in mm)

Typ	Alter	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.	K. min.	K. m.	K. max.	K. m. L. m.
D ⁴	0	1	—	2,63	—	—	1,12	—	—	1,47	—	0,56
	2	3	2,45	2,58	2,70	1,12	1,20	1,28	1,31	1,44	1,58	0,56
	3	7	2,48	2,56	2,71	1,46	1,55	1,70	0,76	1,05	1,36	0,41
	4	3	2,32	2,36	2,41	1,27	1,57	1,67	0,72	0,77	0,82	0,33
P ⁴	0	3	1,88	2,07	2,41	1,40	1,44	1,47	1,99	2,12	2,22	1,02
	2	4	1,88	2,01	2,15	1,72	1,73	1,77	1,44	1,58	1,73	0,79
	3	8	1,91	2,01	2,15	1,70	1,94	2,25	1,09	1,26	1,55	0,63
M ^{1/2}	0	1	—	1,80	—	—	1,36	—	—	1,88	—	1,04
	1	3	1,71	1,78	1,84	1,32	1,41	1,56	1,85	2,07	2,18	1,16
	2	23	1,51	1,77	1,94	1,36	1,67	1,91	1,36	1,75	2,05	0,99
	3	19	1,51	1,70	1,92	1,51	1,87	2,32	0,94	1,39	1,51	0,82
M ³	4	7	1,67	1,78	1,91	2,15	2,25	2,41	0,75	0,99	1,44	0,56
	0	1	—	1,77	—	—	1,28	—	—	2,05	—	1,16
	1	1	—	1,67	—	—	1,31	—	—	2,07	—	1,24
	2	8	1,48	1,67	1,83	1,40	1,56	1,76	1,44	1,63	1,88	0,98
M ³	3	8	1,55	1,67	1,73	1,52	1,78	2,15	1,01	1,24	1,47	0,74
	4	4	1,67	1,75	1,84	1,70	1,86	1,98	0,56	0,68	0,76	0,39

bucht vorhanden (Abb. 12a, PIM/P89). An den übrigen Stücken findet sich eine teilweise tiefe Einkerbung an der vorderen Zahnwand, welche wohl ursächlich mit der Anlage der ersten Innenbucht in Zusammenhang steht.

Da isolierte erste und zweite Molaren nicht sicher zu unterscheiden sind, werden sie nachstehend zusammengefaßt als M_{1/2} beschrieben. Der Unterschied zu den Prämolaren besteht in der geringeren Größe und dem insgesamt mehr rechteckigen Umriß der Zahnkrone, mit breiterer Vorderpartie. Darüber hinaus sind die Schmelzstrukturen mehr parallel und senkrecht zur Längsachse des Zahns angeordnet. Die das Subgenus *Blainvillimys* kennzeichnende Schmelzausdünnung an den Vorderflanken der Antiklinide tritt recht deutlich hervor.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den P₄ sind Synklinid II und Synklinid IV etwa gleichlang, die hintere Bucht kann im einzelnen sogar etwas kürzer sein. Syn-

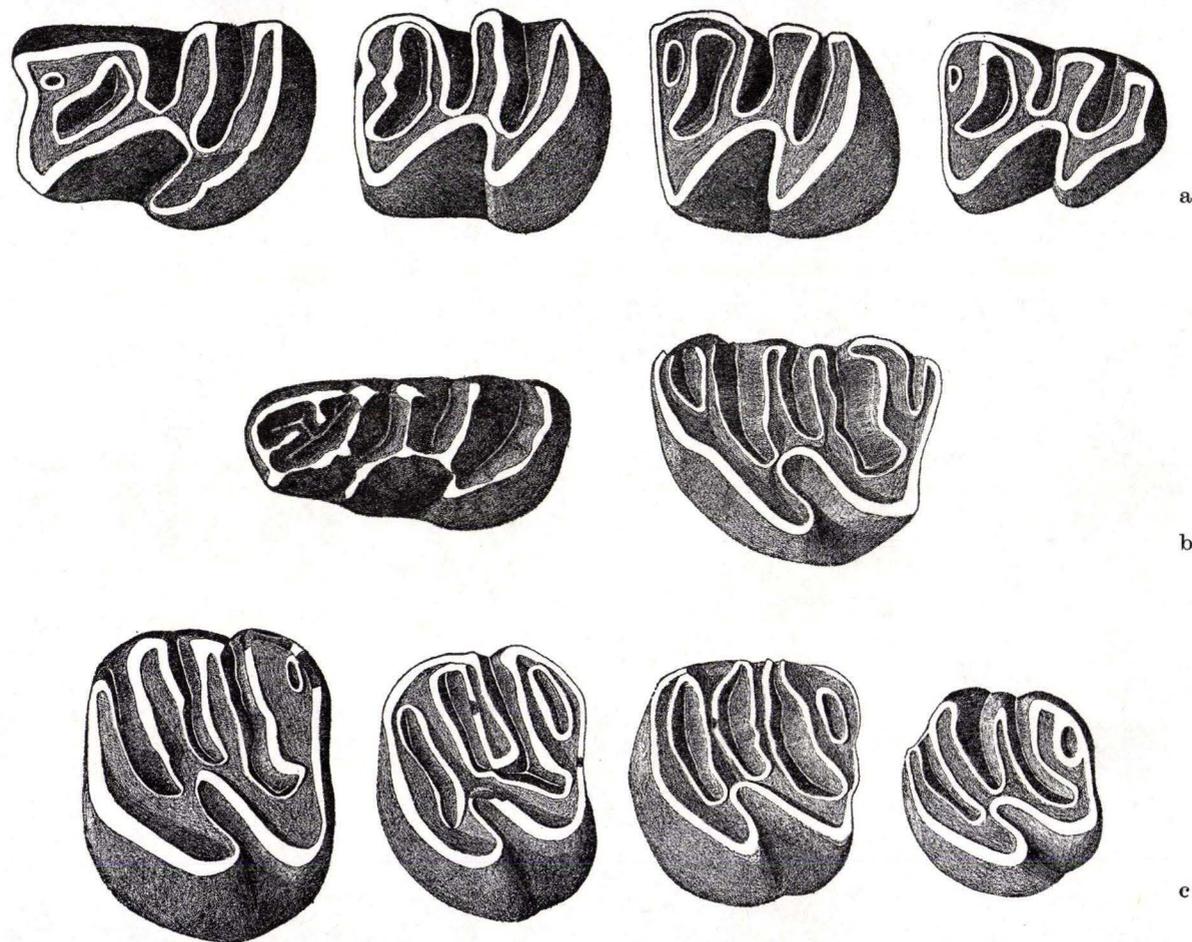


Abb. 12. *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n.sp. von Heimersheim. $\times 15$.

- a) P_4 — M_3 inf. sin. (zusammengestellt). P_4 : PIM/P 89 (invers), $M_{1/2}$: PIM/P 92 (invers),
 $M_{1/2}$: PIM/P 97 (Holotypus), M_3 : PIM/P 111 (invers).
 b) D_4 inf. sin.: PIM/P 87 (invers), D_4 sup. sin.: PIM/P 140.
 c) P^4 — M^3 sup. sin. (zusammengestellt). P^4 : HLM/Hhm. 98, $M^{1/2}$: PIM/P 151 (invers),
 $M^{1/2}$: PIM/P 156 (invers), M^3 : HLM/Hhm. 486 (invers).

klinid I ist bei der Mehrzahl der frischen Zähne und etwa bei 50% aller $M_{1/2}$ vorhanden (Abb. 12a, PIM/P92; PIM/P97). Gerade an solchen juvenilen Molaren läßt sich jedoch gut beobachten, daß diese vorderste Innenbucht noch kein stabiler Bestandteil des Schmelzmusters von *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* ist: Das vom Metaconid ausgehende Antiklinid 1 verbindet sich teilweise nur unvollständig und unterhalb des Kauflächenniveaus mit Antiklinid 2, so daß in diesen Fällen Synklinid I ein unfertiger halb nach vorn geöffneter Trichter bleibt. Eine solche oberflächliche Anlage der vordersten Innenbucht muß dann im Zuge der Abrasion zu einem Bild führen, wie es bei PIM/P92 (Abb. 12a) vorliegt. Bei diesem Molaren erinnert lediglich noch eine Eindellung der vorderen Zahnwand an das ursprünglich einmal vorhanden gewesene Synklinid I. Das Sinusid ist bei den $M_{1/2}$ ähnlich stumpfwinklig wie bei den Prämolaren und reicht selten über die Mitte der Kaufläche hinaus. Hierdurch bleibt Raum für das verhältnismäßig lange Synklinid III. Auffallend ist besonders an frischeren Stücken die tiefe Trennung der einzelnen Querstrukturen an der lingualen Zahnwand.

Die hinteren Molaren (M_3) unterscheiden sich von den $M_{1/2}$ hauptsächlich nur durch eine verschmälerte Hinterpartie, welche von einer kräftigen, rückwärtig ausgestellten Wurzel gestützt wird. Bedingt durch diese Breitenreduktion ist Synklinid IV etwas kürzer als die zweite Innenbucht. Im übrigen sind die Verhältnisse — auch im Hinblick auf die Anlage von Synklinid I — völlig denjenigen bei den vorderen Molaren vergleichbar (Abb. 12a, PIM/P111).

Oberkiefergebiß. — Die oberen Milchzähne (D^4) sind breiter und gedrungener gebaut als ihre entsprechenden Gegenstücke im Unterkiefer (Abb. 12b, PIM/P140). Der kurze, schräg nach vorn in die Kaufläche eingreifende Sinus endet zwischen zweiter und dritter Außenbucht. Bei frischen D^4 wird Synklinale III oberflächlich vom Sinus angezapft. Unter den fünf Außenbuchten sind die beiden kleinen Synklinalen I und V etwa gleichgroß und bleiben nur kurze Zeit an der labialen Zahnwand geöffnet. Die beiden untereinander ebenfalls etwa gleichlangen Synklinalen II und IV durchqueren dagegen nahezu die gesamte Kaufläche. Sie und die kürzere Synklinale III bilden an der äußeren Kronenwand zumeist tiefe Einschnitte, so daß die Antiklinalen 3 und 4 im Profil als isolierte Joche erscheinen. Synklinale III ist bei einigen wenigen Zähnen an ihrem freien labialen Ausgang durch einen Schmelzhöcker zweigeteilt. Hierdurch könnte sich die Anlage einer sechsten Außenbucht andeuten.

Wie im Unterkiefergebiß sind auch die oberen Prämolaren (P^4) molarenähnlich gebaut (Abb. 12c, HLM/Hhm. 98). Dem Sinus stehen vier Außenbuchten gegenüber, von denen Synklinale IV die kürzeste und schon bei frischen P^4 so schwach angelegt ist, daß sie unter der Abkautung bald verlorengeht. Die längste und labial am tiefsten in die Kronenwand einschneidende Bucht ist Synklinale III. Synklinale I ist im allgemeinen etwas länger als die zweite Außenbucht. Die Labialenden der Antiklinalen 2—4 zeigen mehr oder weniger deutliche Verdickungen. Eine Schmelzausdünnung an den Hinterflanken der Antiklinalen läßt sich meist erst bei Zähnen der Abkautungsstadien 3 mit Sicherheit beobachten.

Die oberen $M^{1/2}$ entsprechen in ihrer Ausbildung vollkommen derjenigen der Prämolaren, wenn auch ihre Größe geringer, die Vorderwand abgerundeter und der gesamte Bau der Krone etwas zierlicher ist. An mehreren tiefer abgeschliffenen Zähnen

läßt sich darüber hinaus eine Trennung der Synklinale I in zwei isolierte Buchten beobachten. Eine weitere Besonderheit bildet bei PIM/P151 (Abb. 12c) die oberflächliche Verbindung von Synklinale II und III, wodurch Antiklinale 3 zu einem linguad isolierten Querjoch wird. Hinsichtlich der übrigen Elemente gelten die schon für die Prämolaren getroffenen Feststellungen.

Auch die kleineren und mehr rundlich gebauten hinteren Molaren (M^3) lassen gegenüber diesen Verhältnissen keine wesentlichen strukturellen Abweichungen erkennen (Abb. 12c, HLM/Hhm. 486). Wichtig erscheint jedoch die Beobachtung an fünf frischen M^3 , daß hier die letzte Antiklinale noch nicht über das Stadium eines an der hinteren Zahnwand aufragenden isolierten Schmelzpfeylers hinausgekommen ist, wodurch Synklinale IV eine unfertige Struktur bleiben muß (sicherlich ist dies nicht allein auf die Breitenreduktion im Hinterabschnitt der M^3 zurückzuführen). Somit liegt ein Entwicklungsprozeß vor, der analog zu den Verhältnissen im Unterkiefergebiß verläuft: während dort Synklinid I im vorderen Kronenabschnitt als Kaufächenelement noch instabil ist, ist es hier Synklinale IV im hinteren Kronenabschnitt, deren Heranbildung zu einem festen Bestandteil des Oberkieferschmelzbildes noch nicht abgeschlossen ist.

1.1.4.2.1.2. Beziehungen und Vergleiche

Bei der Untersuchung des Genus *Taeniodus* wurde festgestellt, daß der Theridomyinen-Evolution bestimmte gemeinsame Züge zugrundeliegen, die sich in den verschiedenen Gruppen dieser Unterfamilie unabhängig voneinander, aber in gleicher Weise bemerkbar machen. Dabei ist Verf. speziell denjenigen Veränderungen nachgegangen, welche sich im Zusammenhang mit einer zunehmenden Taeniodontie im Gebiß abspielen. Die Gesamtheit der evolutiven Trends umfaßt bei den Theridomyinen:

- eine allmähliche Größenzunahme im Gebiß,
- eine allmähliche Zunahme im Grad der Taeniodontie,
- eine allmähliche Zunahme der Kronenhöhe,
- eine wachsende Betonung der Synklinale IV,
- einen fortschreitenden Erwerb des Synklinids I.

In ihrer Arbeit über die intragenerische Parallelentwicklung der Gattung *Theridomys* hat VIANEY-LIAUD (1972b) gezeigt, in welchem Umfang und Tempo sich die genannten Veränderungen bei den aufeinanderfolgenden Populationen der beiden Untergattungen *Theridomys* und *Blainvillimys* in einem Zeitabschnitt zwischen den Niveaus von Hoogbutsel (im Top des Unteroligozäns) und Cournon (= Boningen/Oberoligozän) dokumentieren. Diese Untersuchungen führten VIANEY-LIAUD zur Aufstellung zweier unabhängiger Entwicklungslinien, deren einzelne Spezies aufgrund ihrer Merkmalskombination bestimmte definierte Stadien repräsentieren:

- *Theridomys*-Linie mit den Spezies *aquatilis* (Hoogbutsel) → *bonduelli* (Niveau zwischen Hoogbutsel und Montalban) → *major* (Montalban) → *lembronicus* (Antoingt),
- *Blainvillimys*-Linie mit den Spezies *langei* (Hoogbutsel) → *gregarius* (Montalban) → *helmeri* (Les Chapelins) → *blainvillei* (Antoingt) → *geminatus* (Cournon).

Nachdem über die subgenerische Zugehörigkeit von *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* entsprechend der von VIANEY-LIAUD (1972b) gegebenen Definition kein Zweifel bestehen kann, ist auf die einzelnen mittel/oberoligozänen Vertreter der Untergattung *Blainvillimys* näher einzugehen. Hierzu verfügt Verf. über detailliertes Tabellenmaterial aus einer umfassenderen, demnächst erscheinenden Publikation, welches MONIQUE VIANEY-LIAUD freundlicherweise vorab zugänglich machte.

Die vorderste Innenbucht — Synklinid I — ist bei rd. 55% aller M_{1-3} und bei der Mehrzahl aller frischen Molaren von *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* vorhanden. Damit liegt die Häufigkeit an der oberen Grenze der Variabilität der Spezies *gregarius* (54% Montalban, 11% Mas de Got) und stimmt mit den Verhältnissen bei der Spezies *helmeri* überein, wo Synklinid I der Diagnose von VIANEY-LIAUD zufolge ebenfalls bei der Mehrzahl aller frischen Molaren vorkommt. Nun gibt aber die gleiche Autorin (1972b: 1007) für die Gesamtheit der M_{1-3} letztgenannter Art eine Häufigkeit von „90%“ an, die deutlich über den Heimersheimer Werten liegt. Insgesamt erlaubt das Kriterium Synklinid I wohl aber die Feststellung, daß vorliegende Spezies aus dem Mainzer Becken ein Stadium zwischen *gregarius* und *helmeri* repräsentieren könnte. Die übrigen Arten weichen stark von den genannten Verhältnissen ab: Bei *langei* schwankt die Häufigkeit des Auftretens der vordersten Innenbucht zwischen 0–10% (Diagnose VIANEY-LIAUD) bzw. sie liegt bei 3% (Tab. VIANEY-LIAUD, 1972: 1007), bei der wesentlich jüngeren Art *blainvillei* kommt Synklinid I bei ?100% der M_{1-3} (Tab. VIANEY-LIAUD, 1972: 1007) vor. Das vorläufige oberoligozäne Endglied der *Blainvillimys*-Reihe, die Spezies *geminatus* wurde zwar von der Autorin nicht untersucht, doch dürfte hier die vorderste Innenbucht ein konstantes Kaufächenelement sein.

Hinsichtlich der Kaufächenelemente ist festzustellen, daß *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* im Mittel größer ist als die Spezies *langei* aus Aubrelong. Der neue Nager überschreitet in seinen Abmessungen aber teilweise auch noch die Art *gregarius* aus den Fundstellen Mas-de-Got, Lovagny und Montalban. Ein genauer Größenvergleich mit *Th. (Blainvillimys) helmeri* ist nicht möglich, da VIANEY-LIAUD (1972b) in ihrer Mitteilung über diese Spezies keine Meßwerte angab. Den Abbildungen (Fig. 1 und 2) in dieser Arbeit ist lediglich zu entnehmen, daß diese Form aus Les Chapelins nur wenig größer als die Spezies *langei* zu sein scheint. Die beiden jüngeren und größeren Arten *blainvillei* und *geminatus* kommen für einen direkten Vergleich mit der Form aus Heimersheim nicht infrage. Diese Ergebnisse würden also *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* eine ähnliche Position innerhalb der *Blainvillimys*-Reihe zuweisen, wie sie bereits durch die Häufigkeit des Vorkommens von Synklinid I angedeutet wird.

Zu einem anderen Schluß führt dagegen die Betrachtung der Kronenhöhen und der K/L-Relation. *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* ist im Unter- und Oberkiefergebiß ausgesprochen niedrigkronig. Die entsprechenden Werte liegen sogar noch unter denjenigen der Spezies *langei*. Hieraus ließe sich für den Nager aus Heimersheim phylogenetisch ein Standort ableiten, der nicht mit dem obigen Befund in Übereinstimmung steht.

Schließlich deutet auch die Betrachtung des Taeniodontie-Grades auf eine größere Nähe zu der letztgenannten — allenfalls etwas weniger taeniodonten — Art ein. Die

bei VIANEY-LIAUD (1972b: 1009, Fig. 1) abgebildete Typusmandibel läßt lediglich ein vergleichsweise etwas kürzeres Sinusid und ein relativ zu Synklinid IV nur wenig verkürztes Synklinid III erkennen. Die Anordnung der drei Innenbuchten wirkt bei den Molaren weniger parallel. In der Diagnose wird auf das häufige Fehlen von Synklinale IV bei den oberen Prämolaren hingewiesen.

Th. (Blainvillimys) gregarius verhält sich gegenüber der neuen Spezies hinsichtlich der Taeniodontie bereits wesentlich progressiver: Im Unterkiefergebiß ist das Sinusid enger (bei stärker nach vorn gerichteter Hypoconidvorderflanke und mehr verkürztem Synklinid III) und tiefer, die Innenbuchten liegen enger und mehr parallel aneinander. Entsprechend wirken im permanenten Oberkiefergebiß der Sinus vielleicht etwas tiefer und die Synklinale I und II etwas stärker verkürzt, wenn auch die Unterschiede hier kaum ins Gewicht fallen. Synklinale IV scheint zumeist noch ähnlich schwach angelegt zu sein wie bei den Zähnen von Heimersheim. Die genannten Verhältnisse dokumentieren entwicklungsgeschichtlich eine Position etwa zwischen den Spezies *langei* und *gregarius*.

Hinsichtlich seiner Entwicklungshöhe steht der Heimersheimer Theridomyine innerhalb der *Blainvillimys*-Reihe

- aufgrund der Häufigkeit von Synklinid I und nach seinen Abmessungen zwischen bzw. nahe bei den Spezies *gregarius* und *helmeri*,
- aufgrund der Kronenhöhe, der Relation K/L und des Taeniodontie-Grades aber näher bei der Spezies *langei* bzw. zwischen *langei* und *gregarius*,
- aufgrund der Zahnmaße etwa im Bereich der Spezies *langei*.

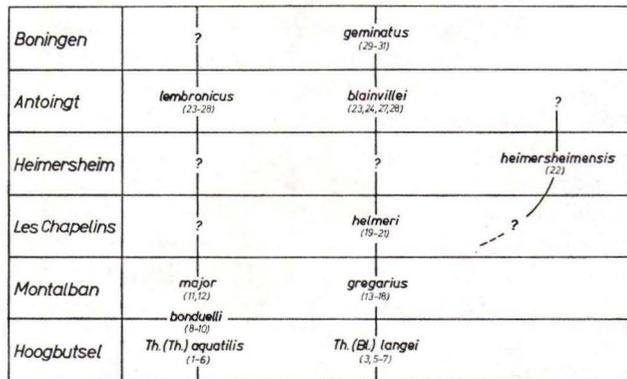


Abb. 13. Die Entwicklung der Untergattungen *Theridomys* und *Blainvillimys* (nach VIANEY-LIAUD 1972b) und die Stellung von *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n. sp. — 1: Fontaines-de-Vaucluse, 2: Hoogbutsel, 3: Mazan, 4: Ronzon, 5: Soumailles, 6: Ste.-Marthe, 7: Aubrelong, 8: Pantin, 9: Romainville, 10: Noisy-le-Sec, 11: Tarrega, 12: Montalban, 13: Balm, 14: Lovagny, 15: La Sauvetat, 16: Mège, 17: Mas-de-Got, 18: Pech-Crabit, 19: Les Chapelins, 20: Murs, 21: St.-Martin-de-Briatexte, 22: Heimersheim, 23: Antoingt, 24: Aubenas-les-Alpes, 25: Cournon, 26: Perrier, 27: Les Matelles, 28: St.-Vincent-de-Barbeyrargues, 29: Aarwangen, 30: Boningen, 31: Oensingen.

Welche Folgerungen ergeben sich aus diesem uneinheitlichen Gesamtbefund für *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis*? Zunächst einmal wird die spezifische Abtrennung der neuen Art, die mit keiner der anderen Formen übereinstimmt, gerechtfertigt. Damit ist eine Identifikation mit der Spezies *gregarius*, wie sie von VIANEY-LIAUD (1972: 1007, Tab.) vorgenommen wurde, nicht haltbar. Zum anderen zwingt das Ergebnis der vergleichenden Untersuchung zu der Feststellung, daß es sich im vorliegenden Fall um eine Spezies handelt, die sich an keiner Stelle in die von VIANEY-LIAUD definierte, zwischen den Zonen von Hoogbutsel und Cournon aufsteigende *Blainvillimys*-Reihe einfügen läßt.

Verf. nimmt daher an, daß *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* als geographische „Rasse“ im Niveau von Heimersheim einen bisher nicht bekannten Seitenzweig dieser Linie repräsentiert, in welchem sich die einzelnen evolutiven Trends in einem anderen Tempo dokumentieren und in einer anderen gegenseitigen Relation stehen: Der Erwerb des Synklinids I ist bei sonst konservativem Kaufächengepräge verhältnismäßig weiter fortgeschritten als dies in der Hauptlinie der Fall ist. Abb. 13 veranschaulicht die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Untergattungen *Theridomys* und *Blainvillimys*.

1.2. Die Cricetiden von Heimersheim

Die hamsterartigen Nagetiere sind kaum schwächer vertreten als die oben beschriebenen Theridomyiden. Das über 450 Molaren umfassende Material ist jedoch mehr heterogen und verteilt sich auf insgesamt drei Gattungen. Die größeren Zähne gehören dem Genus *Paracricetodon*, die kleinsten dem Genus *?Pseudocricetodon* an. Beide Gattungen zusammen machen jedoch nur einen kleinen Teil der Cricetidenfauna aus. Die Masse der Zähne ist dem Genus *Eucricetodon* zuzuordnen.

1.2.1. Vorbemerkungen zur Cricetiden-Systematik

Die Erforschung fossiler europäischer Hamsterverwandter geht im wesentlichen bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts zurück, als LARTET (1851) für Funde aus dem oberen Miozän von Sansan/Frankreich das Genus *Cricetodon* aufgestellt hatte. Seither ist allein aus dem „mittleren“ Tertiär eine solche Fülle von Formen beschrieben worden, daß die Cricetiden wohl als die artenreichste Nagergruppe dieses Zeitabschnitts bezeichnet werden dürfen.

Es kann nicht Aufgabe der vorliegenden Arbeit sein, die Vielzahl der bis heute bekanntgewordenen Gattungen, Untergattungen, Arten und Unterarten im einzelnen aufzuführen. Die nachstehende Übersicht soll sich auf die oligozänen Vertreter dieser Gruppe beschränken, um den Rahmen für die Untersuchung der Heimersheimer Formen abzustecken.

Nach der von MEIN & FREUDENTHAL (1971) vorgelegten Klassifizierung der Cricetiden des europäischen Tertiärs werden in der Familie Cricetidae ROCHEBRUNE, 1883 insgesamt 7 Unterfamilien zusammengefaßt, von denen die folgenden im Oligozän bzw. Oligozän und Miozän vertreten sind:

- Paracricetodontinae MEIN & FREUDENTHAL, 1971²
Paracricetodon SCHAUB, 1925
- Eucricetodontinae MEIN & FREUDENTHAL, 1971
Eucricetodon THALER, 1966
Pseudocricetodon THALER, 1969
?Heterocricetodon SCHAUB, 1925
- Melissiodontinae STEHLIN & SCHAUB, 1951
Melissiodon SCHAUB, 1920

Die Melissiodontinae, eine durch ihr eigenartiges Schmelzmuster im Gebiß von allen übrigen Cricetiden abweichende Gruppe, wurden hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Sie scheiden für die weitere Betrachtung ebenso aus wie das von MEIN & FREUDENTHAL mit Vorbehalt zu den Eucricetodontinae gestellte Genus *Heterocricetodon*, welches auch nicht in der Fauna von Heimersheim anzutreffen ist.

Somit werden nachstehend allein die Gattungen *Paracricetodon*, *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* behandelt.

1.2.2. Vorbemerkungen zum Zahnbau

Das Gebiß aller drei Gruppen ist einheitlich nach der Formel $M_1^1 M_2^2 M_3^3$ gebaut. Auch die Zahnkronen sind trotz der im einzelnen zwischen den Gattungen bestehenden metrischen und morphologischen Unterschiede grundsätzlich nach dem gleichen Bauplan angelegt. Die Oberkiefermolaren sind dreiwurzelig mit einer starken Innen- und zwei schwächeren Außenwurzeln. Die Unterkieferkronen werden stets von einer vorderen und einer hinteren Wurzel getragen.

Die Molaren des Unterkiefergebisses weisen zunächst einmal zwei schräg gegenüberliegende Höckerpaare auf, wobei Proto- und Metaconid das vordere, Hypo- und Entoconid das hintere Paar bilden. Dazu kommt bei den M_1 (Abb. 14) ein weiterer Höcker am Vorderende der Krone, der als Vorderknospe oder Anteroconid bezeichnet wird. Die die beiden Haupthöckerpaare verbindenden Querjochkante heißen Vorjochkante (Metalophid) und Nachjochkante (Entolophid). Zwischen hinterem und vorderem Höckerpaar ist mehr oder weniger deutlich ein Längsgrat ausgebildet. Eine hügelartige Anschwellung etwa in der Mitte des Längsgrats (Mesoconid) kann zum Ausgangspunkt eines lingualen Schmelzfortsatzes (Mesolophid) und/oder eines labialen Fortsatzes (Ectomesolophid) werden. Als Mesostylid wird ein vielfach am inneren Zahnrand in der Einkerbung zwischen Meta- und Entoconid gelegenes Schmelzspitzchen bezeichnet. Die von Proto- und Hypoconid ausgehenden Vorderarme sind meist mit der Vor- bzw. Nachjochkante verbunden. Dem Protoconidhinterarm steht der nur bei einem Teil der Molaren frei endende Hypoconidhinterarm gegenüber. Die hintere Begrenzung der Zahnkrone bildet das Schlußcingulum (Posterolophid), die vordere Begrenzung ist bei den M_2 und M_3 das Vordercingulum (Anterolo-

²) Die Unterfamilie Paracricetodontinae wird in einem Neuvorschlag von VIANEY-LIAUD (1974: 124) wieder aufgegeben, das Genus *Paracricetodon* zu den Eucricetodontinae gestellt. Hierher gehört der gleichen Mitteilung zufolge (S. 127) nun auch das Genus *Adelomyarion* HUGUENEY 1969, welches bei MEIN & FREUDENTHAL noch unter Cricetidae incertae sedis geführt wurde.

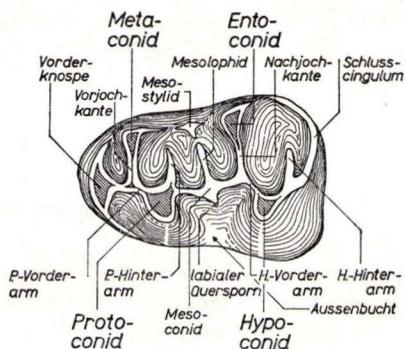


Abb. 14. Bauplan der unteren Cricetidenmolaren am Beispiel eines M_1 inf. sin. Im wesentlichen nach SCHAUB (1925). $\times 25$.

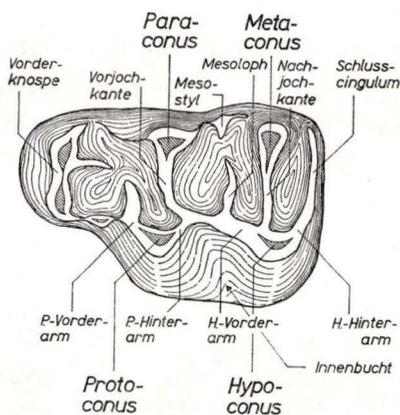


Abb. 15. Bauplan der oberen Cricetidenmolaren am Beispiel eines M^1 sup. sin. Im wesentlichen nach SCHAUB (1925). $\times 25$.

phid). Bei den M_1 entsendet das Anteroconid rückwärtig je ein labiales und linguales Cingulum. Das am labialen Zahnrad zwischen Proto- und Hypoconid in die Zahnkrone eingreifende Tal ist als Außenbucht oder Sinusid bekannt.

Auch die oberen Backenzähne weisen zwei gegenüberliegende Höckerpaare (Proto- und Paraconus vorn, Hypo- und Metaconus hinten) auf, zu denen bei den M^1 noch die Vorderknospe (Anteroconus) kommt (Abb. 15). Die Verbindung zwischen den Höckerpaaren bilden Vorjochkante (Paraloph) und Nachjochkante (Metaloph). Ein vom Längsgrat labiad abzweigender Quersporen wird als Mesoloph, das gelegentlich in der Einkerbung zwischen Para- und Metaconus ausgebildete Schmelzspitzchen als Mesostyl bezeichnet.

Entsprechend den Verhältnissen bei den Mandibularzähnen entsenden Proto- und Hypoconus je einen Vorder- und Hinterarm. Dem Schlußcingulum (Posteroloph) steht bei den M^2 und M^3 das Vordercingulum (Anteroloph) gegenüber. Bei den M^1 gehen

vom Anteroconus rückwärtig je ein labialer und ein lingualer Schmelzgrat aus. Das zwischen Proto- und Hypoconus meist schräg nach vorn gerichtete Quertal heißt Innenbucht oder Sinus.

Diese Gegenüberstellung der wichtigsten Kronenelemente läßt einen hohen Grad an struktureller Symmetrie zwischen Unter- und Oberkiefergebiß erkennen. Solche Verhältnisse gewährleisten ein optimales Zusammenspiel der Zahnkronen während der Kaufunktion. Ähnlich ausgeprägte Symmetrieverhältnisse wurden schon im Theridomyidengebiß festgestellt.

Während in jener Gruppe aber die Kauflächen nach einem ebenflächigen „Schmelzfalten“-Muster aufgebaut sind, liegen hier bunodonte Zähne vor, deren Relief durch spitzige Höcker und tiefe Täler geprägt wird. Diese „Höcker“-Krone ist für oligozäne Cricetiden charakteristisch. Sie verliert sich erst bei jüngeren Formen unter allmählicher Einebnung des Reliefs zugunsten der anfänglich noch schwach und unsicher angelegten Schmelzjoche.

1.2.3. Zur Entwicklungsgeschichte des Cricetidengebisses

Zum besseren Verständnis der Beschreibung des Heimersheimer Cricetidenmaterials seien zunächst noch einige allgemeine Bemerkungen vorausgeschickt.

Eine umfassende Übersicht der wichtigsten Veränderungen und evolutiven Trends im Cricetidengebiß vom Oligozän bis zur Gegenwart ist in der Monografie SCHAUBS aus dem Jahre 1925 („Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten“) wiedergegeben.

Ausgehend von einem trigonodonten Urplan — der heute, besonders seit Erscheinen der richtungsweisenden Arbeit von STEHLIN & SCHAUB (1951) übereinstimmend der Gebißentwicklung aller Nagetiere zugrundegelegt wird — postulierte SCHAUB (1925: 98) einen primitiven Cricetidenmolaren, auf den sich alle Formen dieser Gruppe zurückführen lassen. Seine Merkmale finden wir teilweise bei einigen oligozänen Arten erhalten, z.T. können wir sie für einen uns noch unbekanntem direkten Vorfahren dieser Familie lediglich annehmen.

Im Unterkiefergebiß dieser hypothetischen Ausgangsform werden die beiden Haupthöckerpaare durch zwei „alte“ Querjoche miteinander verbunden. Die Vorjochkante entsteht durch die Verbindung Protoconidhinterarm — Metaconid und wird als hintere Trigonidkante bezeichnet. Diese Verbindung ist beispielsweise bei den M_1 von *Paracricetodon* teilweise noch gut ausgeprägt. Die Nachjochkante dürfte entsprechend in einer Verbindung Hypoconidhinterarm-Entoconid bestanden haben. Sie wird zwar in dieser Form bei keiner der bisher bekannten Arten mehr angetroffen, jedoch besteht Grund zu der Annahme, daß der bei frühen Formen teilweise noch ungewöhnlich starke Hypoconidhinterarm wirklich die betreffende Rolle gespielt hat. Ein eigentlicher Längsgrat zwischen vorderem und hinterem Höckerpaar ist noch nicht vorhanden.

Im Oberkiefergebiß dürfte die Querverbindung zwischen dem vorderen Höckerpaar durch den bis zum Paraconusgipfel reichenden Protoconusvorderarm erfolgt sein. Diese „alte“ Vorjochkante der Maxillarmolaren läßt sich andeutungsweise nur noch bei *Paracricetodon* feststellen und wird von SCHAUB als vorderer Trigonum-

schenkel bezeichnet. Entsprechend könnte der Hypoconusvorderarm das hintere Höckerpaar als „alte“ Nachjochkante verbunden haben. Ein schlüssiger Beweis für diese Vermutung läßt sich bisher allerdings nicht erbringen. Ein Längsgrat ist noch nicht vorhanden.

SCHAUB (1925: 98 ff.) konnte durch Untersuchung eines breiten fossilen und rezenten Materials zeigen, wie durch Komplizierung des Kronenbaues einerseits und durch Vereinfachungen andererseits diese alten Strukturen durch neue Elemente allmählich verdrängt und schließlich ersetzt wurden.

So tritt bei den Unterkiefermolaren an die Stelle der hinteren Trigonidkante, welche durch zunehmende Lösung des Protoconidhinterarms vom Metaconid unterbrochen und aufgegeben wird, eine „neue“ Vorjochkante in Form eines vom Metaconid ausgehenden Quergrats. Die angenommene alte Verbindung Hypoconidhinterarm—Entoconid ist schon bei den frühesten oligozänen Formen durch die „neue“ Nachjochkante ersetzt. Der freie Hypoconidhinterarm als Rest dieser alten Verbindung bildet sich zurück und läuft in das Schlußcingulum ein. Die neuen Vor- und Nachjochkanten stellen sich im Laufe der Entwicklung immer stärker schräg nach vorn, so daß schließlich bei evoluierten Formen das linguale Vordercingulum durch die Vorjochkante verdrängt werden kann. Bezeichnend ist die allmähliche Ausbildung eines starken Längsgrats.

Die oberen Molaren geben die (bei *Paracricetodon* noch angedeutete) Verbindung Protoconusvorderarm—Paraconus auf. An ihre Stelle tritt eine „neue“, vom Paraconus ausgehende Vorjochkante. Diese und die schon bei allen oligozänen Cricetiden vorhandene „neue“ Nachjochkante verbinden sich bei frühen Formen noch mit den beiden Innenhügeln bzw. mit deren Vorderarmen, richten sich allmählich aber immer mehr nach hinten. Hierdurch kann die Nachjochkante das Schlußcingulum verdrängen. Wie im Unterkiefergebiß erfolgt auch hier allmählich die Ausbildung eines kräftigen Längsgrats.

Diese Veränderungen spielen sich bei den einzelnen Taxa in unterschiedlichem Tempo ab. Selbst innerhalb einer geschlossenen Population läßt sich häufig kein einheitliches Entwicklungsniveau bestimmen, da gerade das Cricetidengebiß bei seinem komplexen Bau zu teilweise extrem starker Variabilität neigt. Schließlich sind die einzelnen Kronenelemente auch innerhalb einer Zahnreihe vielfach unterschiedlich ausgebildet. Nach SCHAUB (1925: 37) ist in der Mandibularreihe der M_1 der konservativste, in der Maxillarreihe aber der M^3 der konservativste der drei Zähne.

1.2.4. Genus *Paracricetodon* SCHAUB

Familie Cricetidae ROCHEBRUNE, 1883

Unterfamilie Paracricetodontinae MEIN & FREUDENTHAL, 1971

Gattung *Paracricetodon* SCHAUB, 1925

SCHAUB hatte im Jahre 1925 die beiden aus den Phosphoriten des Quercy stammenden SCHLOSSERSchen Spezies *spectabilis* und *cadurcensis* vom Genus *Cricetodon* LARTET abgetrennt und zusammen mit einer weiteren neuen Art unter dem neuen Genus *Paracricetodon* rubriziert. Dieses wurde von ihm (1925: 96) wie folgt definiert:

„Cricetodontiden mit verlängertem M_3 inf. und selbständigem Hypoconidhinterarm; M sup. mit selbständigem Vorderarm des Protoconus an M_2 und M_3 , ohne Längsgrat, mit seichter Innenbucht und deutlichem Connex der Innenhügel. Im Stampien von Frankreich und der Schweiz.“

In Abwandlung dieser Definition der Gattung *Paracricetodon* wird folgende Neufassung vorgeschlagen.

Diagnose: Mittelgroße bis große Cricetidae mit folgenden Merkmalen: Im Unterkiefergebiss selbständiger Hypoconidhinterarm zumindest bei den M_1 und M_2 . M_3 relativ verlängert. Im Oberkiefergebiss selbständiger Protoconusvorderarm bei den M^2 und M^3 . Längsgrat fehlend bis schwach entwickelt. Innenhügel mit deutlichem Connex. Innenbucht seicht.

Typusspezies: *P. spectabilis* (SCHLOSSER, 1884).

Weitere Arten: *P. cadurcensis* (SCHLOSSER, 1884); *P. confluens* SCHAUB, 1925; *P. dehmi* HRUBESCH, 1957 und *P. walgeri* BAHLO, 1972.

Geogr. Verbreitung: Frankreich, Schweiz, West- und Süddeutschland.

Stratigr. Verbreitung: Unter- bis Oberoligozän.

1.2.4.1. *Paracricetodon walgeri* BAHLO

1954 *Paracricetodon cadurcensis* — TOBIEN, Eine stampische Kleinsäugerfauna: 565

1972 *Paracricetodon walgeri* — BAHLO, *Taeniodus hexalophodus* und *Paracricetodon walgeri*: 20ff.

Diagnose (BAHLO 1972: 20, 21): „Sehr kleine, im Mittel noch unterhalb der Größe von *P. dehmi* liegende Art der Gattung *Paracricetodon* mit folgenden Merkmalen:

Im Unterkiefergebiss Vorjochkante bei den M_1 fehlend, bei den M_2 teilweise noch schwach entwickelt. Nachjochkante im allgemeinen kräftig, nur bei einigen M_1 noch undeutlich oder fehlend. Verbindung zwischen Protoconidhinterarm und Metaconid bei den vorderen Molaren (insbesondere M_1) teilweise noch eng, erst bei den M_3 völlig gelöst. Hypoconidhinterarm bei M_1 und M_2 kräftig und lang, bei den M_3 selten nur noch angedeutet, meist fehlend. Längsgrat bei den vorderen Molaren fehlend oder nur schwach entwickelt, sich in der Zahnreihe nach hinten verstärkend. Labiales Vordercingulum z. T. bis an den Hypoconidvorderabhang verlängert.

Im Oberkiefergebiss Vorjochkante meist stark nach vorn umbiegend und mit dem Protoconusgipfel bzw. seinem Vorderarm vereinigt. Nachjochkante weniger gebogen verlaufend und überwiegend mit dem Hypoconusgipfel, seltener seinem Vorderarm, verbunden. Tendenz zur Ausbildung einer zusätzlichen Verbindung zwischen Protoconushinterarm und Vorjochkante. Linguales Vordercingulum teilweise bis an den Hypoconusvorderabhang verlängert.“

Holotypus: Linker, mäßig abgekauter M_2 (PIM/P 282, Sammlung Paläontologisches Institut der Universität Mainz). Maße (in mm): 1,94/1,54. Abb. 2 (BAHLO 1972: 22) und Abb. 17a der vorliegenden Arbeit.

Typuslokalität: Weinberg KÖHLER, ca. 400 m NW Ortsmitte von Heimersheim (Bl. 6214 Alzey, R 34 33 990, H 55 14 840) bei Alzey (Rheinessen).

Stratum typicum: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: 15 M_1 , 27 M_2 , 15 M_3 , 1 Mandibelfragment mit M_2 und M_3 . — 10 M^1 , 12 M^2 , 9 M^3 .

Maße (in mm, s. auch Abb. 16):

Typ	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.
M ₁	10	1,85	1,97	2,11	1,25	1,37	1,48
M ₂	20	1,63	1,92	2,07	1,25	1,49	1,62
M ₃	12	1,93	2,06	2,17	1,43	1,51	1,60
M ¹	6	2,30	2,42	2,52	1,55	1,63	1,71
M ²	10	1,75	1,92	2,09	1,58	1,71	1,84
M ³	5	1,56	1,67	1,75	1,45	1,55	1,62

Namengebung: Zu Ehren von Herrn Prof. Dr. E. WALGER, auf dessen Kartierungsarbeiten die Kenntnis der Heimersheimer Wirbeltierfundstelle zurückgeht.

1.2.4.1.1. Beschreibung des Materials

Wie schon einleitend bemerkt, unterscheidet sich das Gebiß von *Paracricetodon walgeri* von den beiden anderen Heimersheimer Cricetidengruppen durch seine wesentlich größeren Abmessungen. Weitere Kriterien, die eine klare Abgrenzung gegenüber diesen Formen schon auf den ersten Blick erlauben, sind das kompliziertere Schmelzmuster und die relativ größere Kronenhöhe der Zähne. Die Ausbildung der einzelnen Kauflächenelemente wird im folgenden näher beschrieben.

Unterkiefergebiß. — Die Mandibularzahnreihe von *Paracricetodon walgeri* läßt oberflächlich von vorn nach hinten eine etwa symmetrische Anordnung erkennen: den M₁ mit ihrem stumpfwinklig verzüngten Vorderende stehen die in ihrem Hinterabschnitt verschmälerten, gegenüber den hinteren Molaren anderer Cricetidengattungen relativ längeren M₃ gegenüber. Die mittleren Molaren sind in sich auffallend symmetrisch gebaut. Gemeinsam ist allen Unterkiefermolaren eine enge Verbindung zwischen den beiden Innenhügeln, die sich in einer mehr oder weniger hohen Schmelzkante am Lingualrand der Zahnkrone äußert. Die Innen- und Außenseiten der Zähne sind konkav.

Die Kronen der M₁ (Abb. 17a, HLM/Hhm. 869) werden beherrscht von den vier wuchtigen Haupthöckern, deren vorderes und hinteres Paar durch ein breites und tiefes Quertal getrennt wird. Das Anteroconid spielt morphologisch eine meist untergeordnete Rolle (Abb. 18a, HLM/Hhm. 869): Es kann sogar lediglich in einer Schmelzanschwellung in dem vom Metaconid nach vorn labiad abfallenden Vordercingulum bestehen, welche an der Verbindungsstelle mit dem Protoconidvorderarm liegt. Nur ausnahmsweise erreicht das Anteroconid die halbe Höhe der Haupthöcker.

Das breite Quertal ist kaum in sich gegliedert. Sollte ausnahmsweise eine Längsstruktur vorhanden sein, erhebt sie sich nur als flache Leiste zwischen Hypoconidvorderarm und Protoconid wenig über den Boden der zentralen Kauflächendepression. Von einem eigentlichen Längsgrat kann überhaupt nur in einem Fall (HLM/Hhm. 869) gesprochen werden. Er stellt hier eine deutliche Verbindung zwischen den beiden Außenhöckern her. Meist ist nur eine kleine, dem Hypoconidvorderarm vorgelagerte Schmelzanschwellung, das Mesoconid, ausgebildet, von welchem ein Mesolophid nach lingual und ein Ectomesolophid nach labial ausgehen können.

Eine Vorjochkante fehlt in allen Fällen, lediglich ein Zahn zeigt ein auf der Labialseite jochartig geformtes Metaconid, was als Andeutung eines Metalophids aufgefaßt

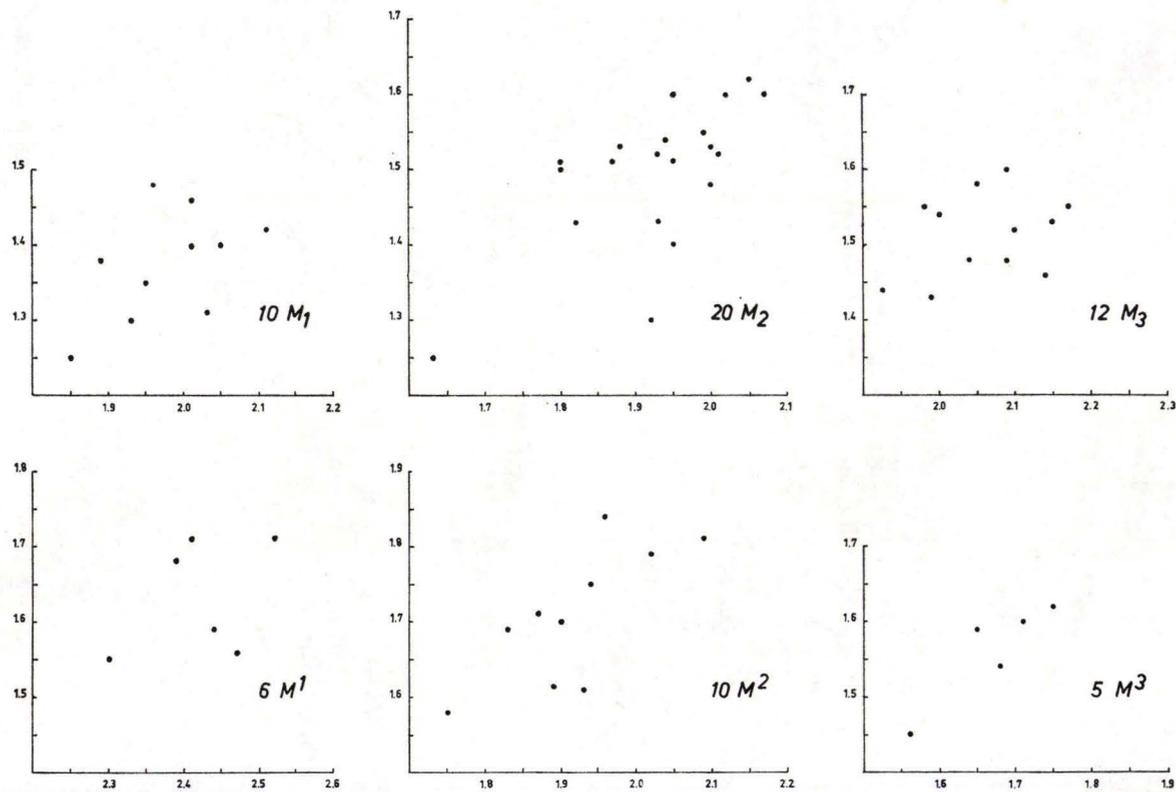


Abb. 16. *Paracricetodon walgeri* BAHLO von Heimersheim.
Längen/Breiten-Diagramm der Mandibular- (oben) und Maxillarzähne (unten).

werden kann. Außerordentlich schwach ist bei den M_1 auch die Nachjochkante. Dieses Element fehlt bei mehreren Exemplaren völlig, ist bei anderen nur unsicher angelegt und nur in seltenen Fällen deutlich vorhanden.

Ein Protoconidvorderarm ist stets ausgebildet und mit dem Vordercingulum vereinigt, wobei an der Verbindungsstelle beider Strukturen die Schmelzanschwellung des schon erwähnten Anteroconid entsteht.

Der Protoconidhinterarm ist nur in einem Fall direkt mit dem Metaconidgipfel verbunden. Meist endet er am Hinterabhang dieses Hügels, kann ausnahmsweise aber auch schon völlig von diesem getrennt sein, so daß der Trigonidtrichter eine hintere Öffnung erhält.

Der Hypoconidvorderarm — eine klare morphologische Abgrenzung gegen das Mesolophid ist nicht immer möglich — endet frei in der zentralen Kauflächendepression und erreicht in keinem Fall den lingualen Zahnrand. Auf seine Verbindung mit dem Mesoconid bzw. dem undeutlich ausgebildeten Längsgrat wurde schon hingewiesen.

Der Hypoconidhinterarm endet in allen Fällen frei. Mehrere M_1 zeigen jedoch durch eine vom Entoconidhinterabhang rückwärtig herabziehende flache Schmelzrippe die Tendenz, eine Verbindung zwischen Entoconidgipfel und Hinterarm herzustellen. Damit deutet sich eine dem Trigonidtrichter des vorderen Zahnabschnitts entsprechende Bucht an. Die zwischen vorderem und hinterem Höckerpaar bestehende strukturelle Symmetrie findet hierin ihren besonderen Ausdruck.

Die M_2 haben einen nahezu rechteckigen Umriß. An das Anteroconid der vorderen Molaren erinnert noch eine Schmelzverdickung an der Verbindungsstelle von Vordercingulum und Protoconidvorderarm. Eine — im einzelnen allerdings noch schwach entwickelte — Vorjochkante ist im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den M_1 stets vorhanden. Der Protoconidhinterarm ist meist nicht mehr so eng mit dem Metaconid verbunden. Alle M_2 weisen zumindest die Andeutung eines Längsgrats auf, welcher jedoch in keinem Fall den Protoconidgipfel erreicht. Die von ihm ausgehenden Quersporne sind länger und kräftiger als bei den M_1 . Dabei besteht die Tendenz zur Abschnürung eines kleinen Schmelztrichterchens zwischen Hypoconidvorderabhang und Ectomesolophid am labialen Kronenrand. Auffallend ist bei einigen Exemplaren eine teilweise starke Verlängerung des labialen Vordercingulums bis an den Außenabhang des Hypoconids. Dies ist besonders deutlich beim Typusmolaren PIM/P 282 (Abb. 17 a) zu beobachten. Der freie Hypoconidhinterarm erreicht meist die gleiche kräftige Ausbildung und Länge wie bei den M_1 .

Die M_3 (Abb. 17 a, HLM/Hhm. 698) sind im Vorderabschnitt den M_2 durchaus ähnlich gebaut, wenn auch der Protoconidhinterarm nun völlig vom Metaconid gelöst ist. Der Längsgrat ist weiterhin gestärkt, die von ihm ausgehenden Querfortsätze sind erheblich reduziert, besonders das labiale Ectomesolophid kann völlig fehlen. Dagegen ist das Mesolophid meist noch mehr oder weniger deutlich vorhanden.

An einigen Stücken neigt dieses dazu, sich durch feine Zwischengrätchen mit der Nachjochkante zu verbinden. Durch die Breitenreduktion im hinteren Abschnitt der Zahnkrone sind Hypoconid und Entoconid einander stark genähert, die Nachjochkante ist stark verkürzt. Das breite, massiv gebaute Schlußcingulum läßt nur noch selten die Andeutung eines freien Hypoconidhinterarms erkennen. Allgemein ist die

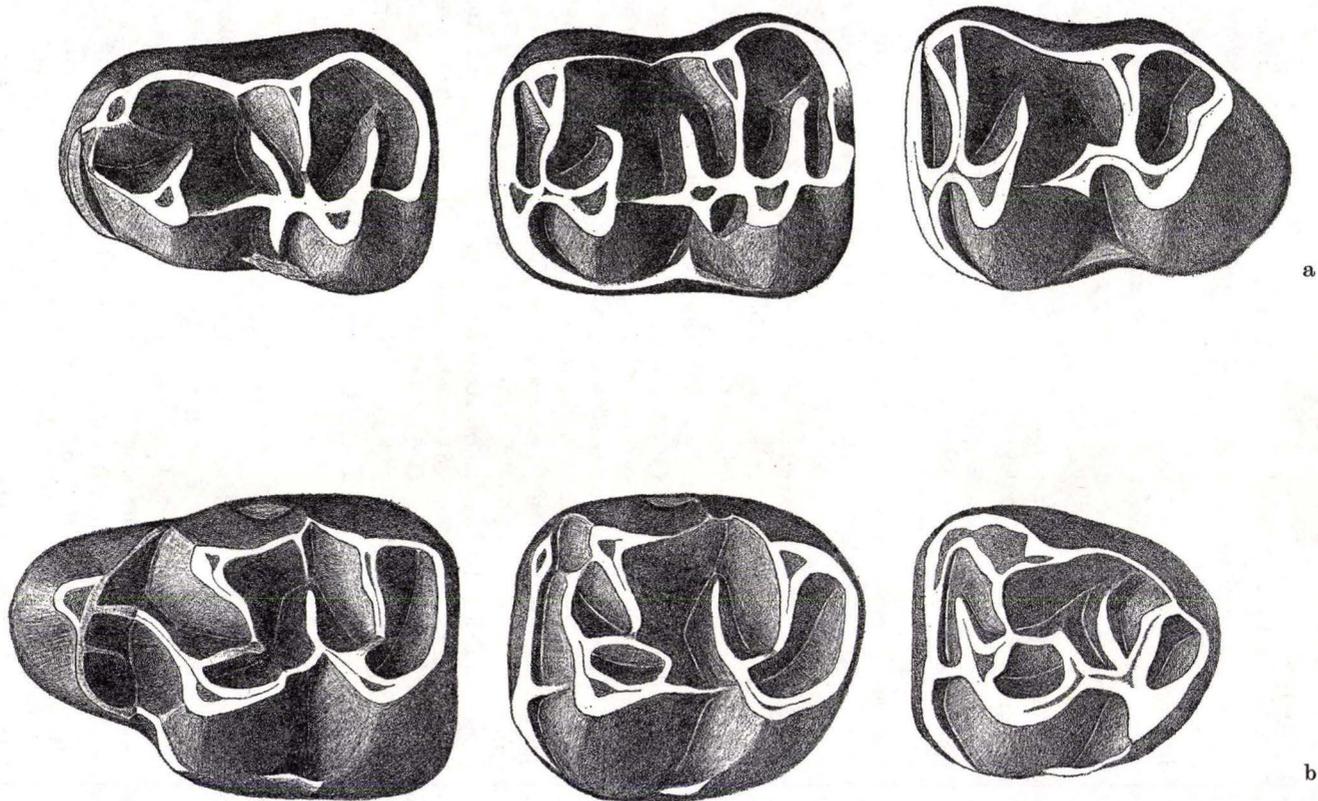


Abb. 17. *Paracricetodon walgeri* BAHLO von Heimersheim. $\times 25$.

- a) M_1 – M_3 inf. sin. (zusammengestellt). M_1 : HLM/Hhm. 869 (invers), M_2 : PIM/P 282 – Holotypus –, M_3 : HLM/Hhm. 698 (invers).
 b) M^1 – M^3 sup. sin. (zusammengestellt). M^1 : HLM/Hhm. 866 (invers), M^2 : HLM/Hhm. 894, M^3 : HLM/Hhm. 699.

Außenbucht schräg nach hinten gestellt, im Zusammenhang hiermit der Längsgrat verhältnismäßig schräg gerichtet. Vor- und Nachjochkante sind bei den M_3 stabil.

Oberkiefergebiß. — Beachtlich ist der hohe Symmetriegrad im Bau der oberen Molaren. Die Innen- und Außenhöcker werden hier von vorn nach hinten durch exakt parallel zueinander verlaufende Schmelzkanten verbunden. Der vom Hypoconus rückwärtig abfallenden Kante entspricht morphologisch die Schmelzleiste am hinteren Metaconusabhang. Dem Hypoconusvorderarm läuft am labialen Zahnrand die Vorderkante des Metaconus parallel. Dem rechtwinklig auf den Hypoconusvorderarm treffenden Hinterarm des Protoconus entspricht die in gleicher Richtung verlaufende rückwärtige Schmelzkante des Paraconus. Dem (besonders bei den M^1) schräg nach vorn gerichteten Protoconusvorderarm liegt schließlich am äußeren Zahnrand eine flache, am Paraconus nach vorn hinablaufende Schmelzrippe parallel. Zu den letztgenannten beiden Strukturen kommt bei den M^1 als dritte Parallele noch das linguale Vordercingulum am Vorderabhang des Protoconus. Endlich nehmen auch die beiden Haupthöckerpaare verbindenden Querjochs einen \pm gleichgerichteten Verlauf.

Anders als bei den vorderen Unterkiefermolaren spielt der Anteroconus der M^1 (Abb. 17 b, HLM/Hhm. 866) morphologisch eine größere Rolle. Er wird durch ein ähnlich breites Quertal vom vorderen Höckerpaar getrennt, wie es auch zwischen den beiden Haupthöckerpaaren ausgebildet ist. Er kann einen großen Teil der vorderen Zahnbreite einnehmen und erreicht nahezu mit seiner Spitze das Niveau der vier Haupthöcker. Im Profil erscheinen die M^1 daher — besonders von der labialen Seite — als „Sägezahn“ mit drei gleichwertigen Spitzen (Abb. 18 d, HLM/Hhm. 891).

Die zwischen Proto- und Hypoconus überwiegend schräg nach hinten eingreifende schmale Bucht wird im linguale Ausgang durch eine kurze Schmelzbarre verschlossen, die sich noch mehr oder weniger weit am Hypoconusvorderabhang hinausziehen kann.

Die Verbindung zwischen den beiden wichtigen, nahezu halbmondförmig gebauten Innenhöckern durch Protoconushinterarm — Hypoconusvorderarm kann unterbrochen sein, indem ersterer vorher endet oder aber indem letzterer einen eigenen kurzen Schmelzsporn nach vorn aussendet, ohne jedoch damit den Protoconushinterarm zu erreichen. In der Regel ist die genannte Verbindung bei den mir vorliegenden M^1 jedoch komplett.

Der Protoconusvorderarm ist schräg nach vorn gerichtet und stets mit dem Vordercingulum nahe dem labialen Kronenrand verbunden. Diese Verbindungsstelle markiert den Gipfel des Anteroconus. Wenig weiter lingual weist das Vordercingulum eine zweite kleinere (seltener auch nahezu gleichwertige) Anschwellung auf, von welcher in allen Fällen nach rückwärts ein kurzer Schmelzfortsatz etwa bis in die Mitte des vorderen Quertals hinabläuft. Das linguale Vordercingulum endet am vorderen Protoconusabhang und schickt kurz vor seiner Endigung meist noch einen kleinen Schmelzsporn hangaufwärts. Das labiale Vordercingulum läuft am vorderen Paraconusabhang aus. Die vom Paraconus ausgehende Vorjochkante ist zunächst quer bis \pm rückwärts gerichtet. Sie biegt dann etwa in der Kronenmitte scharf nach vorn um und verbindet sich mit dem Protoconusgipfel oder inseriert unmittelbar davor an dessen Vorderarm. An der Umbiegungsstelle kann durch einen kurzen

rückwärtigen Schmelzfortsatz die Tendenz zu einer Verbindung mit dem Protoconus-hinterarm gegeben sein.

Der Hypoconusvorderarm endet meist in der zentralen Kauflächendepression, kann aber auch ausnahmsweise die labiale Zahnwand zwischen Para- und Metaconus erreichen. Seltener ist er dem Metaconusvorderabhang deutlich angenähert und scheint sich in diesen Fällen mit ihm verbinden zu wollen. Dieser Eindruck wird unterstützt durch den Umstand, daß in diesen Fällen die Vorderwand des hinteren Außenhöckers eine fast kantenförmige Verdickung aufweist. Die Nachjochkante verläuft weniger geschwungen als das Paraloph, engt aber auch durch seine leichte Biegung das hintere Quertal stark ein, und inseriert überwiegend direkt am Hypoconusgipfel, seltener an dessen Vorderarm.

Die M^2 haben etwa subquadratischen Umriß, sind jedoch in ihrem Hinterabschnitt durchweg etwas schmaler gebaut (Abb. 17 b, HLM/Hhm. 894). An den Anteroconus der M^1 erinnert noch die — z. T. recht deutliche — Anschwellung des Vordercingulums am labialen Zahnrand.

Das zwischen Anteroloph und vorderem Höckerpaar liegende Quertal wird durch einen kurzen Längsgrat (welcher dem schon bei den M^1 erwähnten Schmelzfortsatz am Protoconusvorderhang entspricht) in einen lingualen und einen labialen Abschnitt unterteilt.

Der Protoconusvorderarm kann selten, aber in auffallender Weise noch mit dem bereits genannten Anteroconusrest verbunden sein. Meist endet er aber frei vor dem Paraconusabhang, ohne je den labialen Zahnrand zu erreichen. Er kann sich jedoch ausnahmsweise wieder schräg nach hinten richten und bis an den Gipfel des Paraconus hinaufziehen. Diesem nur in einem Fall beobachteten Zustand steht eine andere Variante insofern gegenüber, als dem auf halber Höhe endenden Protoconusvorderarm vom Gipfel des Paraconus ein kurzer Schmelzsporn entgegengeschickt wird. Mehrere Molaren neigen dazu, überdies gleichzeitig Verbindungen zwischen Anteroconus und Paraconus herzustellen, wodurch sich die Verhältnisse weiterhin komplizieren.

Interessanterweise besteht bei zwei Exemplaren auch die Tendenz, eine entsprechende Verbindung zwischen Hypoconusvorderarm und Metaconus herzustellen.

Gegenüber den M^1 zeigen alle mittleren Molaren eine deutlich tiefere Einbuchtung der labialen Zahnwand, welcher sich zudem noch ein weiteres hinteres Grübchen anschließen kann.

Stärker ausgebildet als bei den M^1 ist die Tendenz, eine Querverbindung zwischen Vorjochkante und Protoconushinterarm herzustellen. Ein solcher Kontakt ist bei nahezu allen Zähnen zumindest angedeutet, bei einigen komplett wie bei HLM/Hhm. 894 (Abb. 17 b). In einem Fall geht vom Hypoconusvorderarm ein Schmelzsporn aus, der parallel zum Protoconushinterarm verläuft und als Anlage eines echten Längsgrats zu deuten ist.

Vor- und Nachjochkante der M^2 sind allgemein weiter nach vorn gerichtet, die Insertionsstellen an den Vorderarmen der Innenhöcker entsprechend weiter nach vorn verschoben.

Die M^3 (Abb. 17 b, HLM/Hhm. 699) zeigen die üblichen, durch die Breitenreduktion im hinteren Kronenabschnitt bedingten Veränderungen. Das Ausmaß dieser Reduk-

tion ist jedoch unterschiedlich: Es liegen Verf. Zähne vor, die hierin nur graduell von den ohnehin schon verschmälerten M^2 abweichen. Das hintere Höckerpaar ist bei ihnen kaum reduziert, insbesondere hat der Metaconus durchaus noch seine Selbständigkeit bewahrt. Entsprechend sind auch die Schmelzjoche noch wie bei den mittleren Molaren erhalten. Im anderen Extremfall läßt das Schlußcingulum bestenfalls noch eine als Hypoconus zu deutende Anschwellung erkennen, der Metaconus tritt dann morphologisch überhaupt nicht mehr in Erscheinung, was die Interpretation der verschiedenen Schmelzgrätchen insgesamt erheblich erschwert. Die Mehrzahl der M^3 weist jedoch Veränderungen auf, die sich in der Mitte zwischen beiden genannten Extremen bewegen.

Ihr Umriß ist generell rundlich-dreieckig. Ihre Vorderpartie erinnert noch an diejenige der M^2 , wenn auch bereits der Paraconus an Umfang verloren hat. Die Vorjochkante ist z.T. auffallend schwächer als bei den M^1 und M^2 angelegt. In einem Fall ist sogar wider Erwarten die Verbindung Protoconusvorderarm — Paraconus enger als die über die Vorjochkante hergestellte Verbindung. Im allgemeinen jedoch ist der Protoconusvorderarm besser vom Paraconus getrennt, andererseits auch nicht mehr mit der Anteroconusspur — die andeutungsweise immer noch am labialen Vordercingulum zu erkennen ist — verbunden. Die Vorjochkante inseriert noch weiter vorn am Protoconusvorderarm als bei den M^2 . Der Hypoconusvorderarm reicht weiter nach labial als bei den vorderen Molaren und verbindet sich überwiegend mit der äußeren Schmelzwand.

An einem Exemplar ist er vom Hypoconus gelöst und dem Protoconushinterarm angegliedert, so daß letzterer sich bis zum labialen Zahnrand zu verlängern scheint. Eine Reihe von weiteren winzigen Schmelzspitzchen und Grätchen kann im Vergleich zu den M^2 das Kaufächenbild zusätzlich komplizieren.

1.2.4.1.2. Beziehungen und Vergleiche

Die Gattung *Paracricetodon* umfaßte bis vor kurzem vier Arten. Von den seinerzeit vorliegenden und durch SCHAUB 1925 untersuchten drei Spezies wurde *P. cadurcensis* als die primitivste, *P. confluens* als die evoluierteste Form bezeichnet, wobei SCHAUB (1925: 61) eine direkte Abstammung der letzteren von der ersteren nicht ausschloß. Die dritte, gegenüber *P. confluens* noch größere Art *P. spectabilis* nimmt dem gleichen Autor zufolge hinsichtlich ihrer Entwicklungshöhe eine mittlere Stellung ein. Zur phylogenetischen Stellung der vierten Spezies *P. dehmi* innerhalb des Genus *Paracricetodon* führte HRUBESCH (1957: 269) aus, daß

„*P. dehmi* noch den gesamten Variationsbereich des Genus umfaßt. Es vereinigt in sich sozusagen noch sämtliche anderen Spezies und enthält gewissermaßen die Möglichkeiten, durch Isolierung der einzelnen extremen Ausbildungsformen jede der drei anderen *Paracricetodon*-Arten aus sich hervorgehen zu lassen. Unterstützt wird diese Annahme von *P. dehmi* als Ausgangsform der übrigen *Paracricetodon*-Entwicklung durch die geringe Größe dieser Spezies ...“.

Läßt sich diese Annahme HRUBESCHS aufrechterhalten oder muß man zu einer anderen Vorstellung kommen, nachdem das Genus um eine weitere Spezies *P. walgeri*

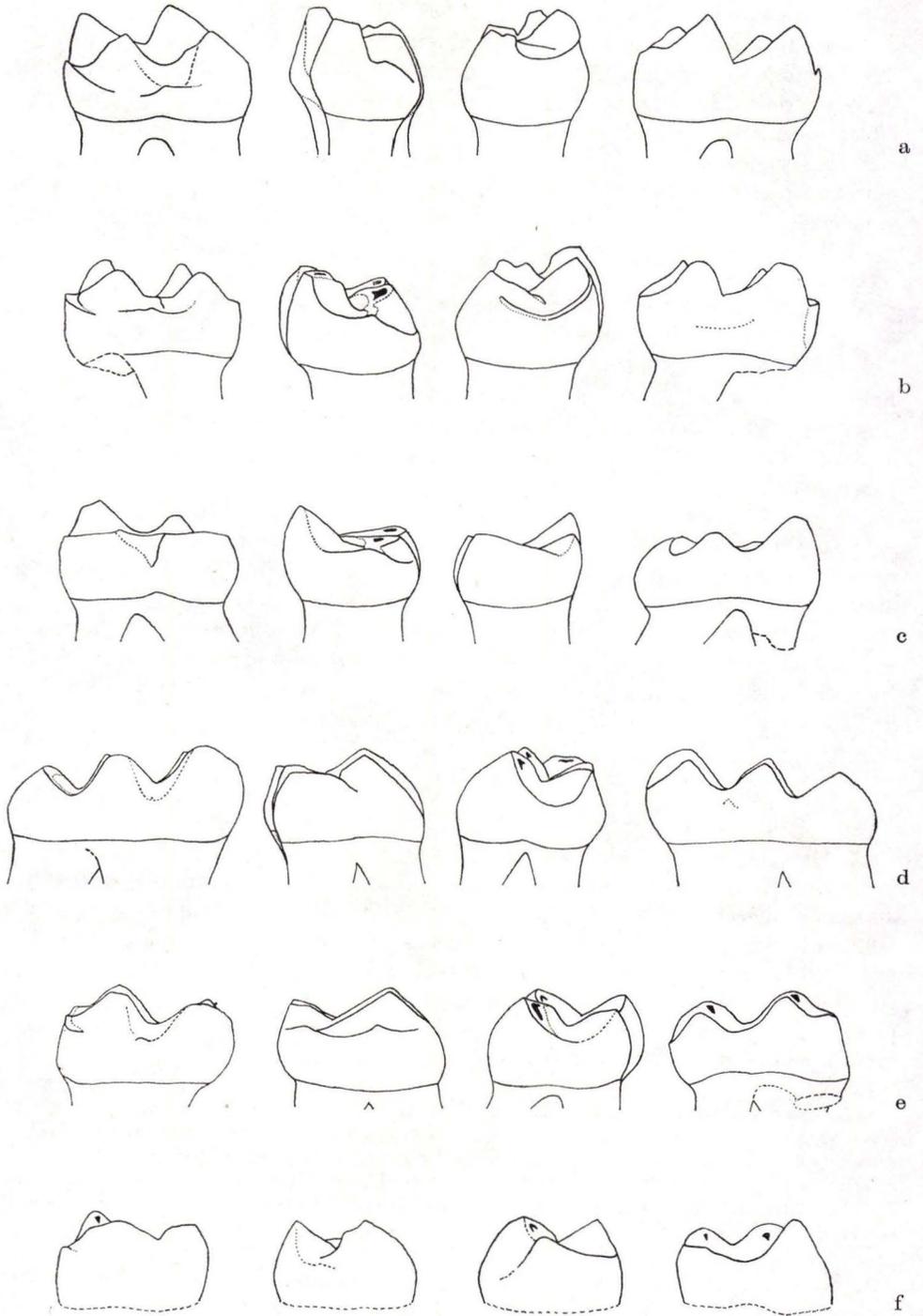


Abb. 18.

bereichert wurde? Zur Beantwortung dieser Frage werden die wichtigsten Merkmale der einzelnen oben genannten Formen noch einmal aufgeführt.

P. spectabilis

Diese Art wurde von SCHLOSSER (1884) als *Cricetodon spectabile* nach einer aus den Phosphoriten von Mouillac stammenden Mandibel ohne Abbildungen beschrieben. Die Kenntnis weiterer Unterkiefermaterialien aus dem Quercy und vom Grenchentunnel sowie erster Maxillarzähne (ebenfalls aus dem Quercy, aber auch aus dem stratifizierten Oligozän von St.-Martin-de-Briatexte, Oensingen-Ravellen und vom Grenchentunnel) geht auf SCHAUB (1925) zurück. SCHAUB erkannte die Sonderstellung dieses Gebißtyps innerhalb der Cricetiden und begründete mit *P. spectabilis* als Typusspezies seinerzeit die neue Gattung *Paracricetodon*. *P. spectabilis* ist der größte bisher bekannte Paracricetodontine. Seine Molaren sind verhältnismäßig schlank und einfach gebaut. Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied zu dem kleinen und komplizierter strukturierten *P. walgeri*. Darüber hinaus ergeben sich im wesentlichen folgende weiteren Unterschiede:

Im Mandibulargebiß von *P. spectabilis* ist der M_3 relativ stärker verlängert und besitzt eine Vorjochkante, die sich dem linguale Vordercingulum weitgehend annähert bzw. sich mit diesem eng verbinden kann. Ein Hypoconidhinterarm ist an den M_3 auch nicht mehr andeutungsweise zu erkennen. Der Protoconidhinterarm ist meist weiter vom Metaconid gelöst, der Längsgrat besser ausgebildet. Bei den M^2 ist die Nachjochkante bereits stabil. Im Maxillargebiß ist bei *P. spectabilis* der M^2 in seinem Hinterabschnitt nicht, der M^3 nur schwach reduziert, so daß letzterer im Umriß beinahe noch an die hinten deutlich schmaleren M^2 von *P. walgeri* erinnert. Bei den M^1 der Typusart ist die Vorderknospe schlank und weit nach vorn ausgebaucht. Die Verbindungsstelle zwischen Vordercingulum und Protoconusvorderarm liegt weiter am äußeren Zahnrand, so daß der Vorderarm des ersten Innenhügels mehr quer gerichtet ist als bei *P. walgeri*. Die Vorjochkante ist bei den oberen Molaren generell weniger weit zurückgebogen und inseriert weiter hinten am Protoconusvorderarm bzw. häufiger am Protoconusgipfel als bei der Spezies aus dem Mainzer Becken. Eine Tendenz zur Verbindung zwischen Vorjochkante und Protoconushinterarm ist bei *P. spectabilis* nicht deutlich zu erkennen. Die Nachjochkante verbindet sich vorwiegend mit dem Hypoconusgipfel, wohingegen sie bei *P. walgeri* an dessen Vorderarm inseriert.

Abb. 18. *Paracricetodon walgeri* BÄHLO von Heimersheim. $\times 13$.

Mandibular- und Maxillarmolaren in Profilansicht. Links: von labial (inf.) bzw. lingual (sup.). Mitte links: von vorn. Mitte rechts: von hinten. Rechts: von lingual (inf.) bzw. labial (sup.).

- a) M_1 inf. sin.: HLM/Hhm. 869 (invers).
- b) M_2 inf. sin.: PIM/P 282 — Holotypus.
- c) M_3 inf. sin.: HLM/Hhm. 662
- d) M^1 sup. sin.: HLM/Hhm. 891.
- e) M^2 sup. sin.: HLM/Hhm. 875.
- f) M^3 sup. sin.: HLM/Hhm. 350 (invers).

Nach den von SCHAUB (1925) erarbeiteten Kriterien, welche in Abschn. 1.2.3. noch einmal zusammengestellt sind, hat *P. spectabilis* damit ein insgesamt moderneres Gepräge. Auf die hieraus abzuleitenden stammesgeschichtlichen Folgerungen ist weiter unten noch einmal zurückzukommen.

P. confluens

Als nahe bei der Typusart stehend beschrieb SCHAUB (1925) hierzu eine aus den Phosphoriten von Caylus stammende Mandibel mit M_{1-3} . Die bis heute noch nicht besser belegte Form ist nur wenig kleiner als *P. spectabilis*, unterscheidet sich aber von letzterer Art merklich durch eine Reihe höher evoluerter Merkmale. Ebenso deutlich lassen sich *P. confluens* und *P. walgeri* gegeneinander abgrenzen, wozu als weiteres trennendes Merkmal die Größendifferenz zwischen beiden Formen kommt. *P. confluens* unterscheidet sich durch folgende Merkmale als verhältnismäßig moderne Form von der Heimersheimer Spezies:

Die hintere Trigonidkante ist progressiv und schon beinahe am M_1 unterbrochen, der Trigonidtrichter also am M_2 und M_3 nach hinten geöffnet. Der Hypoconidhinterarm ist schon an den beiden vorderen Molaren verhältnismäßig schwach ausgebildet und nahezu mit dem Schlußcingulum verschmolzen, so daß nur noch ein kurzes freies Ende von ihm erhalten geblieben ist. Am M_3 fehlt dieses Element vollkommen. *P. confluens* zeichnet sich weiterhin durch einen besser entwickelten Längsgrat aus. Die Molaren dieser Art sind im übrigen verhältnismäßig schlanker gebaut als die Heimersheimer Unterkieferzähne. Schließlich ist bei ersteren die linguale Zahnwand zwischen Meta- und Entoconid tiefer eingeschnitten.

P. cadurcensis

SCHLOSSER hatte (1884) diese Art für drei Mandibeln aus den Phosphoriten von Mouillac errichtet. Der gleichen Form schloß SCHAUB später (1925) zwei weitere, ebenfalls aus dem Quercy stammende Unterkiefer sowie einen M^2 aus dem Grenchentunnel (HRUBESCH ordnete 1957 dann diesen Molaren seiner Art *P. dehmi* zu) an. Schließlich gab TOBIEN (1954) in seiner vorläufigen Mitteilung über die Fauna von Heimersheim *P. cadurcensis* auch aus dieser Fundstelle bekannt. Die vergleichende Untersuchung der einzelnen Gebißmerkmale ergibt jedoch, daß es sich bei der SCHLOSSERSchen Art und *P. walgeri*, dem einzigen Heimersheimer Paracricetodontinen, aufgrund der nachstehend aufgeführten Kriterien um zwei klar gegeneinander abgegrenzte Formen handelt:

Die Quercyspezies weist eine besonders enge Verbindung zwischen Protoconidhinterarm und Metaconid auf, welche selbst bei den hinteren Molaren erhalten bleibt. Eine deutliche Vorjochkante fehlt den vorderen Molaren und ist erst bei den M_3 ausgebildet. Der freie Hypoconidhinterarm ist kräftig und tritt bei den M_3 der in Rede stehenden Spezies stärker in Erscheinung als bei den entsprechenden Zähnen von *P. walgeri*, wo sich bekanntlich nur noch Spuren desselben erhalten haben. Wesentlich kräftiger ist bei *P. cadurcensis* der Längsgrat ausgebildet, der schon an den M_1 eine Verbindung zwischen vorderem und hinterem Außenhöcker herstellt. Als weiteres

grennendes Merkmal sei schließlich der Größenunterschied zwischen beiden Spezies erwähnt. Die Längenwerte der im übrigen schlanker gebauten Molaren von *P. cadurcensis* liegen noch deutlich über denjenigen der Zähne von Heimersheim.

Zweifelloos repräsentiert aufgrund der genannten Unterscheidungsmerkmale — abgesehen von der deutlicheren Anlage des Längsgrats — *P. walgeri* ein höheres Entwicklungsstadium, als es für die Quercyform angenommen werden muß. Dem kann auch die Tatsache nicht widersprechen, daß *P. cadurcensis* die größere der beiden Spezies ist.

P. dehmi

Insgesamt lagen HRUBESCH (1957) zur Beschreibung dieser Art über 300 Molaren vor, die vor allem aus der mittloligozänen Spaltenfüllung von Bernloch/Krs. Münsingen stammen. Einzelne Molaren kommen weiterhin aus den Spaltenfüllungen von Weidenstetten/Ulmer Alb (Unteroligozän), Ehingen a. D. (Mittloligozän) und Burgmagerbein/Bissingen (Oberoligozän) sowie aus dem Stampium des Grenchentunnels. *P. dehmi* ist aufgrund des reichen Fundmaterials die am besten belegte Spezies der Gattung *Paracricetodon*. Sie wurde überdies durch HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) aus dem „Oligocène moyen“ von St.-Martin-de-Castillon im Becken von Apt/Frankreich gemeldet. Bis auf die Tatsache, daß diese Form gegenüber dem Typusmaterial etwas kleiner sein soll, liegen Verf. nähere Angaben nicht vor. Die nachstehenden Ausführungen beziehen sich daher ausschließlich auf das von HRUBESCH beschriebene Material.

Da es sich um eine Form handelt, deren Größenverteilung unter allen anderen Arten derjenigen von *P. walgeri* am besten genähert ist, und die nach HRUBESCH „noch den gesamten Variationsbereich des Genus umfaßt“, muß *P. dehmi* besondere Aufmerksamkeit zugewendet werden.

In Abb. 19 ist das Längen/Breitenverhältnis der Molarenmaße von *P. dehmi* (aus Bernloch, nach HRUBESCH 1957: 258, Abb. 1) und *P. walgeri* gegenübergestellt. Diese Übersicht ergibt folgendes Bild: Die Mandibular- und Maxillarzähne von *P. dehmi* als der größeren Form erscheinen hauptsächlich im rechten oberen Feld der Diagramme. Nach links unten schließen sich jeweils die entsprechenden Molaren des kleineren *P. walgeri* an. Zwar treten randlich Überschneidungen der Längen/Breitenfelder auf, doch häufen sich die Werte zu Maxima in klar getrennten Bereichen. Besonders scharf ist dabei die Trennung bei den oberen M^3 (wo sich die Verteilungsfelder nicht berühren) und auch bei den unteren M_3 mit nur geringfügiger Überlappung der Felder.

HRUBESCH stellt für *P. dehmi* die folgende Diagnose (1957: 252):

„Kleine Spezies von *Paracricetodon*, mit besonders kräftig ausgebildeter Vorjochkante bei den unteren Molaren, die teilweise sogar an M_1 auftritt. Hintere Trigonidkante sehr variabel, Trigonidtrichter offen oder geschlossen. Hypoconidhinterarm kräftig und lang, teilweise auch am M_3 vorhanden. Bei den oberen Molaren Vorjochkante gut ausgeprägt, Umriß des M_3 ein abgerundetes Dreieck“.

Weiteren Aufschluß über die Beschaffenheit der Zähne von *P. dehmi* erbringen die sorgfältigen Variabilitätsstudien, welche HRUBESCH an 321 Molaren aus Bernloch

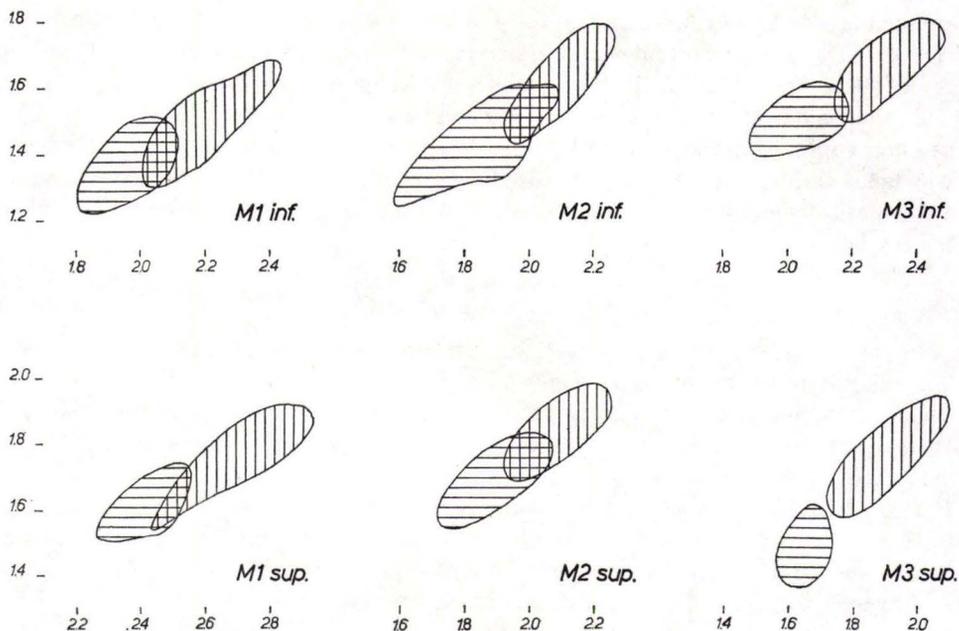


Abb. 19. Das Längen-Breiten-Verhältnis der unteren und oberen Molaren von *Paracricetodon walgeri* BAHLO von Heimersheim (horizontale Schraffen) und *Paracricetodon dehmi* HRUBESCH von Bernloch (vertikale Schraffen).

durchführte. Hieraus ergeben sich verschiedene für einen Vergleich wichtige Details, auf die nachstehend etwas näher eingegangen wird.

Bei den Unterkiefermolaren von *P. dehmi* kann eine Vorjochkante schon bei den M_1 in ausgeprägter Form existieren, wenn sie auch als in der Regel der Nachjochkante gegenüber deutlich schwächer bezeichnet wird. Bei den M_2 ist sie dann in Ausbildung und Lage sehr gefestigt und meist ebenso kräftig wie das Entolophid. Der Längsgrat ist schon bei den M_1 deutlich ausgebildet, auch die Nachjochkante wird bei den vorderen Molaren als bereits außerordentlich stabil beschrieben. Demgegenüber fehlt bei den M_1 von *P. walgeri* jede Spur einer Vorjochkante, die im übrigen auch bei den M_2 teilweise noch schwach und unsicher wirkt. Auch die Nachjochkante fehlt gelegentlich bei den M_1 der Heimersheimer Form. Sie ist im übrigen ungewöhnlich schwach entwickelt, indem sich ihr Relief kaum über den Boden der Bucht zwischen den beiden Hinterhügeln erhebt. Stabiler wird das Entolophid erst bei den M_2 und schließlich bei den M_3 . Von einem eigentlichen Längsgrat kann bei den Heimersheimer M_1 noch nicht gesprochen werden. Diese Verbindung zwischen den beiden Außenhöckern fehlt entweder völlig oder besteht nur in einer flachen am Boden der zentralen Kauflächendepression ausgebildeten Längsrippe. Erst bei den M_2 verstärkt sich ihr Relief. Das Vorderende kann dabei schon merklich am Protoconidhinterabhang hinaufreichen. Eine weitere Verstärkung des Längsgrats über das genannte Maß hinaus ist jedoch auch bei den M_3 nicht festzustellen.

Eine beträchtliche Variabilität zeigt bei den Bernlocher Molaren die hintere Trigoidkante. Die durchschnittliche Stärke der Verbindung zwischen Protoconidhinterarm und Metaconid dürfte jedoch allgemein den Verhältnissen bei *P.walgeri* entsprechen. Dies gilt in gleicher Weise auch für die Ausbildung des Hypoconidhinterarms.

Generell erscheinen die unteren Molaren von *P.dehmi* etwas gestreckter, besonders die M_3 im hinteren Abschnitt weniger in der Breite reduziert.

Auch die Maxillarzähne von *P.dehmi* sind allgemein etwas schlanker gebaut, die M^3 wirken dabei in der Längsachse weniger komprimiert als es bei den Heimersheimer Molaren der Fall ist. Überdies ergeben sich zwischen beiden Spezies noch folgende Unterschiede: Bei den vorderen Molaren von Bernloch verläuft der Protoconusvorderarm mehr transversal und verbindet sich praktisch erst sehr nahe dem labialen Kronenrand mit dem Vordercingulum. Die weiter oben für die M^2 von *P.walgeri* geschilderte Tendenz zur Verbindung zwischen Protoconusvorderarm und Paraconus einerseits sowie zwischen Hypoconusvorderarm und Metaconus andererseits spielt bei den Molaren von *P.dehmi* keine Rolle und findet vereinzelt nur schwachen Ausdruck in der Anlehnung des Protoconusvorderarms an den Paraconusvorderarm.

Die Jochkanten verlaufen bei letzterer Art weniger geschwungen. Eine Neigung zu einer akzessorischen Verbindung zwischen Protoconushinterarm und Vorjochkante ist im Gegensatz zu den Zähnen von *P.walgeri* nur undeutlich ausgeprägt.

Die Gesamtheit der trennenden Merkmale zwischen beiden Spezies führt zu dem Schluß, daß *P.dehmi* aufgrund der besser entwickelten Vorjochkante und des kräftigeren Längsgrats im Unterkiefergebiß ein etwas höheres Entwicklungsstadium repräsentiert als *P.walgeri*. Diese Annahme wird weiterhin bekräftigt durch das bei den oberen Molaren (in erster Linie M^2) „modernere“ Verhalten der beiden Querjoch. Weiter vorn, im beschreibenden Abschnitt wurde gezeigt, daß *P.walgeri* im Gegensatz hierzu eine mehr oder weniger deutliche Tendenz zur Verbindung des Protoconusvorderarms aber auch des Hypoconusvorderarms mit dem jeweils gegenüberliegenden Außenhöcker aufweist. Im Sinne von SCHAUB (vgl. Abschn.1.2.3. dieser Arbeit) liegen hiermit noch Andeutungen der „alten“ Jochkanten eines hypothetischen Cricetidenvorfahren vor. Damit verliert die Aussage HRUBESCHS, daß *P.dehmi* den gesamten Variationsbereich des Genus *Paracricetodon* umfaßt, mit Kenntnis von *P.walgeri* ihre Gültigkeit.

Die wichtigsten Ergebnisse der Vergleiche zwischen *P.walgeri* und den anderen *Paracricetodon*-Spezies seien nachstehend noch einmal zusammengefaßt:

P.cadurcensis ist hinsichtlich seiner Entwicklungshöhe das ursprünglichste Mitglied der Gattung. Bedauerlicherweise ist diese Art — wie auch *P.confluens* — lediglich durch Mandibularzähne belegt. Zwar stellte SCHAUB (1925: 61) einen isolierten M^2 aus dem Stampium des Grenchenbergtunnels/Schweiz aufgrund seiner Dimensionen zu dieser Spezies, doch ist diese Zuordnung unsicher. HRUBESCH (1957: 267) wies später das gleiche Stück — wiederum im wesentlichen wegen der besser zu *P.dehmi* passenden Abmessungen — dieser süddeutschen Art zu. In der Tat paßt nun der betreffende Molar in die Variabilitätsbreite von *P.dehmi*, er könnte wegen seines dem Paraconus eng anliegenden Protoconusvorderarms sowie wegen der stark geschwungen verlaufenden Vorjochkante ebensogut jedoch zu *P.walgeri* gestellt werden. Schließlich ist

auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß es sich wirklich — wie SCHAUB vermutete — um einen ersten Beleg des Oberkiefergebisses von *P. cadurcensis* handelt.

P. walgeri ist die gegenüber der SCHLOSSERSchen Spezies nächst modernere Form.

P. dehmi und *P. spectabilis* repräsentieren nach der Gesamtheit ihrer Gebißmerkmale ein etwas höheres Entwicklungsstadium als die Art aus dem Mainzer Becken.

P. confluens ist aufgrund der Ausbildung seiner Mandibularmolaren zweifellos höher evoluiert als die vorgenannten Arten.

Erlaubt nun dieser rein morphologische Befund eine Aussage über die Evolution des Genus *Paracricetodon* im Oligozän? Die Ableitung möglicher phylogenetischer Beziehungen macht zunächst einmal einen Altersvergleich der einzelnen Formen erforderlich. Nachstehend seien daher diejenigen Fundstellen im stratifizierten Oligozän aufgeführt, welche bisher Reste von *Paracricetodon* geliefert haben:

- Les Matelles: *Paracricetodon* sp. — THALER 1966: 139,
- Oensingen: *P. spectabilis* — SCHAUB 1925: 58,
- Grenchentunnel: *P. spectabilis* — SCHAUB 1925: 58 / *P. cadurcensis* — SCHAUB 1925: 61 (= *P. dehmi* — HRUBESCH 1957: 267),
- St.-Martin-de-Castillon: *P. dehmi* — HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE 1971: 2432,
- St.-Martin-de-Briatexte: *P. spectabilis* — SCHAUB 1925: 58,
- Heimersheim: *P. walgeri* — BAHLO 1972,
- Balm: *P. cf. cadurcensis* — VIANEY-LIAUD 1969: 237.

Wie man sieht, liegen (nach Tab. 1, Abschn. 0.5 dieser Arbeit) damit die Fundstellen von *P. spectabilis* im Niveau von Les Chapelins (St.-Martin-de-Briatexte) und Antoingt (Oensingen, Grenchentunnel). *P. walgeri* nimmt altersmäßig eine Zwischenstellung ein, nachdem Heimersheim nach seiner übrigen Fauna ein neues Säugerniveau zwischen Les Chapelins und Antoingt repräsentiert (s. Kap. 3). In das Niveau von Heimersheim gehört auch *P. dehmi* aus St.-Martin-de-Castillon. Die Gebißreste von *P. cadurcensis* aus Balm (Niveau von Montalban) und vom Grenchentunnel sind zu unsicher bestimmt, um hier eine zuverlässige Aussage zur Hand zu haben. Das gleiche gilt für *Paracricetodon* sp. (1 M₃) aus Les Matelles (Niveau von Antoingt).

Den oben genannten Lokalitäten steht eine Reihe von nicht stratifizierten oligozänen Fundstellen gegenüber. Sie liegen einmal im Quercy (Caylus: *P. confluens* — SCHAUB 1925: 59 und Mouillac: *P. spectabilis*, *P. cadurcensis* — SCHAUB 1925: 54ff. und 66), zum anderen aber im Gebiet des süddeutschen Juras. Hier wurde von HRUBESCH (1957) *P. dehmi* aus den Spaltenfüllungen von Weidenstetten/Ulmer Alb, Ehingen/Donau, Bernloch b. Münsingen und Burgmagerbein b. Bissingen gemeldet. Diesem Autor zufolge gehören Weidenstetten ins Unteroligozän, Ehingen und Bernloch ins Mitteloligozän und Burgmagerbein ins Oberoligozän. Das Alter von Mouillac ist nach der hier angetroffenen artenreichen Nagerfauna (vgl. SCHLOSSER 1884) nicht einheitlich, hauptsächlich aber wohl mitteloligozän und jünger (Niveaus von Montalban bis Antoingt, ?Boningen).

Dafür, daß Caylus „etwas jünger (Oberstampien)“ und damit oberoligozän zu sein scheint, wie HRUBESCH (1957: 270) schreibt, fehlen jegliche Anhaltspunkte. Im

Gegenteil weist der von FILHOL (1877) aus Caylus gemeldete Theridomyide *Oltinomya platyceps* nach THALER (1966: 98) eher sogar auf ein unteroligozänes Alter hin (gleiches würde allerdings auch für die Lokalität Mouillac gelten, von wo SCHLOSSER (1884) diese Form beschrieben hatte).

Insgesamt ist die Gattung *Paracricetodon* damit im wesentlichen auf das Mitteloligozän beschränkt (Abb. 20). Verf. sind nur einzelne Molaren von *P. dehmi* aus dem Unter- und Oberoligozän bekannt — in den tieferen Abschnitt des Oberoligozäns gehören schließlich auch die Funde von *P. spectabilis* aus Oensingen und dem Grenchentunnel sowie von *Paracricetodon* sp. aus Les Matelles. *P. dehmi*, im Mitteloligozän reich belegt, würde demnach eine durch das gesamte Oligozän laufende „*dehmi*-Linie“ bilden. Möglicherweise trifft jedoch die Bestimmung des einzigen unteroligozänen M_2 aus Weidenstetten als *P. dehmi* nicht den wahren Sachverhalt. Dieser Molar paßt zwar nach seinen Abmessungen gut zu dieser Spezies, ist sonst aber in der Ausbildung seines Schmelzmusters etwas progressiver. Es ist daher schwer vorstellbar, daß dieser Zahn einem frühen Vertreter der *dehmi*-Gruppe angehören soll. Auch die Bestimmung des oberoligozänen M^2 aus Burgmagerbein bedarf noch einer Überprüfung. Seine Zuordnung zu *P. dehmi* ist nach HRUBESCH (1957: 268) „zum mindesten in Erwägung“ zu ziehen, damit also nicht endgültig gesichert.

P. dehmi und *P. walgeri* stehen morphologisch einander sehr nahe, so daß durchaus an gewisse verwandtschaftliche Beziehungen gedacht werden muß. Möglicherweise haben beide Spezies einen gemeinsamen unteroligozänen Vorfahren. Sicher darf jedoch nicht der schon erwähnte M_2 aus Weidenstetten dieser Ausgangsform zugerechnet werden, da er sich gegenüber entsprechenden Heimersheimer Molaren als deutlich moderner erweist. Damit bleiben aber die gegenseitigen Beziehungen beider Arten vorerst offen. Im übrigen sind auch beide Spezies im Mitteloligozän klar voneinander getrennt.

P. walgeri aus Heimersheim scheint einen Vorläufer in *P. cf. cadurcensis* aus Balm zu haben. Die Gebisse beider Formen stimmen metrisch und strukturell recht gut überein. Die Molaren aus der schweizer Fundstelle sind zwar eine Spur größer, wirken aber bei auffallend ähnlichem Gepräge gegenüber den Zähnen von Heimersheim etwas ursprünglicher. Da zu der Spezies *P. cadurcensis* und auch zu den anderen Arten größere Übereinstimmungen fehlen, wird der Paracricetodontine aus Balm vorläufig als *P. cf. walgeri* benannt. Er kommt als frühe Form der *walgeri*-Linie auch insofern infrage, als Heimersheim jünger ist als Balm (Niveau von Montalban). Dieser Linie lassen sich bisher keine Funde aus noch älteren Ablagerungen zuordnen, auch kennt man keine Molaren aus noch jüngeren Fundstellen, die hierher gehören. Im übrigen bleibt abzuwarten, was unter den von HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) zu *P. dehmi* gestellten Gebißresten aus St.-Martin-de-Castillon zu verstehen ist, die zumindest metrisch zu *P. walgeri* passen würden.

Etwas älter als *P. walgeri* ist im Niveau von Les Chapelins (St.-Martin-de-Briatexte) *P. spectabilis*. Beide Formen sind (nach HRUBESCH) im Stampien des Grenchentunnels gleichzeitig anzutreffen, so daß sie zwei voneinander unabhängige Entwicklungslinien repräsentieren dürften. *P. spectabilis* ist insgesamt in den Niveaus von Les Chapelins und Antointg belegt. Ältere sowie auch jüngere Funde dieser Art sind nicht bekannt.

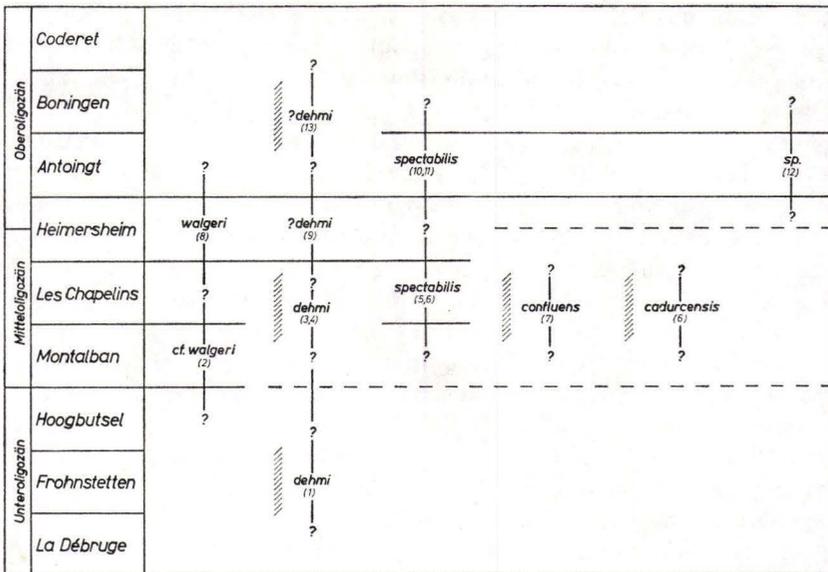


Abb. 20. Die Entwicklung und stratigrafische Verbreitung des Genus *Paracricetodon* SCHAUB (Fundorte mit Schraffen sind säugerstratigrafisch nicht näher einzuordnen). — 1: Weidenstetten, 2: Balm, 3: Ehingen, 4: Bernloch, 5: St.-Martin-de-Briatexte, 6: Mouillac (Quercy), 7: Caylus (Quercy), 8: Heimersheim, 9: St.-Martin-de-Castillon, 10: Oensingen, 11: Grenchenberg-Tunnel, 12: Les Matelles, 13: Burgmagerbein.

In den Phosphoriten des Quercy (Mouillac) und im Stampium des Grenchentunnels kommen (nach SCHAUB) weiterhin *P. spectabilis* und *P. cadurcensis* gemeinsam vor, so daß eine beide Formen verbindende vertikale Stammlinie nicht infrage kommt.

P. confluens als das modernste Mitglied des Genus könnte sich, wie SCHAUB (1925: 61) schon andeutete, morphologisch gut von *P. cadurcensis* ableiten lassen. Nun weiß man leider nichts über die gegenseitigen Altersbeziehungen von Mouillac und Caylus, hat aber auch keinen Grund zu der Annahme, daß Caylus etwa einem jüngeren Niveau angehören könnte. Vielmehr scheint *P. confluens* eine weitere eigenständige, neben den anderen Spezies im Mittelloligozän existierende Entwicklungslinie zu verkörpern. Eine Linie *cadurcensis-confluens* bliebe damit ohne stratigrafische Begründung.

Schließlich läßt sich auch *P. cadurcensis* als die primitivste Art der Gattung *Paracricetodon* ebenfalls nicht mit anderen Spezies in Zusammenhang bringen. Sie käme zwar strukturell durchaus als früher Vertreter von *P. walgeri* in Betracht, stammt aber aus einer Fundstelle im Quercy, die wahrscheinlich jünger ist als Balm und ist im übrigen auch größer. Ähnliches gilt für die Beziehungen dieser Art zu *P. dehmi*.

Diese Umstände lassen nur den Schluß zu, daß im Oligozän 5 Spezies vorliegen, die offenbar mehrere Entwicklungslinien repräsentieren. Abgesehen von einem einzigen unteroligozänen M_2 kennt man keinen frühen oligozänen Vertreter und weiß damit praktisch nichts über die Vorfahren der genannten fünf Spezies und deren gegen-

seitige entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen (immerhin ist anzunehmen, daß eine frühe *Paracricetodon*-Stammform morphologisch von *P. cadurcensis* nicht allzu weit entfernt sein sollte). Auch liegen außer einem isolierten M^2 aus dem Oberoligozän keinerlei weitere jüngere Belege vor, so daß ebenso wenig über die weitere Entwicklung dieser Gattung ausgesagt werden kann. Damit bleiben aber die Kenntnisse über *Paracricetodon* immer noch recht dürftig. Es ist zu hoffen, daß in naher Zukunft doch noch Gebißreste aufgefunden werden, die es erlauben, die um diese Nagergruppe bestehenden Kenntnislücken zu ergänzen.

1.2.5. Genus *Eucricetodon* THALER

Familie Cricetidae ROCHEBRUNE, 1883

Unterfamilie Eucricetodontinae, MEIN & FREUDENTHAL, 1971

Gattung *Eucricetodon* THALER, 1966

Über einhundert Jahre lang war es üblich, das Genus *Cricetodon* LARTET, 1851 (Typusart *C. sansaniensis* aus dem Miozän von Sansan/Frankreich) in gleicher Weise für eine Reihe von alt- und jungtertiären Formen anzuwenden.

Eine erste Aufspaltung dieses „grand genre“ setzte mit Errichtung der oligozänen Gattungen *Paracricetodon* und *Heterocricetodon* durch SCHAUB im Jahre 1925 ein. Auf der jungtertiären Seite gliederte erstmals FAHLBUSCH (1964) zwei neue Gattungen von dem alten Sammelgenus ab. FAHLBUSCH war es auch, der in der gleichen Arbeit die Forderung nach einer systematischen Abtrennung der älteren Formen von *Cricetodon* erhob, um damit den grundsätzlichen Unterschieden Rechnung zu tragen, die sich hier im Gebiß gegenüber den jungtertiären Arten zeigen.

Im Zuge einer provisorischen Neugruppierung der oligozänen „*Cricetodon*“-Spezies führte THALER (1966: 140 ff.) dann das neue Subgenus *Eucricetodon* ein, welchem er drei Jahre später (1969) den Rang einer eigenständigen Gattung verlieh. Diese Gattung umfaßt seither alle bis dahin zu *Cricetodon* gestellten oligozänen sowie auch einige miozäne Spezies. Der Vollständigkeit halber sei schon hier darauf hingewiesen, daß THALER 1969 eine weitere neue Gattung *Pseudocricetodon* errichtete, welche inzwischen einige kleine oligozäne Arten umfaßt.

Diagnose (VIANEY-LIAUD 1972a: 4): „Diffère de *Pseudocricetodon* par la taille plus grande, la structure des dents nettement bunodontes, la morphologie des crêtes généralement plus simple, le lobe postérieur de la M_3 inférieure généralement très réduit et la forme convexe du bord labial de la première molaire supérieure. L'antérocone de cette M^1 est généralement simple, tendant parfois à se dédoubler légèrement. Le bras postérieur de l'hypoconide peut être plus ou moins développé, parfois absent. L'antéroconide est toujours simple.“

Typusspezies: *Eucricetodon collatus* (SCHAUB, 1925) mit Typuslokalität Küttigen/Schweiz.

Weitere Arten: Nach VIANEY-LIAUD (1972a) gehören darüber hinaus zum Genus die oligozänen Spezies

praecursor SCHAUB, 1925

huberi SCHAUB, 1925

atavus MISONNE, 1957

quercyi VIANEY-LIAUD, 1972
huerzeleri VIANEY-LIAUD, 1972

Dazu kommen im Miozän die Spezies

gerandianus GERVAIS, 1848—1852
haslachensis SCHAUB, 1925
infralactorensis VIRET, 1930
aquitanicus BAUDELLOT & DE BONIS, 1968

Im Gegensatz zu dieser Artenliste führen MEIN & FREUDENTHAL (1971) neben der Typuspezies als oligozäne Art lediglich *E. longidens*, eine von HUGUENEY (1969) zunächst als Unterart von *E. collatus* bekanntgemachte Spezies auf. Alle weiteren oligozänen Formen erscheinen als *Eucricetodontinae incertae sedis*. Das gleiche gilt unter den oben genannten miozänen Arten für *E. haslachensis*. Diese unterschiedlichen Auffassungen geben schon einen ersten Hinweis auf die bestehenden systematischen und taxonomischen Schwierigkeiten. In der Tat ist der ganze hiermit zusammenhängende Fragenkomplex außerordentlich problematisch und vielschichtig. Weiter unten wird noch näher darauf eingegangen.

Geogr. Verbreitung: Belgien, Frankreich, Schweiz, Spanien, West- und Süd-deutschland.

Stratigr. Verbreitung: Unter- bis Oberoligozän, Untermiozän.

1.2.5.1. *Eucricetodon moguntiacus* n.sp.

Diagnose: Sehr kleine Art der Gattung *Eucricetodon* mit folgenden Merkmalen:

Unterkiefermolaren mit schwachem Längsgrat, häufig bis an den lingualen Zahnrand reichendem Mesolophid und teilweise vorhandenem Ectomesolophid. Allgemein Tendenz zur Ausbildung weiterer akzessorischer Schmelzgrätchen. Vorjochkante bei den M_1 schwach entwickelt bzw. fehlend. Kurzer, frei endender Hypoconidhinterarm bei M_1 und M_2 teilweise vorhanden. Vielfach starke Verlängerung des Vordercingulums nach labial (insbesondere bei den M_2). Breitenreduktion im hinteren Abschnitt der M_3 nur schwach.

Oberkiefermolaren mit kräftigen, plumpen Innenhöckern und spitzigen Außenhügeln. Tendenz zur Abschnürung eines Schmelztrichters am inneren Ende des Sinus und zur Ausbildung akzessorischer Schmelzgrätchen (Verbindung Metaloph—Mesoloph). Labialer Quersporn immer vorhanden. Prälobus der M^1 breit und gedrun-gen mit Tendenz zur Aufspaltung des Anteroconus. Starke Verlängerung des Vordercingulums nach lingual teilweise bis an die Hypoconusvorderwand (insbesondere bei den M^2). Vorjochkante vereinzelt bei den M^2 retrovers. Hinterabschnitt der M^3 stark reduziert.

Holotypus: Mäßig abgekauter M^2 sin. (HLM/Hhm. 595, Sammlung Hessisches Landesmuseum Darmstadt). Maße (in mm): 1,08/1,00. Abb. 22b.

Typuslokalität: Weinberg KÖHLER, ca. 400 m NW Ortsmitte von Heimersheim (Bl. 6214 Alzey, R 34 33 990, H 55 14 840) bei Alzey (Rheinessen).

Stratum typicum: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: 67 M_1 , 86 M_2 , 33 M_3 , 4 M inf. indet. — 73 M^1 , 54 M^2 , 32 M^3 , 2 Maxillarfragmente mit M^1 und M^2 .

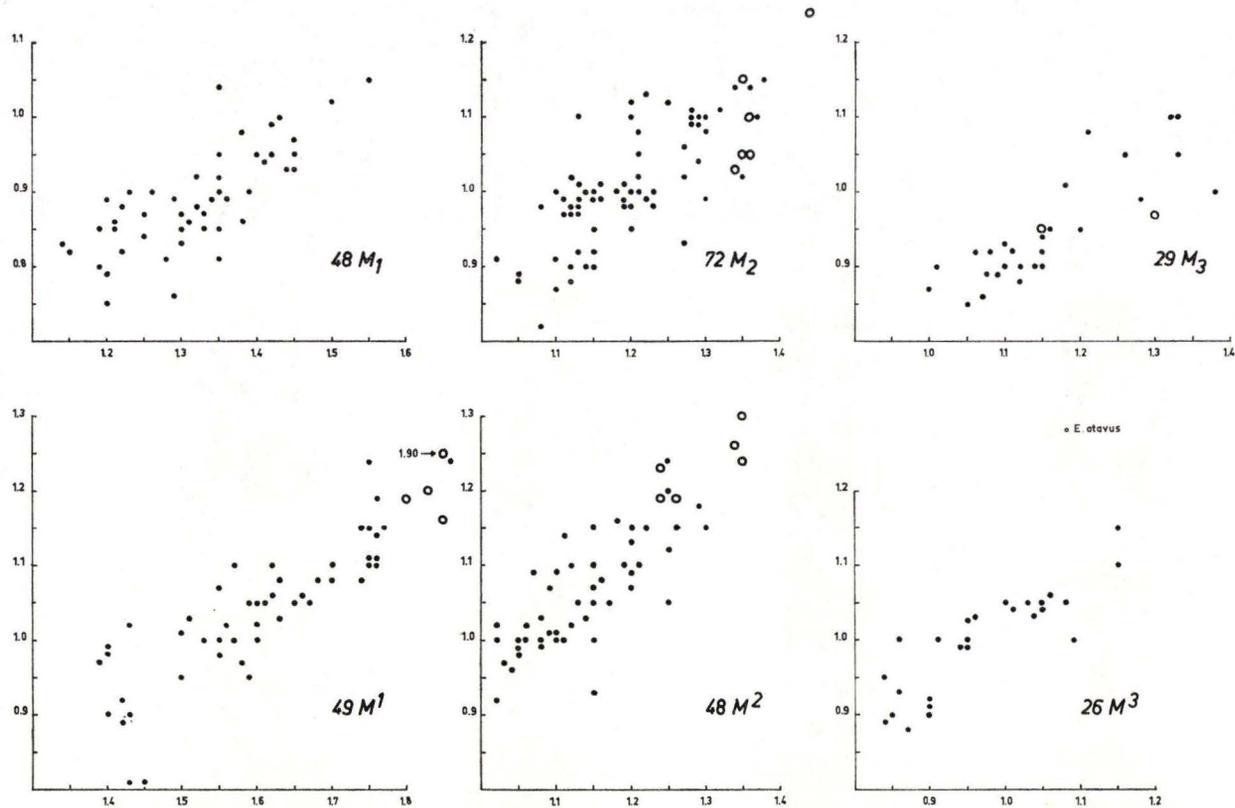


Abb. 21. *Euricetodon moguntiacus* n.sp. von Heimersheim.
Längen/Breiten-Diagramm der Mandibular- (oben) und Maxillarzähne (unten).
(Bei M₂ und M₃ sind die Meßwerte von *Euricetodon atavus* mitgezählt.)

Maße (in mm, s. auch Abb. 21):

Typ	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.
M ₁	48	1,14	1,31	1,55	0,75	0,88	1,05
M ₂	66	1,02	1,18	1,38	0,82	1,00	1,15
M ₃	27	1,00	1,15	1,38	0,85	0,95	1,11
M ¹	49	1,39	1,59	1,86	0,81	1,03	1,24
M ²	48	1,02	1,13	1,30	0,92	1,06	1,24
M ³	26	0,84	0,96	1,15	0,88	0,99	1,15

Namengebung: moguntiacus (lat.), von Mainz (Mainzer Becken) stammend.

1.2.5.1.1. Beschreibung des Materials

Die durch rd. 350 Molaren belegte neue Spezies unterscheidet sich von *Paracricetodon walgeri* schon oberflächlich durch die geringere Größe, die flacheren Zahnkronen und den zierlicheren Bau ihrer Molaren. Anders als bei *Paracricetodon* finden wir im Unterkiefergebiß die Außenhöcker und im Oberkiefergebiß die Innenhöcker weit tiefer abgekauft als die gegenüberliegenden Hügel, so daß sich im Querprofil (Abb. 23) ein treppenartiges Relief ergibt. Weiterhin fehlt die strenge Parallelität im Verlauf der Schmelzkanten, wie sie bei den *Paracricetodon*-Molaren beobachtet wurde. Entsprechend der generischen Differentialdiagnose läßt *Eucricetodon moguntiacus* im Unterkiefergebiß als konstantes Merkmal einen freien Hypoconidhinterarm und eine relative Verlängerung der M₃ (im Vergleich zu den Verhältnissen bei *Paracricetodon*) vermissen. Im Oberkiefergebiß fehlt bei den M² und M³ ein selbständiger Protoconusvorderarm.

Unterkiefergebiß. — Das Vorderende der länglich-gestreckten M₁ ist mehr oder weniger deutlich zugespitzt. Ihre Innenwand verläuft meist gerade, die Außenseite dagegen ist eher konkav. Das gewöhnlich nur schwach pointierte Anteroconid erreicht mit seinem Gipfel nie das Niveau der vier Haupthöcker. Von den beiden Vordercingula ist das linguale kurz, endet am Fuß des Metaconidabhangs und läßt damit dem vorderen Quertal einen schmalen Ausgang an der inneren Zahnwand. Dagegen reicht das labiale Cingulum vielfach bis zur Außenwand des Protoconid. Eine verschiedentlich den labialen Ausgang des Sinus zwischen Proto- und Hypoconid versperrende kurze Schmelzbarre wie bei HLM/Hhm. 732 (Abb. 22 a) kann als Fortsetzung des labialen Cingulums gedeutet werden.

Der Protoconidvorderarm ist stets mit dem Vordercingulum vereinigt, die Verbindungsstelle wird durch das Anteroconid markiert. Der Hinterarm des Protoconid endet nur bei sechs M₁ mehr oder weniger frei. Er ist bei allen übrigen Zähnen meist eng mit dem Metaconidgipfel verbunden, so daß in der Mehrzahl der Fälle der Trigonidtrichter nach hinten geschlossen bleibt.

Nur wenige M₁ zeigen eine wohlentwickelte Vorjochkante. Überwiegend fehlt diese Struktur oder sie ist doch nur andeutungsweise vorhanden. Fehlt gleichzeitig eine Verbindung zwischen Protoconidhinterarm und Metaconid wie bei HLM/Hhm. 732, so erscheint der vordere Innenhöcker zur Kaufläche hin rundum isoliert.

Bei allen vorderen Molaren geht vom Entoconid eine deutliche, meist \pm gerade verlaufende Nachjochkante aus, welche überwiegend am Vorderarm des Hypoconids

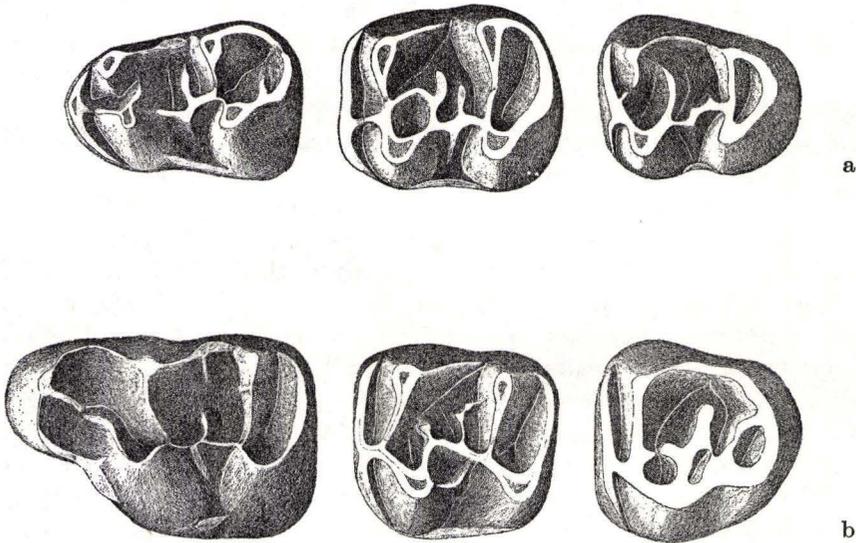


Abb. 22. *Eucricetodon moguntiacus* n.sp. von Heimersheim. $\times 25$.

- a) M_1 — M_3 inf. sin. (zusammengestellt). M_1 : HLM/Hhm. 732, M_2 : HLM/Hhm. 617 (invers), M_3 : PIM/P 275.
 b) M^1 — M^3 sup. sin. (zusammengestellt). M^1 : PIM/P 202 (invers), M^2 : HLM/Hhm. 595 (Holotypus), M^3 : HLM/Hhm. 844 (invers).

inseriert, aber häufig auch den Gipfel dieses Hügels direkt erreichen kann. Der Hypoconidhinterarm ist bei etwa einem Viertel der mir vorliegenden M_1 noch als kurzes, freie Ende sichtbar, welches aus dem Schlußeingulum herausragt. Das Posterolophid selbst ist lingual häufig mit der Entoconidspitze verbunden, in diesen Fällen das hintere Quertal zum Zahninnenrand hin verschließend. Bezeichnend ist eine häufig vorhandene Auftreibung des Schlußeingulums in der Nähe des Hypoconidhinterabhangs bei gleichzeitiger Einbuchtung der rückwärtigen Kronenwand.

Der Längsgrat der M_1 ist zwar kräftiger ausgebildet als etwa bei den entsprechenden Molaren von *Paracricetodon*, endet jedoch meist noch vor dem Hinterabhang des Protoconid oder ist nur oberflächlich mit dessen Basis verbunden. Lediglich stärker usierte Kronen zeigen eine Verschmelzung beider Elemente. Etwa in seiner Mitte ist der Längsgrat oft zu einem Mesoconid verstärkt, von welchem in allen Fällen lingual ein Mesolophid abzweigt, das ausnahmsweise den inneren Zahnrand erreichen kann, in der Regel aber deutlich kürzer ist. Bei rd. einem Viertel der M_1 sind zwei linguale Schmelzsporne ausgebildet, von welchem der hintere als Hypoconidvorderarm gedeutet werden könnte. Nahezu die Hälfte der vorderen Molaren weist überdies ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägtes Ectomesolophid auf, das im allgemeinen jedoch kürzer ist als das Mesolophid.

Vielfach ist der linguale Ausgang des breiten, zwischen den beiden Haupthöckerpaaren liegenden Quertals durch ein winziges Schmelzspitzchen — das Mesostylid — besetzt. Dieses kann dem Mesolophid sogar einen kurzen Fortsatz entgegenschicken.

Fast alle M_1 zeigen eine kräftige, vom Metaconid nach hinten abfallende Schmelzkante, die sich mit dem Mesostylidspitzchen verbinden kann. Insgesamt ist die Innenwand der Zahnkronen tief bis nahe an den Grund der zentralen Kauflächendepression eingeschnitten.

Der Umriß der M_2 ist allgemein subquadratisch bei häufig etwas schlankerer Vorderpartie. Die Innen- und Außenwände sind mehr oder weniger konkav.

Das breite Vordercingulum weist an der Verbindungsstelle mit dem Protoconidvorderarm meist eine kleine Vorwölbung auf, wodurch noch die Verhältnisse bei den M_1 anklingen. Unterstützt wird dieser Eindruck durch eine leichte Anschwellung in dem betreffenden Bereich. Lediglich in zwei Fällen wird das Anterolophid nicht vom Protoconidvorderarm erreicht. Auffallend ist im übrigen bei einem großen Teil der M_2 eine beträchtliche labiale Verlängerung des Vordercingulums, welches zunächst rasch bis an die Kronenbasis hinabsteigt und sich gelegentlich bis an den Hypoconidvorderabhang fortsetzt.

Eine Vorjochkante ist im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den M_1 immer vorhanden. Sie verbindet sich mit dem Protoconidvorderarm nahe dem Anterolophid.

Eine direkte Verbindung zwischen Protoconidhinterarm und Metaconid läßt sich in keinem Fall mehr beobachten. Es tauchen jedoch bei fast 25% aller M_2 mehr oder weniger deutliche, entweder von der Vorjochkante oder vom Protoconidhinterarm oder aber von beiden Elementen gleichzeitig ausgehende Fortsätze auf, die eine sekundäre Querverbindung zwischen diesen Strukturen herstellen können wie bei HLM/Hhm. 617 (Abb. 22a).

Der Längsgrat ist bei vielen M_2 noch immer recht schwach entwickelt, er endet meist auf mittlerer Höhe des Protoconidhinterabhangs. Gegenüber den M_1 ist nun aber ein Ectomesolophid, welches bis an den labialen Zahnrand verlängert sein kann, größtenteils vorhanden.

Ein freier Hypoconidhinterarm läßt sich nur noch bei wenigen Zähnen deutlich oder als schwache Anschwellung des Schlußcingulums erkennen.

Die Außenbucht ist gewöhnlich stärker nach vorn gerichtet als das bei den vorderen Molaren der Fall ist.

Die M_3 unterscheiden sich von den mittleren Molaren hauptsächlich durch die mit der Reduktion des hinteren Kronenabschnitts verbundenen Veränderungen und durch ihre allgemein etwas geringere Größe.

Die Vorderpartie ist entsprechend ausgebildet. Lediglich bei PIM/P 275 (Abb. 22a) ist das Metalophid unterbrochen. Sein labialer Teil zweigt an diesem Stück weiter lingualwärts ab als es sonst der Fall ist. Im übrigen ist bei den M_3 die Tendenz zur Ausbildung einer Verbindung zwischen Vorjochkante und Protoconidhinterarm ebenso deutlich wie bei den mittleren Molaren. Der Protoconidhinterarm zeigt etwa die gleiche Stärke, auch der Längsgrat ist nicht wesentlich kräftiger als bei den M_2 . Ein Mesolophid ist bei nahezu allen Stücken vorhanden, wenn auch meist etwas kürzer angelegt als der Protoconidhinterarm — während ja beide Elemente bei den M_2 als überwiegend gleichlange Sporne in die zentrale Kauflächendepression eingreifen. Auch das Ectomesolophid ist noch mehr oder minder deutlich angelegt, erreicht jedoch nicht die bei den M_2 beschriebene Stärke.

Durch die Breitenreduktion im hinteren Kronenabschnitt sind Hypoconid und Entoconid einander relativ genähert, Umfang und Relief beider Hügel sind dabei reduziert. Während jedoch das Hypoconid stets deutlich erkennbar bleibt, kann das Entoconid bis zur völligen Aufgabe seiner morphologischen Selbständigkeit zurückgebildet sein. Es ist dann nur noch mit Hilfe der vom lingualen Zahnrand abzweigenden Nachjochkante zu lokalisieren. In einem Fall ist jedoch auch das Entolophid restlos verschwunden, so daß hier der hintere Kauflächenabschnitt eine besonders breite Mulde ohne jegliches Relief bildet.

Das breite halbkreisförmige Schlußeingulum stellt eine enge Verbindung zwischen Hypoconid und den Resten des Entoconid her. Die an den vorderen Molaren vorhandene Eindellung der Kronenwand am Hypoconidhinterabhang ist auch hier zumindest noch andeutungsweise sichtbar.

Oberkiefergebiß. — Die Zahnkronen der M^1 sind an der Außenseite gerade bis leicht konkav, seltener auch schwach konvex. Ihre Lingualseite ist gekennzeichnet durch den mehr oder weniger scharfen Absatz des Prälobus gegen den Protoconusvorderabhang.

Der Prälobus kann einen beträchtlichen Teil der gesamten Zahnbreite einnehmen. Der \pm in einer Linie mit Para- und Metaconus liegende Anteroconus erreicht etwa das Niveau der vier Haupthöcker, überragt bei usierten Molaren aber gewöhnlich die beiden tiefer abgekauten Innenhügel.

Der labiale, von der Vorderknospe ausgehende Cingulumfortsatz ist meist kurz und endet am Fuß des Paraconus, kann aber auch über eine feine Schmelzkante mit dem Paraconusgipfel verbunden sein wie bei PIM/P202 (Abb. 22b). In diesen Fällen wird das sonst nach labial geöffnete vordere Quertal am Zahnaußenrand verschlossen.

Das linguale Cingulum zeigt gelegentlich noch in seinem transversalen Teil eine Anschwellung, welche dem Vorderknospenhügel nahezu gleichwertig sein kann. Hierdurch deutet sich eine Aufspaltung des Prälobus in zwei getrennte Höcker an. Dieser Eindruck wird verstärkt durch eine flache Eindellung zwischen beiden Hügeln.

Gewöhnlich endet das dann caudal umbiegende linguale Cingulum am Vorderabhang des Protoconus, wobei es vielfach noch einen kurzen Schmelzsporn dem Protoconusvorderarm hangaufwärts entgegenseudet. Bei einem kleineren Teil der vorderen Molaren sind Cingulum und Protoconusvorderarm miteinander verbunden. Vereinzelt kann sich das linguale Cingulum jedoch noch um den Protoconus herum verlängern. Das bei der Mehrzahl der M^1 die Innenbucht versperrende Schmelzbändchen (vgl. PIM/P202) kann als Fortsetzung des lingualen Cingulums angesehen werden. Ein dritter vom Anteroconus ausgehender Fortsatz ist der kurze, dem Protoconusvorderarm entgegengestreckte Grat, welcher noch in der Mulde des vorderen Quertals endet, ohne sich mit dem Vorderarm des ersten Innenhügels wirklich zu verbinden. Eine solche Verbindung kommt nur bei einem der vorliegenden Zähne vor, d. h. in allen anderen Fällen endet der Protoconusvorderarm frei. Damit unterscheiden sich die M^1 von *Eucricetodon moguntiacus* grundsätzlich von den vorderen *Paracricetodon*-Molaren, bei denen der Protoconusvorderarm stets mit dem Anteroconus vereinigt ist. Der bei *Paracricetodon* meist ebenfalls vorhandene — allerdings etwas weiter lingual abzweigende — caudale kurze Schmelzgrat ist demnach der hier in Rede stehenden

Struktur nicht homolog. Ein weiterer Unterschied zu *Paracricetodon* ergibt sich durch die nun stets retrovers verlaufende, d. h. am Protoconushinterarm inserierende Vorjochkante. Interessanterweise finden wir jedoch bei einigen M^1 zusätzlich noch Reste einer „alten“ Vorjochkante. Diese kommen in kurzen, vom Protoconusvorderarm und vom Paraloph einander entgegenstrebenden Schmelzspornen zum Ausdruck. Die Nachjochkante inseriert überwiegend am Hypoconusvorderarm und ist seltener mit dem Gipfel dieses Höckers direkt verbunden. Bei etwa der Hälfte aller M^1 ist eine Tendenz zur Verbindung zwischen Metaloph und Mesoloph vorhanden. Sie äußert sich entweder in einem von der Nachjochkante nach vorn abzweigenden Schmelzsporn oder aber in einem vom Mesoloph caudal ausgehenden Fortsatz und kann zur Bildung eines kleinen Schmelztrichters führen.

Der vom schräg nach vorn gerichteten, meist kräftigen Längsgrat ausgehende Mesoloph kann ausnahmsweise den äußeren Zahnrand erreichen und sich dort mit der — teilweise zu einem Mesostyl verdickten — Schmelzkante zwischen den beiden Außenhöckern verbinden. In der Regel endet das Mesoloph etwa in der Mitte der zentralen Kauflächendepression.

Die Innenbucht greift schräg nach vorn in die Zahnkrone ein. Ihre innere Begrenzung wird durch den Längsgrat gebildet. Nur in seltenen Fällen erfolgt noch eine durch einen von diesem ausgehenden Schmelzsporn linguale Unterteilung. Sehr häufig läßt sich eine Verengung im inneren Sinusabschnitt beobachten, die im Extremfall bis zur Abgliederung eines kleinen Trichters reichen kann.

Das Schlußcingulum endet größtenteils am Fuß des Metaconushinterabhangs, das hintere Quertal bleibt dadurch nach labial wenigstens oberflächlich geöffnet.

Die im Umriß etwa subquadratischen M^2 weisen — bei meist leicht verschmälertem Hinterabschnitt — eine schwach konkave Außenwand auf, während die Lingualseite eher konvex ist. Im Gegensatz zu den M^2 von *Paracricetodon* läßt das Vordercingulum an seinem labialen Ende keinerlei Reste des Anteroconus mehr erkennen. Die etwa in der Kronenmitte oder etwas weiter lingual gelegene — und vielfach zu einem flachen Hügel angeschwollene Verbindungsstelle zwischen Vordercingulum und Protoconusvorderarm entspricht der bei den M^1 angedeuteten Verbindung mit dem lingualen Cingulumfortsatz. Generell läuft das labiale Vordercingulum am Paraconusvorderabhang aus. Der Ausgang des vorderen Quertals bleibt unverschlossen. Das linguale Cingulum ist häufiger als bei den M^1 bis an den Vorderabhang des Hypoconus verlängert. Es kann sogar noch als flache Schmelzkante bis an dessen Gipfel aufsteigen. Somit liegen ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie beim labialen Cingulum der Unterkiefermolaren beobachten konnten. Gegenüber der retroversen Vorjochkante der M^1 inseriert der Paraloph größtenteils am Protoconusvorderarm. Es liegen jedoch eine Reihe von M^2 vor, welche zusätzlich noch die Tendenz zu einer Verbindung zwischen Vorjochkante und Protoconushinterarm aufweisen. Von dem schräg nach vorn gerichteten Längsgrat (der in einem Fall unterbrochen und durch eine Struktur ersetzt ist, die der ursprünglichen Längsverbindung der oberen *Paracricetodon*-Molaren noch sehr nahe kommt) geht durchweg ein starker Mesoloph aus. Dieser erreicht zuweilen den labialen Zahnrand und vereinigt sich hier mit der äußeren Schmelzkante bzw. dem Mesostyl. Die Neigung zu einer akzessorischen Verbindung zwischen Nachjochkante und Mesoloph ist ähnlich ausgeprägt wie bei den M^1 . Stärker fortgeschritten als bei

diesen ist die Einschnürung des Sinus an seinem inneren Ende mit Tendenz zur Trichterbildung wie bei HLM/Hhm. 595 (Abb. 22b).

Die M^3 (Abb. 22b, HLM/Hhm. 844) haben rundlich-dreieckigen Umriß. Der vordere Abschnitt mit Proto- und Paraconus entspricht in seinem Bau noch den Verhältnissen bei den mittleren Molaren. Das hintere Ende dagegen ist in Länge und Breite stark komprimiert. Proto- und Hypoconus sind einander angenähert. Die bei den M^1 beginnende und bei den M^2 schon ausgeprägtere Abschnürung eines Trichters am Ende der Innenbucht ist nun abgeschlossen, so daß die beiden Innenhöcker durch einen starken „äußeren“ Längsgrat miteinander verbunden werden. Von einem eigentlichen Sinus kann daher nicht mehr gesprochen werden. In diesen bei den M^3 so deutlichen Verhältnissen, welche im Oberkiefergebiß in Richtung nach vorn zunehmend aufgegeben werden, hat man nach SCHAUB (1925: 100) einen ursprünglichen Zustand zu sehen, welcher das Schmelzmuster beispielsweise der oberen *Pracricetodon*-Molaren noch weitgehend beherrscht.

Im übrigen ist sowohl noch die Tendenz zu einer Verbindung zwischen Paraloph und Protoconushinterarm als auch zwischen Mesoloph und Nachjochkante wie bei den M^2 zu erkennen. Metaconus und Hypoconus sind zusammengerückt, wobei beide Höcker morphologisch merklich geschwächt sind. Sie werden durch das kräftige, kurze Schlußcingulum eng miteinander verbunden. Das hintere Quertal ist zu einem ovalen bis kreisrunden flachen Trichter zurückgebildet.

Vom Hypoconusgipfel zieht noch teilweise eine Schmelzrippe nach vorn bis an die Kronenbasis hinab, welche deutlicher modelliert ist als die entsprechende, bei den M^2 nur angedeutete Struktur.

Morphologie der Zahnkrone. — Die in Abb. 23 wiedergegebenen Profilsichten zeigen, daß die Zahnkronen von *Eucricetodon moguntiacus* im Vergleich zu *Paracricetodon walgeri* weniger plump und gedrunken gebaut sind und eine relativ größere Breite haben. Sie wirken insgesamt etwas flacher.

Bei M_1 der neuen Spezies ist das Anteroconid besser entwickelt und kommt als selbständiger Höcker gut zum Ausdruck. Der M_3 zeigt die Reduktion im Bereich des hinteren Höckerpaares, von welcher das Entoconid besonders betroffen ist.

Auch bei den Oberkiefermolaren ist der Längsgrat gut zu erkennen. Er bildet bei M^1 und M^2 eine lange gerade Kante zwischen den beiden Haupthöckerpaaren. Diese Kante ist lediglich bei M^3 nicht mehr zu sehen, da der Sinus hier im Zusammenhang mit den für diese Zähne bezeichnenden Veränderungen komprimiert und überdies durch eine weiter lingual liegende Längsverbindung abgedämmt ist. Die Einschnitte an der labialen Kronenwand sind tiefer und schärfer als bei den oberen Molaren von *Paracricetodon*.

Deutlich kommt in der Ansicht von labial die Anlage eines kleinen Mesostyls zum Ausdruck.

Der Vergleich der soeben beschriebenen Gebißreste mit dem weiter oben behandelten Material von *Paracricetodon* zeigt, daß *Eucricetodon moguntiacus* entwicklungs-geschichtlich in verschiedener Hinsicht modernere Züge trägt. Hier sind bei den unteren Molaren die kräftigeren Jochkanten, der schwächere Hypoconidhinterarm und der stärkere Längsgrat zu erwähnen. Bei den Maxillarzähnen kommt dies zum Ausdruck durch die bei den M^1 völlig und bei den M^2 schon teilweise retroverse Vor-

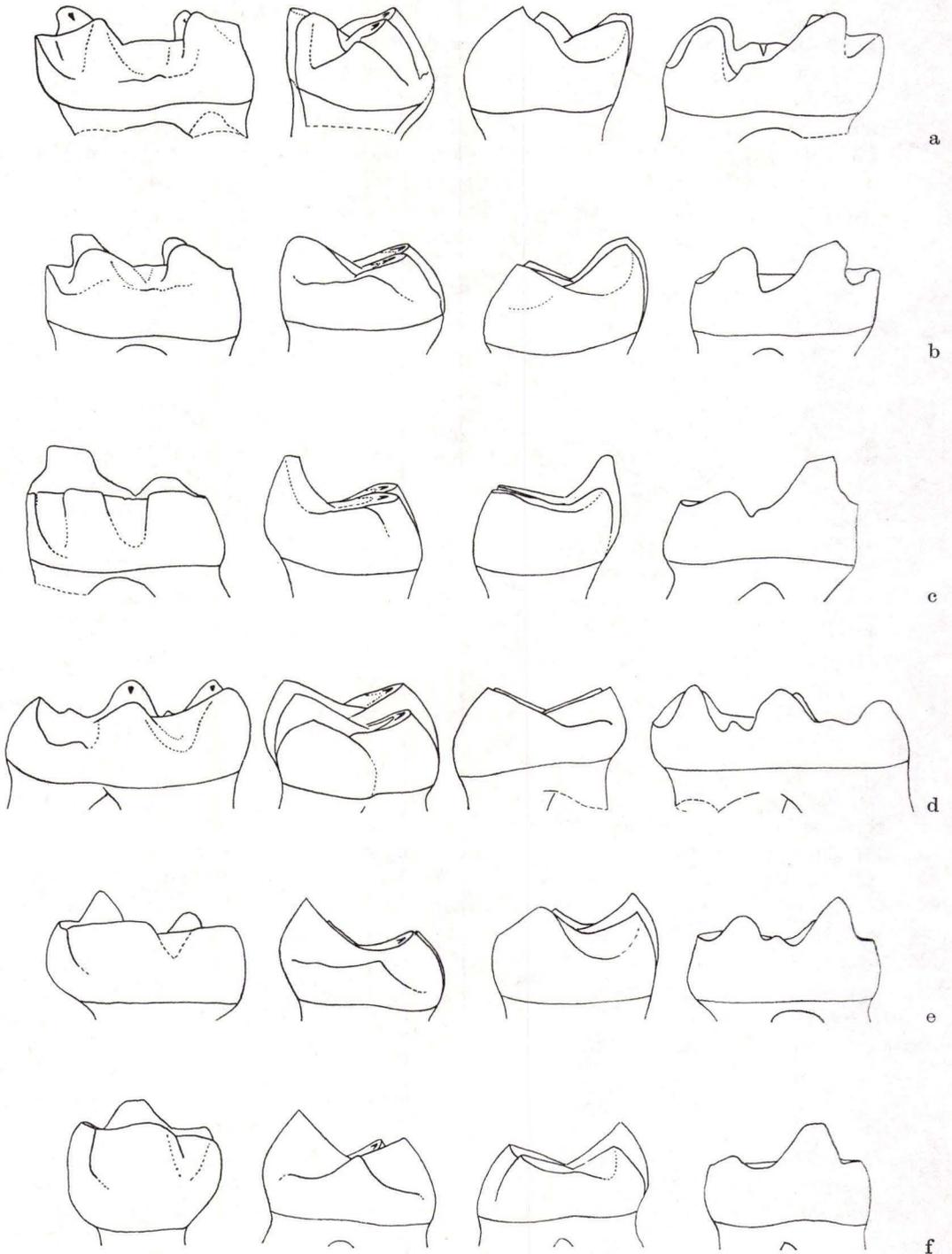


Abb. 23

jochkante sowie den allgemein schon gefestigten Längsgrat. Interessant ist jedoch die bei den M^3 und teilweise bei den M^2 noch deutlich ausgebildete alte Längsverbindung zwischen den beiden Innenhöckern, welche nach vorn zunehmend durch den neuen Längsgrat abgelöst wird. Durch die genannten Merkmale werden einige der weiter vorn umrissenen Vorstellungen SCHAUBS zur Entwicklungsgeschichte des Cricetidegebisses bestätigt.

1.2.5.1.2. Beziehungen und Vergleiche

Vorbemerkungen. — *Eucricetodon moguntiacus* n.sp. darf als verhältnismäßig gut belegte Art bezeichnet werden, deren morphologische Variabilität Verf. an rd. 350 Molaren untersuchen konnte. Obwohl diese Gebißreste ihren Merkmalen nach gut in das Bild der Gattung *Eucricetodon* passen, mußte aufgrund der vorliegenden Größenverhältnisse und einiger anderer Kriterien hinsichtlich ihrer generischen Zuordnung grundsätzlich auch die Gattung *Pseudocricetodon* in Betracht gezogen werden.

Beide Genera unterscheiden sich nach den von THALER (1969: 202) und VIANEY-LIAUD (1972a: 4, 26) gegebenen Definitionen durch folgende Merkmale voneinander: *Pseudocricetodon* ist kleiner, das Schmelzmuster seiner Molaren allgemein komplizierter, die Labialwand der oberen M^1 verläuft geradlinig bis schwach konkav, die hintere Partie der unteren M_3 ist allgemein schwächer reduziert. Ferner fehlt bei den unteren Molaren „quasi generell“ ein freier Hypoconidhinterarm.

Hierzu ist im Hinblick auf die Zuordnung der neuen Heimersheimer Spezies folgendes zu bemerken: die geringere Größe scheidet als trennendes Merkmal aus, da sich diese Form größenmäßig im Grenzbereich zwischen beiden Gattungen bewegt. Die größere Komplexizität des Schmelzbildes ist kein zuverlässig trennendes Merkmal mehr, seit *Ps. philippi* HUGUENEY, 1971 — eine Art mit sehr einfachem Kronenbau — bekannt ist. Was den Verlauf der Labialwand bei den oberen M^1 betrifft, handelt es sich um ein bei unserem Fundgut nicht sehr konstantes Merkmal. Allerdings vermitteln auch einige der von VIANEY-LIAUD (1972a: Abb. 3c/9 und 5b/14) abgebildeten *Eucricetodon*-Molaren einen am äußeren Zahnrand nicht unbedingt konvexen, damit aber für das Genus atypischen Eindruck. Sicherlich darf diesem Kriterium keine allzugroße Bedeutung zugemessen werden. Weiterhin kann auch das Maß der Rückbildung im Hinterabschnitt der unteren M_3 kaum als sicheres Unterscheidungsmerk-

Abb. 23. *Eucricetodon moguntiacus* n.sp. von Heimersheim. $\times 15$.

Mandibular- und Maxillarmolaren in Profilsicht. Links: von labial (inf.) bzw. lingual (sup.). Mitte links: von vorn. Mitte rechts: von hinten. Rechts: von lingual (inf.) bzw. labial (sup.).

- a) M_1 inf. sin.: HLM/Hhm. 716.
- b) M_2 inf. sin.: HLM/Hhm. 649.
- c) M_3 inf. sin.: PIM/P 272 (invers).
- d) M^1 sup. sin.: PIM/P 216.
- e) M^2 sup. sin.: HLM/Hhm. 609 (invers).
- f) M^3 sup. sin.: PIM/P 337 (invers).

mal herangezogen werden, da es sich hier um eine Variable mit einer innerhalb einer Population teilweise beträchtlichen Schwankungsbreite handeln kann. Das „quasi generelle“ Fehlen eines freien Hypocondhinterarms schließlich ist ebenfalls ein intraspezifisch variierendes Kriterium.

Aus den genannten Gründen erscheint die Abgrenzung der Gattung *Pseudocrice-todon* gegenüber dem Genus *Eucricetodon* als nicht voll befriedigend und wenig praktikabel. Es wird weiter unten (Abschn. 1.2.6.) hierauf noch einmal zurückgekommen. Angesichts dieser Schwierigkeiten erscheint es nicht gerechtfertigt, die neue Spezies mit ihrer im übrigen sich gut in das Bild von *Eucricetodon* einfügenden Merkmalskombination einer anderen, nicht sicher definierten Gattung anzuschließen.

Zur Taxonomie des Genus. — Bisher wurden aus dem europäischen Oligozän über ein Dutzend verschiedene Spezies beschrieben, welche nach der von THALER (1966) vorgenommenen Umgruppierung dem Genus *Eucricetodon* zugerechnet werden können. Die Liste dieser Formen umfaßt die Arten:

aymardi GERVAIS, 1848—1852
aniciensis GERVAIS, 1848—1852
gergovianus GERVAIS, 1848—1852
murinus SCHLOSSER, 1884
incertus SCHLOSSER, 1884
collatus SCHAUB, 1925
praecursor SCHAUB, 1925
huberi SCHAUB, 1925
dubius SCHAUB, 1925
cournonensis LAVOCAT, 1951
atavus MISONNE, 1957
quercyi VIANEY-LIAUD, 1972
huerzeleri VIANEY-LIAUD, 1972

Nicht in dieser Aufstellung enthalten sind einige Formen, die POMEL 1853 unter dem Gattungsnamen *Myarion* bekanntgemacht hatte. Hierbei könnte es sich nach SCHAUB (1925: 51) teilweise um Vertreter des Genus „*Cricetodon*“ handeln. Leider lassen sich die Zusammenhänge heute nicht mehr rekonstruieren.

THALER unterschied 1966 provisorisch die folgenden beiden Gruppen:

- eine *atavus*-Gruppe
mit *atavus*, *murinus*, *dubius*, *incertus*, *huberi*, *gergovianus* und den miozänen Spezies *hochheimensis* und *haslachensis* und
- eine *gerandianus*-Gruppe
mit *praecursor*, *collatus* sowie den miozänen Spezies *gerandianus* und *infralactorensis*.

Bereits einleitend wurde darauf hingewiesen, daß MEIN & FREUDENTHAL (1971) hinsichtlich der Zuordnung aller genannten Arten eine andere Auffassung vertreten. Danach werden lediglich die Spezies *collatus*, *gerandianus*, *infralactorensis*, *aquitanicus* (eine von BAUDELLOT & de BONIS 1968 aus dem Aquitan von Agenais/Frankreich beschriebene Form) und *longidens* (eine von HUGUENEY 1969 ursprünglich als Subspezies von *collatus* aus Coderet/Frankreich bekanntgemachte Form) dem Genus

Eucricetodon zugerechnet. Alle anderen vorerwähnten Arten werden dagegen als *Eucricetodontinae incertae sedis* aufgeführt. Hiernach blieben ihre Beziehungen zu den beiden Genera *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* offen.

Einen weiteren Beitrag zur Klärung der somit noch immer recht unübersichtlichen taxonomischen Situation innerhalb des Genus *Eucricetodon* verdanken wir VIANEY-LIAUD (1972a) mit ihrer Arbeit über oligozäne Cricetiden Westeuropas. Die Autorin kommt zu dem Ergebnis, daß — neben den beiden von ihr neu beschriebenen Arten — von den genannten oligozänen Formen nur noch vier Taxa gültig bzw. verwendbar sind (die beiden älteren Spezies *aymardi* und *aniciensis* werden schon seit SCHAUB (1925) nicht mehr benutzt, nachdem die entsprechenden Belege verlorengegangen sind). Nicht mehr verwendet werden sollten die Taxa *cournonensis*, *gergovianus*, *murinus*, *incertus*, *dubius*. Eine ausführliche Begründung hierfür findet sich auf S. 5 und 6 der genannten Arbeit.

Die verbleibenden Formen könnten nach dem Vorschlag VIANEY-LIAUDS zwei getrennte Entwicklungslinien vertreten, deren wohl wichtigstes Merkmal eine kontinuierliche Größenzunahme des Gebisses vom Liegenden zum Hangenden ist.

Die eine Reihe setzt im höheren Unteroligozän mit *atavus* (Niveau von Hoogbutsel) ein und läuft über *huberi* (Niveau von Antoingt), *quercyi* (Niveau von Boningen), *praecursor* und *collatus* (Niveau von Coderet), *aquitanicus* (Niveau von Laugnac) bis *infralactorensis* (Niveau von La Romieu) sicherlich bis ins Miozän (die von VIANEY-LIAUD, 1972: 3, verwendete „Zonen“-Folge stimmt nicht völlig mit der Folge von Niveaus überein, die ich der vorliegenden Arbeit zugrundelege. Der besseren Vergleichbarkeit halber werden alle „Zonen“ VIANEY-LIAUDS auf die von mir verwendete Gliederung nach Tab. 1, Abschn. 0.5 abgestimmt).

Dieser verhältnismäßig gut belegten oligozänen *atavus-collatus*-Reihe steht eine wohl mehr hypothetische *huerzeleri*-Reihe gegenüber. Sie wird im Oligozän durch eine einzige — sehr große — Form vertreten (*E. aff. ?huerzeleri* im Niveau von Montalban und *E. huerzeleri* im jüngeren Niveau von Antoingt). Weitere oligozäne Belege liegen nach VIANEY-LIAUD nicht vor. Als nächster Vertreter werden für das Miozän die Spezies *hochheimensis*/Niveau von Laugnac³ und *haslachensis*/Niveau von La Romieu angegeben. Generell ist zu der von VIANEY-LIAUD vorgenommenen Bereinigung der oligozänen Artenliste folgendes zu bemerken: Die Aufgabe des Taxons *gergovianus* aus Gergovie und Cournon (Frankreich) erfolgte aufgrund der Tatsache, daß die Typusmandibel verlorengegangen ist. Die Beschreibung des spärlichen Originalmaterials (insgesamt nur zwei Unterkieferzahnreihen) durch LAVOCAT (1951: 43) stimmt etwa mit der Spezies *E. quercyi* überein, so daß die Einbeziehung in diese verhältnismäßig gut belegte Art berechtigt erscheint.

Ohnehin hatte um *E. gergovianus* eine gewisse Verwirrung bestanden, nachdem SCHAUB (1925: 42ff.) aufgrund der — in einigen Punkten unrichtigen — Originalabbildung in GERVAIS zu einer Definition dieser Spezies kam, welche dem wirklichen

³) Diese stratigrafische Zuweisung ist sicher nicht richtig. Nach TOBIEN — 1970: 17, 28, Tab. 3 — gehört die Säugerfauna von Hochheim — Flörsheim, aus welcher *E. hochheimensis* von SCHAUB 1925 beschrieben wurde, dem Niveau von Coderet — „Subzone“ Küttigen — und damit dem obersten Oligozän an.

Typusmaterial nicht gerecht wird. So wurde später in der Literatur von *E. gergovianus* wechselseitig als „im Sinne von SCHAUB“ bzw. „im Sinne von LAVOCAT“ gesprochen.

Nicht völlig überzeugend ist dagegen die Eliminierung des Taxons *cournonensis*. Diese Spezies wurde von LAVOCAT 1951 für eine aus Cournon stammende Mandibel etabliert, welche im Katalog LYDEKKER (1885) unter dem Namen *gergovianus* aufgeführt war. In der Tat besteht größtmäßig eine starke Übereinstimmung. Nun sind auch die morphologischen Unterschiede zwischen dem Unterkieferrest aus Cournon und den übrigen Funden von *E. gergovianus* so gering, daß eine spezifische Abtrennung als nicht gerechtfertigt erscheint. VIANEY-LIAUD (S.5) vertritt daher die Auffassung, daß mit Einschränkung beide Namen für ein und dieselbe Form stehen. Folglich wird auch die fragliche Mandibel aus Cournon — unter Hinweis auf die kümmerliche Überlieferung von LAVOCATS Spezies in die Art *quercyi* einbezogen. Dieses Vorgehen bedarf sicherlich einer Überprüfung, zumal der Typus von *E. cournonensis* noch vorhanden ist.

Die Art *E. dubius* wurde von SCHAUB (1925: 49ff.) nach einem aus dem Quercy stammenden Unterkiefer beschrieben. Weitere Einzelfunde — darunter auch zwei obere Molaren — stammen aus Puy-de-Montdoury (Frankreich). Schließlich stellte FREUDENBERG (1941: 101ff.) auch einen Teil des Gaimersheimer Materials zu dieser Spezies. Sie ist etwa gleichgroß oder nur wenig größer als der ebenfalls aus dem Quercy und von Puy-de-Montdoury von SCHAUB (S.38ff.) in der gleichen Arbeit bekanntgemachte *E. praecursor*. Als Unterscheidungsmerkmal gegenüber letzterer Art führt SCHAUB (S.49ff.) im wesentlichen einen plumperen Zahnbau bei etwas anderen Proportionen zusammen mit verschiedenen kleineren morphologischen Abweichungen an. Man wird wohl VIANEY-LIAUD (S.5) darin folgen können, daß diese Unterschiede im Bereich der morphologischen Variabilität des Cricetidengebisses liegen und beide Formen einer gleichen Spezies angehören. Auch FREUDENBERG (S.103ff.) hatte die große Ähnlichkeit des von ihm unter *dubius* rubrizierten Materials mit Gebißresten von *E. praecursor* hervorgehoben. Da andererseits wiederum die oberen Molaren von *praecursor* und *collatus* einander sehr nahe stehen, nimmt VIANEY-LIAUD (S.5) an, es könne sich bei den fraglichen Gaimersheimer Funden um Reste von *E. collatus* handeln. Damit nun wäre es nicht erforderlich, das Taxon *dubius* weiterhin aufrechtzuerhalten. Auch diese Beweisführung sollte durch klare Fakten noch weiter untermauert werden.

In Synonymie fallen nach VIANEY-LIAUD (S.5) die Spezies *E. murinus* und *E. atavus*, die beiden bisher kleinsten oligozänen Vertreter des Genus *Eucricetodon*. Erstere Art wurde von SCHLOSSER (1884: 91, 92) nach Unterkieferresten aus dem Quercy beschrieben. Nach SCHAUB (1925: 51) deutet ein oberes Molarenfragment auch auf das Vorkommen in Rickenbach/Schweiz hin. Da beide Formen etwa gleichgroß sind und auch sonst nur unwesentlich voneinander abweichen, schlägt die Autorin mit Recht vor, taxonomisch dem besser definierten und zuverlässig lokalisierten *E. atavus* den Vorzug zu geben.

Das Taxon *incertus* schließlich soll zugunsten von *E. huberi* aufgegeben werden. Es wurde von SCHLOSSER (1884: 92) aufgrund eines Mandibelfragments aus den Phosphoriten des Quercy beschrieben. Weitere Quercyfundes, darunter auch der einzige bisher bekannte Schädelrest eines oligozänen Cricetiden (Beschreibung und Stereo-

fotos dieses Schädels bei HARTENBERGER 1967: 50, 51 u. Taf. 1), wurden von SCHAUB (1925: 45ff.) bearbeitet. Andere Materialien stammen aus dem stratifizierten Oligozän von Oensingen-Ravellen und aus St.-Martin-de-Briatexte. Der Vorschlag VIANEY-LIAUDS (S. 5) fußt auf der großen Übereinstimmung der Oensinger Reste mit Funden von *E. huberi* aus Mümliswyl. Das genannte Schädelfragment wird von ihr nach Ausbildung seines Gebisses in die Nachbarschaft von *E. atavus* und *E. huberi* gestellt.

Die obigen Ausführungen verdeutlichen anschaulich die Problematik, die sich durch die erhebliche metrische und morphologische Variabilität des oligozänen Crice-tidengebisses ergibt. Trotz des Versuchs von VIANEY-LIAUD, durch Überprüfung der zahlreichen — teilweise auf kümmerlichen Einzelfunden beruhenden — Taxa Klarheit über das Genus *Eucricetodon* zu schaffen, wird die Diskussion um die Taxonomie dieser Nagergruppe noch einige Zeit andauern. Tatsache ist nämlich, daß auch die gegenseitigen Unterschiede zwischen einigen der noch verbleibenden Spezies nur geringfügig und teilweise in der Praxis erst bei Vorliegen eines größeren Materials zu bewerten sind. VIANEY-LIAUD (1972a: 12, 16) weist selbst darauf hin, daß die Arten *E. huberi* und *E. praecursor* noch unzureichend definiert sind und daß darüber hinaus die trennenden Merkmale der etwa gleichgroßen und im übrigen einander sehr ähnlichen Spezies *E. praecursor*, *E. collatus* und *E. quercyi* nur statistisch anhand eines breiteren Fundgutes zu erfassen sind.

Eine Abklärung dieses Fragenkomplexes ist insbesondere auch zur Sicherung der von VIANEY-LIAUD vorgeschlagenen These erforderlich, nach welcher sich die Mitglieder des Genus *Eucricetodon* auf zwei bestimmte Entwicklungsreihen verteilen.

Hier stellt sich die Frage, ob es berechtigt ist, eine Folge von Formen zu einer phylogenetischen Reihe zusammenzufassen, nur weil sich in den einzelnen Fundniveaus vom Liegenden zum Hangenden eine fast kontinuierliche Größenzunahme der Gebisse feststellen läßt. Die Größenzunahme ist nur ein Trend in der Crice-tidenevolution, er sollte mit anderen Trends der Gebißentwicklung möglichst in Einklang stehen. Deshalb dürfen die übrigen Merkmale des Zahnbaues hier nicht unberücksichtigt bleiben. Vergleicht man die Gesamtheit der verschiedenen Kronen-elemente bei den einzelnen Formen der *atavus-collatus*-Reihe, so zeigt sich z. B., daß die Spezies *E. quercyi* in verschiedener Hinsicht primitiver erscheint (freier Hypoconidhinterarm, engere Verbindung Protoconidhinterarm—Metaconid) als die nach VIANEY-LIAUD nächstältere Art *E. huberi*.

Unsicherheit haftet im übrigen auch der *huerzeleri*-Linie an. Zwar kann an der Eigenständigkeit dieses gut definierten Taxons aus dem Niveau von Antoingt kein Zweifel bestehen, doch fehlen Beweise für einen Anschluß an die genannten jüngeren Formen, um diese Reihe wirklich sicher zu dokumentieren.

Es ist im Rahmen dieser Untersuchung ausgeschlossen, auf all diese Fragen eine endgültige Antwort zu geben. Ihre Klärung ist nur im Zusammenhang mit einer erneuten Revision der Gattung *Eucricetodon* möglich. Hier sollten nur die Probleme gezeigt werden, die noch immer mit der Systematik dieser Nagergruppe verbunden sind.

Vergleiche. — *Eucricetodon moguntiacus* n.sp. unterscheidet sich von allen Vertretern der *atavus-collatus*-Reihe zunächst durch die geringere Größe seiner Zähne.

Dies geht aus Tab.4 und 5 hervor, welche nach den Angaben von VIANEY-LIAUD (1972a) zusammengestellt wurden.

Für einen Größenvergleich kommt am ehesten noch die Spezies *E. atavus* infrage. Hier ergeben sich im Unter- und Oberkiefergebiß mit den M_3^3 aus Aubrelong und Montalban Überschneidungen (die mittleren und vorderen Molaren sind dagegen in ihren Abmessungen klar voneinander verschieden). Entsprechendes gilt für den Vergleich mit der alten SCHLOSSERSchen Spezies *murinus*, die nach VIANEY-LIAUD mit *atavus* synonym ist. Keinerlei metrische Übereinstimmungen sind mit den deutlich größeren Arten *huberi*, *quercyi*, *praecursor* und *collatus* festzustellen.

Auch die anderen, nicht mehr zu verwendenden Taxa *cournonensis*, *gergovianus*, *incertus* und *dubius* (s.o.) sind nach den Maßangaben ihrer Autoren deutlich größer als *Eucricetodon moguntiacus*.

Strukturell weicht die neue Spezies aus Heimersheim von *E. atavus* durch folgende Merkmale ab: Im Unterkiefergebiß fehlt gegenüber dieser Form ein freier Hypoconidhinterarm überwiegend, die Vorjochkante ist vielleicht etwas stärker und auch der Längsgrat allgemein besser entwickelt. Weiterhin ist der Protoconidhinterarm mehr vom Metaconid gelöst. Eine Tendenz zur Verbindung zwischen Protoconidhinterarm und Vorjochkante ist bei *E. atavus* nicht festzustellen. Schließlich sind bei dieser Spezies die M_3 im Hinterabschnitt allgemein stärker reduziert. Die oberen Molaren aus dem Mainzer Becken weisen besonders einen i.a. längeren Protoconushinterarm und Mesoloph auf. Die deutliche Tendenz zur Verbindung zwischen Mesoloph und Nachjochkante ist ein weiteres trennendes Merkmal. Nach Ausbildung von Vorjochkante, Längsgrat und Hypoconidhinterarm im Unterkiefergebiß (sowie des kräftigeren Protoconushinterarms und des längeren Mesolophs im Oberkiefergebiß?) wäre *Eucricetodon moguntiacus* als moderner zu bezeichnen. Damit könnte eine Abstammung von *E. atavus* in Betracht gezogen werden. Dem stehen allerdings die geringere Größe und das allgemein etwas kompliziertere Schmelzmuster des Gebisses sowie das besondere Verhalten des Längsgrats bei den oberen Molaren als eher ursprüngliche Merkmale entgegen, was eine mögliche Abstammung wiederum auszuschließen scheint. Eine klare Aussage über die relative Entwicklungshöhe gegenüber *E. atavus* ist damit nicht möglich. Man sieht aber, daß der Heimersheimer *Eucricetodon* sehr wahrscheinlich nicht in die nähere Verwandtschaft dieser Art gestellt werden kann.

Die Spezies *murinus* und *atavus* zeigen morphologisch eine weitgehende Übereinstimmung. Erstere Form unterscheidet sich aber durch die besonders gedungen gebauten Molaren noch stärker von dem Heimersheimer Nager. Größere Ähnlichkeit ist dagegen wiederum durch den nur kümmerlich angelegten Hypoconidhinterarm gegeben.

Das Vorkommen von *E. atavus* verteilt sich nach VIANEY-LIAUD (1972a: 6) auf die Niveaus von Hoogbutsel (Lokalitäten Hoogbutsel, Aubrelong), Montalban (Lokalitäten Montalban, Mège, Pech-Crabit, Mas-de-Got) und Les Chapelins (Lokalität Les Chapelins).

Der nächstjüngere Vertreter der *atavus-collatus*-Reihe ist *E. huberi*. Dieser Nager gehört zum Niveau von Antoingt an. *E. huberi* wurde von SCHAUB (1925) aus Mümliswyl und fraglich auch aus den Phosphoriten des Quercy beschrieben. Weitere Funde machte VIANEY-LIAUD (1972a: 11, 12) mit Vorbehalt aus Aubenas-les-Alpes

Tab. 4. Vergleichsmaße der verschiedenen *Eucricetodon*-Spezies; Unterkieferzähne, Mittelwerte nach VIANEY-LIAUD (1972a) in mm

Niveau	Lokalität	Spezies	M ₁	M ₂	M ₃
Coderet	Coderet	<i>collatus</i>	1,83/1,25	1,77/1,42	1,71/1,33
	Küttigen	<i>collatus</i>	1,75/1,21	1,60/1,33	1,51/1,21
	St.-Victor	<i>praecursor</i>	1,78/1,25	1,69/1,37	1,63/1,24
Boningen	Pech-du-Fr.	<i>quercyi</i>	1,81/1,20	1,65/1,35	1,56/1,21
	Sarèle	<i>quercyi</i>	1,71/1,23	—	1,45/1,22
Antoingt	Aubenas	<i>huberi</i>	1,60/1,19	—	1,40/1,07
	Oensingen	<i>huberi</i>	—	1,59/1,34	—
Heimersheim	Heimersheim	<i>moguntiacus</i>	1,31/0,88	1,18/1,00	1,15/0,95
Montalban	Mège	<i>atavus</i>	1,67/1,03	1,47/1,18	1,33/1,10
	Pech-Crab.	<i>atavus</i>	1,65/1,10	1,44/1,19	1,27/1,04
	Montalban	<i>atavus</i>	1,51/1,03	1,38/1,09	1,12/0,93
Hoogbutsel	Aubrelong	<i>atavus</i>	1,50/1,00	1,36/1,12	1,15/0,98
	Hoogbutsel	<i>atavus</i>	1,67/1,08	1,42/1,18	1,31/1,06

Tab. 5. Vergleichsmaße der verschiedenen *Eucricetodon*-Spezies; Oberkieferzähne, Mittelwerte nach VIANEY-LIAUD (1972a) in mm

Niveau	Lokalität	Spezies	M ¹	M ²	M ³
Coderet	La Colombière	<i>collatus</i>	2,08/1,46	1,68/1,58	—
	St.-Victor	<i>praecursor</i>	2,02/1,41	1,53/1,41	1,33/1,24
Boningen	Pech-du-Fr.	<i>quercyi</i>	2,07/1,43	1,68/1,48	1,34/1,31
	Sarèle	<i>quercyi</i>	2,14/1,41	1,60/1,38	1,27/1,28
Antoingt	Aubenas	<i>huberi</i>	1,99/1,41	1,58/1,57	1,33/1,29
	Oensingen	<i>huberi</i>	—	1,53/1,48	—
Heimersheim	Heimersheim	<i>moguntiacus</i>	1,59/1,03	1,13/1,06	0,96/0,99
Montalban	Mas de Got	<i>atavus</i>	—	1,27/1,17	—
	Mège	<i>atavus</i>	1,94/1,32	1,39/1,29	1,06/1,12
	Pech-Crab.	<i>atavus</i>	1,91/1,23	1,46/1,34	1,05/1,11
	Montalban	<i>atavus</i>	1,69/1,16	1,30/1,22	0,91/0,96
Hoogbutsel	Aubrelong	<i>atavus</i>	1,75/1,17	1,29/1,20	0,92/1,02
	Hoogbutsel	<i>atavus</i>	1,84/1,20	1,34/1,23	—

bekannt. Unter der Voraussetzung, daß die alte SCHLOSSERSche Spezies *E. incertus* zu Recht mit *E. huberi* in Synonymie gestellt wird, bildet Oensingen eine weitere Fundlokalität. Insgesamt ist *E. huberi* nur mangelhaft durch wenige Gebißreste belegt. Nach SCHAUB (1925: 45) handelt es sich um „eine mit *Cricetodon gergovianum* nahe verwandte, aber kleinere Art ...“. Gemeint ist mit „*gergovianus*“ die Form aus Oensingen, welche von VIANEY-LIAUD (1972a: 22 ff.) als *E. huerzeleri* neu bekannt wurde.

Das Gebiß von *E. huberi* unterscheidet sich dieser Autorin zufolge kaum von demjenigen höher evolvierter *atavus*-Formen, sie erhält das Taxon lediglich wegen des nur schwach reduzierten Hinterlobus der unteren M_3 aus dem Material von Aubenas aufrecht, weil darin Übereinstimmung mit den Verhältnissen an den Mümliswyler Funden besteht (S. 12).

Abgesehen von den klaren Größenunterschieden fällt gegenüber *E. moguntiacus* das völlige Fehlen eines selbständigen Hypoconidhinterarms und die deutliche Ablösung des Protoconidhinterarms vom Metaconid schon bei den M_2 sowie der kräftige Längsgrat im Unterkiefergebiß auf. Hinzu kommt, daß bei dem M_2 von Mümliswyl die Vorjochkante relativ stärker nach vorn gerichtet ist. Bei den Maxillarzähnen unterscheidet sich der M^1 durch die Anlage einer neuen — retroversen — Vorjochkante. Die genannten Merkmale lassen *E. huberi* gegenüber *E. moguntiacus* als etwas progressiver erscheinen. Es besteht die Möglichkeit, daß diese Art durch Modernisierung der betroffenen Kronenelemente aus *E. moguntiacus* hervorgegangen ist. Gemeinsam ist beiden Formen die geringe Breitenreduktion im Hinterabschnitt der unteren M_3 .

Die dritte Form der *atavus-collatus*-Reihe — *E. quercyi* — wurde von VIANEY-LIAUD (1972a: 13 ff.) nach Materialien aus Pech-du-Fraysse beschrieben und auch aus Sarèle bekanntgemacht. Als weitere Fundstelle ist Cournon für die mit Fragezeichen zu *E. quercyi* gestellten Spezies *E. cournonensis* und *E. gergovianus* (im Sinne von LAVOCAT) anzuführen. Das Vorkommen von *E. quercyi* beschränkt sich damit insgesamt auf das über Antoingt liegende Niveau von Boningen. Diese Art — mit rd. 200 Molaren verhältnismäßig gut belegt — ist von den Spezies *E. praecursor* und *E. collatus* nur geringfügig verschieden. Sie weicht neben den deutlich größeren Abmessungen von *E. moguntiacus* vor allem durch den kräftigeren Hypoconidhinterarm und den besser ausgebildeten Längsgrat im Unterkiefergebiß ab. Die Maxillarzähne fallen durch die mehr schräg nach vorn gerichteten Jochkanten auf.

Schon weiter oben wurde darauf hingewiesen, daß *E. quercyi* entwicklungsgehistorisch eher primitiver als die in der gleichen Reihe stehende nächstältere Form *E. huberi* ist. Eine nähere Verwandtschaft mit *E. moguntiacus*, der hinsichtlich des hinteren Hypoconidhinterarms bei den unteren Molaren und der Jochkanten bei den oberen Molaren moderner wirkt, andererseits aber einen primitiveren Längsgrat aufweist, kommt sicherlich nicht in Betracht.

Das nächstjüngere Glied der Entwicklungsreihe ist *E. praecursor*. Diese Spezies wurde von SCHAUB (1925: 38, 39) aufgrund einer aus dem Quercy stammenden Mandibel beschrieben und darüber hinaus aus Puy-de-Montdoury, Rickenbach und mit Vorbehalt auch von Thézels bekanntgemacht. Weitere Funde stammen aus St.-Victor-la-Coste, La Mine-des-Roys und von La Milloque. Alle diese Lokalitäten gehören dem Niveau von Coderet an.

Nach SCHAUB ist *E. praecursor* durch einen deutlichen Hypoconidhinterarm an M_1 und M_2 sowie einen zierlicheren Bau der Haupthügel und des Längsgrats im Unterkiefergebiß gegenüber der Typusspezies *E. collatus* charakterisiert. Bei den oberen Molaren sind ebenfalls Hügel und Grate weniger voluminös, der Mesoloph länger.

Diese etwa mit *E. collatus* gleichgroße Form ist nach VIANEY-LIAUD (1972: 16) ziemlich schlecht definiert. Die Unterschiede gegenüber *E. collatus* aber auch gegen-

über *E. quercyi* sind nur statistisch zu erfassen. SCHAUB (1925: 38) wies bereits auf die engen verwandtschaftlichen Beziehungen zu der Typusspezies hin.

Abweichend von *E. moguntiacus* besitzt *E. praecursor* — wie schon erwähnt — einen starken Hypocondhinterarm und weist eine engere Verbindung zwischen Protocondhinterarm und Metacond auf. Im Oberkiefergebiss fehlt die Anlage einer Verbindung Nachjochkante — Mesoloph. Aufgrund der Gesamtheit der Merkmale erscheint *E. praecursor* in verschiedener Hinsicht primitiver. Eine direkte Verwandtschaft kommt auch wegen der anderen Größenverhältnisse und wegen der Tatsache, daß die Fundstellen des Niveaus von Coderet insgesamt deutlich jünger sind als Heimersheim, nicht in Frage.

Entsprechendes gilt für die Typusspezies *E. collatus* aus dem oberoligozänen Niveau von Coderet sowie dem untermiozänen Niveau von Paulhiac, welche das Schlußglied der oligozänen Entwicklungsreihe bildet. Sie wurde von SCHAUB (1925: 35 ff.) aus Küttigen und Paulhiac beschrieben. Weitere Fundorte sind Coderet, La Colombière und Peublanc. Die Unterschiede gegenüber *E. quercyi* und *E. praecursor* sind größenmäßig und morphologisch gering und in der Praxis nicht immer verwertbar (s. o.).

Nach SCHAUB (S. 36) ist *E. collatus* mit dem etwas moderneren *E. gerandianus* nahe verwandt. Durch den Besitz eines selbständigen Hypocondhinterarms an M_1 und M_2 sowie durch die etwas weiter nach vorn gerichteten Jochkanten der oberen Molaren könnte *E. collatus* im Schmelzmuster gegenüber *E. moguntiacus* als eher etwas primitiver bezeichnet werden. Nähere Beziehungen können daher zwischen beiden Formen nicht angenommen werden.

Zieht man das Fazit aus den Vergleichen zwischen *E. moguntiacus* und den verschiedenen Vertretern der *atavus-collatus*-Reihe, so ergibt sich, daß der Heimersheimer Cricetide nicht in diese Entwicklungslinie hineinpaßt.

Gehen wir von der hauptsächlich metrischen Begründung dieser Linie aus, so müßte *E. moguntiacus* als die bei weitem kleinste Spezies eine Position noch vor *E. atavus* einnehmen, damit aber stratigrafisch noch älter sein als die unter- bis mitteloligozänen Fundorte von *E. atavus*. Eine solche Zuordnung kommt schon wegen des jüngeren Alters von Heimersheim nicht in Betracht.

Aber auch morphologisch fügt sich *E. moguntiacus* nicht in dieses Bild. Wie weiter vorn ersichtlich, bestehen engere Beziehungen lediglich zu *E. huberi* aus dem Niveau von Antointg. Alle anderen Formen zeigen in der Ausbildung des Gebisses mehr oder weniger stärkere Abweichungen.

Somit stellt sich die Frage, ob *E. moguntiacus* als Einzelform isoliert neben den Spezies der *atavus-collatus*-Reihe gesehen werden muß oder ob sich durch die morphologische Nähe zu *E. huberi* anderweitige Verflechtungen ergeben, die evtl. zu einer neuen entwicklungsgeschichtlichen Synthese führen.

Bevor diese Frage zu beantworten versucht wird, sind noch einige Bemerkungen im Hinblick auf *E. huerzeleri* erforderlich. Diese Spezies beruht auf Materialien von Oensingen und aus dem Quercy, die von SCHAUB (1925: 42 ff.) dem Taxon *gergovianus* zugeordnet worden waren. Weiter oben wurde schon auf die zwischen der Beschreibung SCHAUBS und dem Typusmaterial von *E. gergovianus* — das SCHAUB nicht in Händen gehabt haben konnte (LAVOCAT, 1951: 43) — bestehende Diskrepanz hingewiesen. Die Zähne von Oensingen und aus den Phosphoriten des Quercy weichen von

den Originalien hauptsächlich durch ihre wesentlich größeren Abmessungen ab. Neben diesen Fundorten werden von VIANEY-LIAUD (S.24) weiterhin ?Balm (die hierhergehörenden Gebißreste bestimmte sie als *E. aff. huerzeleri*) und Boningen angeführt. Damit gehört diese große Form neben dem fraglichen Vorkommen im Niveau von Montalban (Balm) den Niveaus von Antoingt und Boningen an.

Es handelt sich um den größten bisher im Oligozän bekannten Vertreter des Genus *Eucricetodon*. Wie Tab.6 zeigt, bestehen gegenüber der Heimersheimer Form ganz erhebliche Größenunterschiede, die eine spezifische Übereinstimmung klar ausschließen. Die Haupthöcker der Zahnkronen sind massig ausgebildet. Bei den unteren Molaren finden sich teilweise noch Andeutungen eines freien Hypoconidhinterarms. Der Protoconidhinterarm liegt bei den M_1 dem Metaconid an, ist aber — wenn überhaupt vorhanden — bei den M_2 und M_3 deutlich von diesem gelöst. Der Längsgrat ist meist kräftig und trägt einen zentralen Hügel, von welchem ein plumpes halblanges Mesolophid abzweigt. Die Jochkanten liegen relativ weit vorn. Bei den oberen M^1 sind teilweise die alte und neue Vorjochkante nebeneinander ausgebildet. Der überwiegend halblange Mesoloph geht von einem gut entwickelten Mesoconus aus. Die Jochkanten liegen bei den M^2 und M^3 relativ weit hinten. Die M^3 haben rundlichen Umriß und weisen ein kümmerlich entwickeltes hinteres Höckerpaar auf.

Tab. 6. Vergleichsmaße *E. huerzeleri* und *E. moguntiacus*,
Mittelwerte nach VIANEY-LIAUD 1972a (in mm)

Niveau	Lokalität	M_1	M_2	M_3
Antoingt	Oensingen	2,17/1,44	1,93/1,67	1,73/1,45
Montalban	Balm	1,76/1,19	1,46/1,29	1,34/1,13
Heimersheim	Heimersheim	1,32/0,89	1,20/1,01	1,16/0,95

		M^1	M^2	M^3
Antoingt	Oensingen	2,63/1,80	1,84/1,83	1,56/1,48
?	Quercy	2,60/1,77	1,90/1,78	1,38/1,56
Heimersheim	Heimersheim	1,61/1,05	1,15/1,08	0,96/0,99

Zur Entwicklungshöhe dieser Spezies äußert sich SCHAUB (1925: 44) wie folgt:

„*Cricetodon gergovianum* ist keine primitive Form. Die Umrisse der Zähne mit ihrem dicken Schmelz erinnern an *Cricetodon gerandianum* (Anm. d. Verf.: „*C. gerandianus*“ ist die Leitform des Niveaus von Laugnac, welches von THALER 1966 an den Top des Néogène inférieur gestellt wird). Wenn die Vorjochkante der unteren Molaren nicht deutlich rückständiger wären, so könnte man beide Arten als auf gleicher Entwicklungshöhe stehend taxieren. Im ganzen Habitus des Gebisses steht *Cricetodon gergovianum* jedenfalls höher als die Vorläufer von *Cricetodon gerandianum* und jene anderen oligozänen Arten, die noch einen selbständigen Hypoconidhinterarm besitzen“.

Eine Abstammung der Spezies *E.gerandianus* von *E. „gergovianus“* schließt SCHAUB jedoch aus. Doch weist er an anderer Stelle (S.45) auf die engen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen der älteren Form *E.huberi* und *E. „gergovianus“* hin. Tatsächlich lassen die Gebisse beider Spezies strukturell ein gewisses Maß an Übereinstimmung erkennen.

Was die als *E. aff. huerzeleri* bestimmte Form aus Balm anbetrifft, sind hier die Zähne deutlich kleiner. VIANEY-LIAUD (S.28) hält es für möglich, daß sie einem direkten Vorfahren von *E.huerzeleri* angehört haben. Von der gleichen Autorin wurden diese Gebißreste 1969 provisorisch an Molarenfunde von Montalban, Mège und Pech-Crabit, d.h. der Spezies *E.atavus* angenähert.

1.2.5.1.3. Bemerkungen zur Evolution des Genus *Eucricetodon*

Als Ergebnis der weiter vorn durchgeführten Vergleiche wird noch einmal festgehalten, daß *E.moguntiacus* sich weder metrisch noch strukturell in eine der beiden Entwicklungsreihen von *Eucricetodon* ohne weiteres einfügen ließe. Dieses Ergebnis allein kann jedoch nicht befriedigen, denn man weiß damit immer noch nicht, ob sich mit Bekanntwerden der neuen Spezies das Konzept VIANEY-LIAUDS von der Evolution der Gattung im Oligozän aufrechterhalten läßt oder ob man zu einer neuen Vorstellung kommen muß.

Die Beantwortung dieser Frage macht eine kritische Prüfung des von dieser Autorin vorgeschlagenen Systems erforderlich. Ist diese Gruppierung des oligozänen Formenkreises berechtigt? Genügen die einzelnen Spezies den Bedingungen, die eine evolutive Aufeinanderfolge innerhalb einer Entwicklungsreihe an sie stellt?

atavus-collatus-Reihe. — Diese Entwicklungsreihe wird von VIANEY-LIAUD (S.38) durch eine allgemein kontinuierliche Größenzunahme im Gebiß der einzelnen Spezies vom Liegenden zum Hangenden — also metrisch — charakterisiert. Eine echte Begründung auch von der morphologisch-strukturellen Seite her ist zu vermissen. Eine solche vergleichende Betrachtung der verschiedenen Formen ergibt, daß engere Beziehungen lediglich zwischen den Spezies *quercyi*, *praecursor* und *collatus* im Sinne einer evolutiven Linie bestehen können. Schon SCHAUB hatte 1925 eine Verwandtschaft zwischen *praecursor* und *collatus* und weiterhin *gerandianus* im Miozän vermutet. (Auf die Schwierigkeiten der Abgrenzung dieser letztgenannten Form von dem miozänen *E.infralactorensis* und auf die gegenseitigen Beziehungen auch zu *E.aquitanicus* sei hier nicht eingegangen. Allgemein besteht letztlich Übereinstimmung darin, daß *E.collatus* mit der miozänen Gruppe eine gemeinsame Stammlinie bildet.) Es besteht kein Grund, den „oberen“ Teil der *atavus-collatus*-Reihe mit seinem Übergang in miozäne Abfolgen in seiner Richtigkeit anzuzweifeln.

Anders sind die Verhältnisse im „unteren“ Teil dieser Reihe. Die zwischen den Spezies *atavus* und *quercyi* stehende Form *E.huberi* fällt durch ihr relativ progressives Gebiß aus dem Rahmen: Es ist schwer zu glauben, daß sie die Ausgangsform des deutlich primitiver wirkenden *E.quercyi* sein könnte. Hinsichtlich der Bestimmung von *E.huberi* schreibt nun VIANEY-LIAUD (1972: 12) zwar selbst, daß sich diese Spezies nur wenig von evoluierten *atavus*-Formen unterscheidet und daß das Taxon

nur wegen des wenig reduzierten Hinterlobus der M_3 von Aubenas-les-Alpes aufrecht erhalten werde. Aber auch wenn man annimmt, bei *E. huberi* aus Aubenas handle es sich in Wahrheit ebenfalls um einen *E. atavus*, bleibt die Tatsache bestehen, daß die Gebisse von *E. quercyi* strukturell rückständiger wirken als diejenigen der in der gleichen Entwicklungslinie vorangehenden Formen. Es liegt also der Schluß nahe, daß die Nager aus den Niveaus von Hoogbutsel, Montalban, Les Chapelins und Antoingt nicht mit der Linie *quercyi-praecursor-collatus* in Zusammenhang stehen und daß für diese jüngere Gruppe aus den Niveaus von Coderet und Boningen andere Vorfahren angenommen werden müssen.

Was die Formenfolge zwischen Hoogbutsel und Antoingt angeht, scheint es sich hier in der Tat um eine aufsteigende Linie zu handeln. Das Originalmaterial von *E. atavus* aus Hoogbutsel stimmt recht gut mit den Gebißresten aus den übrigen Fundstellen und Niveaus überein, wobei eine allmähliche Modernisierung der verschiedenen Kronenelemente erkennbar ist. Zweifel hat Verf. jedoch mit VIANEY-LIAUD (S. 12) an der Richtigkeit der Bestimmung des Materials von Aubenas-les-Alpes (Niveau von Antoingt) als *E. huberi*. Vergleicht man die Gebißreste der Typuslokalität Mümliswyl mit denen von Aubenas, so sind die Unterschiede größer als die Übereinstimmungen. Mit hoher Wahrscheinlichkeit gehört *E. huberi* nicht in die von den verschiedenen *atavus*-Formen gebildete evolutive Reihe. Verf. glaubt vielmehr, daß *E. huberi* und *E. moguntiacus* aufgrund der schon weiter vorn angeführten Verhältnisse eine gemeinsame Stammlinie bilden.

huerzeleri-, „Linie“. — Hier steht auch bei VIANEY-LIAUD (1972: 36, Tab. 6) eine Reihe von Fragezeichen. Zum einen sind die gegenseitigen Beziehungen der beiden oligozänen Formen *E. aff. huerzeleri* und *E. huerzeleri* nicht restlos geklärt (eine Abstammung der letzteren von der ersteren wird zwar vermutet, erscheint aber nicht genügend gesichert).

Weiterhin besteht Unklarheit über die Fortentwicklung dieser „Linie“ über die jüngeren oligozänen Niveaus hinaus bis in das Miozän. VIANEY-LIAUD (Tab. 6) gibt als mögliche miozäne Repräsentanten die Spezies *E. hochheimensis* und *E. haslachensis* aus dem Niveau von Laugnac bzw. von Estrepouy an (auf die falsche Einstufung von *E. hochheimensis* wurde schon weiter vorn hingewiesen). Hierzu ist grundsätzlich zu bemerken, daß auch SCHAUB (1925: 42) diese beiden Formen für nahe verwandt und eine Abstammung der letzteren von *E. hochheimensis* für wahrscheinlich hält. Nun ist aber der einzige von *E. hochheimensis* bisher vorliegende Molar — ein unterer M_2 — durch einen kräftigen Hypoconidhinterarm, einen längeren Protoconidhinterarm und die relativ weiter nach hinten gerichtete Vorjochkante strukturell deutlich primitiver als entsprechende Zähne von *E. huerzeleri*. Die Vorfahren der beiden oberoligozänen und miozänen Spezies können daher wohl nicht bei *E. huerzeleri* oder einer verwandten Form gesucht werden. Damit läßt sich aber die von VIANEY-LIAUD konzipierte *huerzeleri*-Linie in dieser Form nicht aufrechterhalten.

- Als Ausgangspunkt für weitere Überlegungen sei noch einmal zusammengefaßt, daß
- eine von Boningen bis Coderet laufende evolutive Reihe *quercyi-praecursor-collatus* mit Fortsetzung *aquitanicus-infralactorensis* im Miozän und
 - eine von Hoogbutsel bis Antoingt laufende *atavus*-Reihe

als gesichert erscheinen. Beide Linien gehören phylogenetisch nicht zusammen, d. h. man kennt weder die Vorfahren der ersten noch die Nachkommen der zweiten Linie. Die Vorläufer der *atavus*-Reihe dürften zeitlich und morphologisch nicht allzuweit von der Spezies aus Hoogbutsel entfernt sein. Ihre Einwanderung vermutlich aus Asien wird in dem unmittelbar Hoogbutsel vorausgehenden Zeitabschnitt erfolgt sein, der mit der „Grande Coupure“ zusammenfällt. *E. atavus* kann also als recht ursprüngliche Form angesehen werden, in deren Nähe — als der bisher ältesten bekannten westeuropäischen Spezies — die Radiation des Genus *Eucricetodon* ihren Ausgang genommen haben könnte.

Neben den oben erwähnten beiden Entwicklungslinien sind nun noch die Spezies *E. moguntiacus*, *E. huberi* und *E. huerzeleri* unterzubringen. Diese bilden nach Auffassung des Verf. eine dritte Gruppe im Sinne einer evolutiven Reihe *moguntiacus* → *huberi* → *huerzeleri*. Morphologisch spricht dafür die strukturelle Ähnlichkeit zwischen *E. moguntiacus* und *E. huberi* einerseits sowie zwischen *E. huberi* und *E. huerzeleri* andererseits (hier sei an die entsprechenden Ausführungen SCHAUBS zu *E. gergovianus* — der ja nichts anderes ist als die von VIANEY-LIAUD als *E. huerzeleri* neu bekannt gemachte Form — erinnert).

Stratigrafisch scheint einer Stammlinie *huberi-huerzeleri* zunächst die Tatsache entgegenzustehen, daß beide Taxa nach VIANEY-LIAUD (S. 11, 24) in Oensingen gleichzeitig vorkommen. Bei einem Teil der Oensinger Gebißreste handelt es sich jedoch nicht ursprünglich um zu *E. huberi* gehörende Zähne sondern um Funde, die SCHAUB 1925 der Spezies *E. incertus* zugeordnet hatte. VIANEY-LIAUD hält aber die Taxa *incertus* und *huberi* für synonym, woraus sich das Vorkommen von *E. huberi* in Oensingen erklärt. Legt man einem Vergleich beider Formen aber die Beschreibung und Abbildungen SCHAUBS zugrunde, so ist es schwer, die für eine Synonymie zu erwartende Übereinstimmung der Gebisse festzustellen: *E. incertus*, obwohl jünger als *E. huberi* (THALER führt 1966 überdies noch die nächstjüngere, auf Oensingen folgende Lokalität Boningen für *E. incertus* an), wirkt zumindest im Maxillargebiß ursprünglicher als diese Art. Es erscheint demnach geboten, das Taxon *incertus* aufrechtzuerhalten und damit eine vierte eigenständige Entwicklungslinie zu akzeptieren.

Hinsichtlich der Aufeinanderfolge *moguntiacus-huberi* ergibt sich stratigrafisch die Konsequenz, daß Heimersheim einem älteren Niveau angehören müßte als die Fundstelle Mümliswyl — oder doch zumindest einem älteren Abschnitt in ein und dem gleichen Niveau. Beide Lokalitäten haben stampisches Alter. Mümliswyl wirkt nun in der Tat durch das Vorkommen evoluerter Theridomyiden — *Theridomys (Blainvillimys) blainvillei* und *Archaeomys gervaisi* —, die in Heimersheim nicht angetroffen werden — etwas jünger. Diese Unterschiede veranlassen Verf. u. a., Heimersheim einem älteren selbständigen Niveau zuzuordnen, welches aufgrund der übrigen Faunenelemente eine Mittelstellung zwischen Les Chapelins und Antoingt erhält.

In Abb. 24 wird eine Übersicht der oben geschilderten phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb des Genus *Eucricetodon* gegeben. Dieser Versuch erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Er ist lediglich das Ergebnis einer kritisch-morphologischen Auseinandersetzung mit den Vorstellungen VIANEY-LIAUDS zur Evolution der Gattung *Eucricetodon* im Oligozän. Verschiedene Fragen bleiben weiterhin unbeantwortet. So ist z. B. zu klären, was unter den Gebißresten zu verstehen ist, die

Estrepouy	<i>infralactorensis</i> (34)		<i>haslachensis</i> (25)
Laugnac	<i>aquitanicus</i> (33)		?
Paulhiac	<i>collatus</i> (31,32)		?
Coderet	<i>collatus</i> (27-30) <i>praecursor</i> (20-26)	?	<i>hochheimensis</i> (27) ?
Boningen	<i>quercyi</i> (16,17,18)	?	<i>incertus</i> (19) ? <i>huerzeleri</i> (19)
Antoingt	?	? <i>atavus</i> (13)	<i>incertus</i> (13) <i>huerzeleri</i> (13,15) <i>huberi</i> (14)
Heimersheim	<i>atavus</i> (12)	?	<i>moguntiacus</i> (12)
Les Chapelins	<i>atavus</i> (10,11)		? ?
Montalban	<i>atavus</i> (4-9)		" <i>aff. huerzeleri</i> " (3)
Hoogbutsel	<i>atavus</i> (1,2,3) ?		?

Abb. 24. Die Entwicklung und stratigrafische Verbreitung des Genus *Eucricetodon* THALER. Teilweise nach VIANEY-LIAUD (1972a). — 1: Hoogbutsel, 2: Aubrelong, 3: Ronzon, 4: Mas-de-Got, 5: Mège, 6: Montalban, 7: Pech-Crabit, 8: Lovagny, 9: Balm, 10: Les Chapelins, 11: St.-Martin-de-Briatexte, 12: Heimersheim, 13: Oensingen, 14: Aubenas-les-Alpes, 15: Quercy, 16: Pech-du-Fraysse, 17: Sarèle, 18: Cournon, 19: Boningen, 20: Rickenbach, 21: Quercy, 22: Pouy-de-Montdoury, 23: St.-Victor-la-Coste, 24: La Milloque, 25: La Mine-des-Roys, 26: Thézel, 27: Hochheim-Flörsheim, 28: Coderet, 29: La Colombière, 30: Rances, 31: Paulhiac, 32: Peublanc, 33: Laugnac, 34: Estrepouy, 35: Haslach.

SCHAUB (1925: 51, 52) mit Vorbehalt unter „*Cricetodon murinum*“ und „*Cricetodon* sp.“ aus Rickenbach rubrizierte. Überdacht werden muß auch noch einmal die Benennung der als *E. aff. huerzeleri* als Balm bekanntgewordenen Form. Können diese Molaren *E. atavus* zugeordnet werden, wie VIANEY-LIAUD 1969 vermutete oder liegt eine neue Form mit noch ungeklärten Beziehungen zu den anderen Mitgliedern des Genus vor? Schließlich sei allgemein noch an die Unsicherheit in der Abgrenzung verschiedener *Eucricetodon*-Spezies erinnert, die durch mangelhafte Belege einerseits und durch die große Komplexität und Variabilität des oligozänen Cricetidengebisses andererseits bestimmt wird.

Auch das vorliegende entwicklungsgeschichtliche Modell wird daher bei Bekanntwerden neuer Funde und Formen einer sorgfältigen Überprüfung bedürfen.

1.2.5.2. *Eucricetodon atavus* (MISONNE)

1884 *Cricetodon murinum* n.sp. — SCHLOSSER, Die Nager des europäischen Tertiärs: 91—92, Taf. 8 Fig. 4, 25

- 1925 ?*Cricetodon murinum* — SCHAUB, Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs: 50—51, Taf. II Fig. 4, Taf. IV Fig. 4
- 1957 *Cricetodon atavus* n.sp. — MISONNE, Mammifères oligocènes de Hoogbutsel: 7—9, Taf. II Fig. 4—6
- 1966 *Eucricetodon atavus* — THALER, Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc: 140
- 1969 *Eucricetodon* aff. *huberi*. — THALER, Rongeurs nouveaux de l'Oligocène moyen: 204, Fig. 8
- 1969 *Eucricetodon* aff. *huberi*. — VIANEY-LIAUD, Rongeurs de l'Oligocène moyen: 231, Fig. XIV
- 1970 *Eucricetodon* sp. — HELMER & VIANEY-LIAUD, Nouveaux gisements de Rongeurs: 45
- 1972 *Eucricetodon atavus* — VIANEY-LIAUD, Contribution à l'étude des Cricétidés: 6—11, Fig. 1—3, Taf. 1 Fig. 1—4, Taf. 2 Fig. 1—6

Von den vielen, größenmäßig zwischen *Paracricetodon* und *Pseudocricetodon* liegenden Heimersheimer Cricetidenmolaren fallen einige Exemplare auf, die Verf. lange Zeit für extreme Varianten von Zähnen der neuen Art *Eucricetodon moguntiacus* hielt. Sie liegen durchweg an der Obergrenze der Größenvariabilität dieser Spezies, doch läßt sich keinerlei metrischer Sprung feststellen. Die Zahnkronen sind allgemein flacher, ihre Haupthöcker voluminöser; das Schmelzmuster ist deutlich einfacher als bei typischen *moguntiacus*-Molaren. Aufgrund dieses insgesamt doch recht abweichenden Habitus und der darüber hinaus bestehenden weiteren strukturellen Unterschiede ist Verf. nun der Auffassung, daß diese Gebißreste sich nicht mit der neuen Spezies vereinigen lassen, sondern zu *Eucricetodon atavus* gestellt werden müssen.

Diagnose (MISONNE 1957: 7, 8): „Molaires inférieures: M_3 est un peu plus courte que M_2 ; le cingulum antérieur labial (Va) est très réduit; le cingulum lingual (Vi) est plus important; la crête du métaconide (V) est faible et mince; la branche postérieure du métaconide (Ph) atteint la pente du métaconide (Md); la pointe du mésostyle (M) est bien indiquée, sous forme d'épaississement de la crête longitudinale en M_1 , sous forme de crête secondaire en M_2 ; elle est presque inexistante en M_3 ; la crête longitudinale (L) est bien complète en M_3 , réduite et assez mince en M_2 , et en M_1 , entre M et Ph; la branche postérieure de l'hypoconide (Hh) est toujours présente, mais peu importante, sous forme d'épaississement de la paroi. Le bourgeon antérieur de M_1 est porté en avant.

Molaires supérieures: M^3 est un peu plus courte que M^2 ; le cingulum antérieur labial (Va) est assez faible et le cingulum lingual (Vi) est plutôt long; la branche postérieure du protocône existe sous forme de petit renflement de la crête longitudinale; la pointe du mésostyle est assez longue, surtout en M^2 ; le métacône est moins important que le paraconône en M^3 ; la crête longitudinal (L) est complète, mais toujours mince à la soudure avec le protocône“.

Holotypus: rechter M^1 (Ctm 1146, Institut Royal des Sciences Naturelles, Brüssel), Taf. II Fig. 5 in MISONNE 1957 (vgl. hierzu VIANEY-LIAUD 1972a: 16).

Fundort: Weinberg KÖHLER, ca. 400 m NW Ortsmitte von Heimersheim (Bl. 6214 Alzey, R 34 33 990, H 55 14 840) bei Alzey (Rheinessen).

Fundsichten: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: 6 M_2 , 2 M_3 . — 4 M^1 , 6 M^2 .

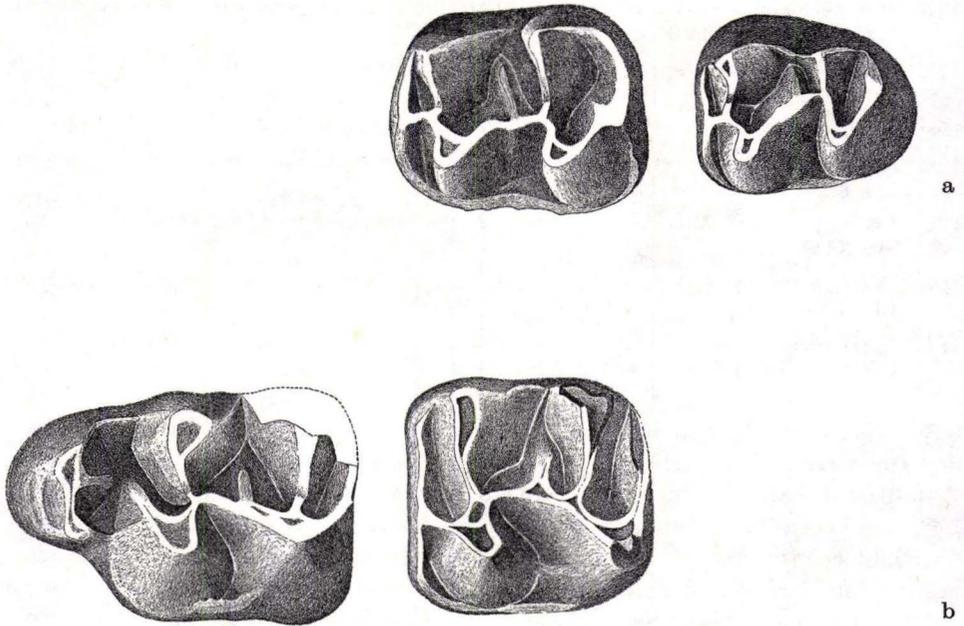


Abb. 25. *Eucricetodon atavus* (MISONNE) von Heimersheim. $\times 25$.

a) M_2-M_3 inf. sin. (zusammengestellt). M_2 : PIM/P 320 (invers), M_3 : PIM/P 322.
 b) M^1-M^2 sup. sin. (zusammengestellt). M^1 : PIM/P 316, M^2 : PIM/P 326 (invers).

Maße (in mm, s. auch Abb. 21):

Typ	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.
M_2	6	1,34	1,37	1,44	1,03	1,10	1,24
M_3	2	1,15	1,22	1,30	0,95	0,96	0,97
M^1	4	1,80	1,85	1,90	1,16	1,20	1,25
M^2	6	1,24	1,30	1,35	1,19	1,23	1,30

1.2.5.2.1. Beschreibung des Materials

Unterkiefergebiss. — M_1 sind von *Eucricetodon atavus* nicht überliefert. Die M_2 (Abb. 25a, PIM/P 320) weisen übereinstimmend gegenüber mittleren Molaren von *E. moguntiacus* folgende Unterschiede auf:

Die Innenhöcker liegen relativ weiter vorn, so daß die beiden Jochkanten mehr schräg verlaufen. Insgesamt befindet sich das Metalophid und seine Insertionsstelle am Protoconidvorderarm näher beim Vordercingulum. Das hintere Quertal ist durch das verhältnismäßig nach vorn gerückte Entoconid breiter.

Auffallendstes Merkmal gegenüber anderen M_2 ist aber das völlige Fehlen oder die nur schwache Anlage des Protoconidhinterarms: Der kräftige Längsgrat ist direkt

mit dem Protoconidgipfel verbunden, er läßt nur teilweise eine kurze Anschwellung erkennen, die dem bei Zähnen von *E. moguntiacus* meist gut ausgebildeten Protoconidhinterarm entspricht.

Damit zeigt die zentrale Kauflächendepression im wesentlichen nur eine Querstruktur, nämlich das breite und schräg verlaufende, meist halblange Mesolophid. Nur in einem Fall erreicht dieser linguale Quersporen nahezu den Innenrand der Zahnkrone. Ein Ectomesolophid ist — im Gegensatz zu M_2 von *E. moguntiacus* — nicht vorhanden. Das Sinusid ist deutlich asymmetrischer als bei dieser Spezies. Durch die genannten Verhältnisse ergibt sich ein gegenüber den Molaren von *E. moguntiacus* auffallend einfacher Kronenbau. Im übrigen ist die Nachjochkante kurz und inseriert vergleichsweise weiter vorn am Hypoconidvorderarm, woraus sich entwicklungs geschichtlich ein höheres Niveau ableiten läßt. Reste eines freien Hypoconidhinterarms sind an drei M_2 zu erkennen. Allgemein unterscheiden sich die M_2 von anderen entsprechenden Molaren schließlich durch das teilweise stark verlängerte labiale Vordercingulum, welches den gesamten äußeren Zahnrand umgeben kann, um sich wieder mit dem Schlußcingulum an der hinteren Zahnwand zu vereinigen.

Entsprechend diesen Befunden stellt Verf. auch zwei M_3 (Abb. 25 a, PIM/P 322) zu der gleichen Form. Beide Zähne zeichnen sich durch das völlige Fehlen eines Protoconidhinterarms, durch den stark schräg gerichteten Längsgrat und den deutlich verschmälerten Hinterlobus gegenüber anderen M_3 aus. Im Zusammenhang hiermit sind das Entoconid beträchtlich reduziert und die Nachjochkante verkürzt. Ein Mesolophid und ein Hypoconidhinterarm fehlen.

Oberkiefergebisse. — Zu *E. atavus* gehören vier M^1 (Abb. 25 b, PIM/P 316), die sich schon durch ihren plumperen Bau, die gedrungene, wenig nach vorn ausgebauten Vorderknospe und den konvexen Außenrand von anderen M^1 abheben. Die Vorjochkante ist retrovers, es fehlen Spuren der alten Verbindung mit dem Protoconusvorderarm. Die Nachjochkante inseriert entsprechend den Verhältnissen bei den M^2 etwas weiter hinten. Der Längsgrat ist allgemein kräftig, der breite Mesoloph erreicht in einem Fall den labialen Zahnrand, ist sonst aber meist kürzer als bei *E. moguntiacus*. Wie bei den M^2 besteht keine Neigung zu einer Verbindung mit der Nachjochkante. Der Lingualrand der Zahnkrone trägt meist deutliche Spuren eines Cingulums, das sich ebenfalls bis an den Hypoconusgipfel hinaufziehen kann.

Auf die 6 mittleren Unterkiefermolaren ist unschwer eine gleiche Anzahl von M^2 aus der Maxillarzahnreihe zu beziehen (Abb. 25 b, PIM/P 326). Auch diese Zähne sind durch ein sehr einfaches Schmelzmuster charakterisiert, welches sich aus dem völligen Fehlen oder der nur schwachen Andeutung des Protoconushinterarms ergibt. Somit ist auch hier in der Kauflächenmitte zwischen den Jochkanten das einzige beherrschende Querelement der Mesoloph. Dieser breite Quersporen ist kürzer als bei den M^2 von *E. moguntiacus*, er verläuft den Jochkanten parallel und zeigt keinerlei Tendenz, sich mit dem Metaloph zu verbinden. Die Jochkanten inserieren durchweg weiter hinten, verhalten sich also auch im Oberkiefergebisse moderner als bei der vorgenannten Art. Entsprechend dem labialen Cingulum bei den unteren M_2 ist hier das linguale Cingulum verlängert und kann mit einem feinen Ausläufer den Gipfel des Hypoconus erreichen.

1.2.5.2.2. Beziehungen und Vergleiche

Eucricetodon atavus unterscheidet sich schon oberflächlich durch den plumperen Bau und das einfachere Schmelzmuster seiner Zahnkronen von *Eucricetodon moguntiacus*.

Die Betrachtung der einzelnen Schmelzstrukturen ergibt, daß nach den von SCHAUB (1925) erarbeiteten Kriterien diese Form gegenüber der neuen Spezies entwicklungsgeschichtlich ein etwas moderneres Stadium repräsentieren dürfte. Für diese Annahme sprechen die weiter nach vorn bzw. hinten gerichteten Jochkanten der unteren bzw. oberen Molaren. Hierfür spricht auch das insgesamt einfachere Schmelzmuster, das sich im wesentlichen aus einer Reduktion des Protoconid- bzw. Protoconushinterarms ergibt. Nicht allzu große Bedeutung dürfte bei diesem Vergleich dem bei den M_2 noch teilweise angedeuteten Hypoconidhinterarm — als primitives Merkmal — zukommen. Solche Spuren finden sich auch bei evoluierten Arten in Einzelfällen immer wieder. Ob schließlich die starke Verlängerung des labialen bzw. lingualen Vordercingulums ein ursprüngliches oder fortschrittliches Merkmal ist, vermag Verf. nicht zu entscheiden. Sicher jedoch überwiegen die progressiven Züge im Gebiß von *E. atavus* aus Heimersheim, das sich metrisch an der Obergrenze der Größenvariabilität von *E. moguntiacus* bewegt.

Ein Größenvergleich mit anderen *Eucricetodon*-Spezies ergibt exakte Übereinstimmung mit *E. atavus* aus Hoogbutsel (M^1 , M^2), Montalban (M_2) und Aubrelong (die beiden M_3 liegen größtmäßig zwischen den Abmessungen der entsprechenden Molaren von Aubrelong und Hoogbutsel). *E. huberi* und *E. incertus*, die beiden nächstjüngeren Nager, sind bereits deutlich größer. Dies gilt umsomehr dann auch für die großen Spezies *E. praecursor*, *E. collatus* und *E. huerzeleri*.

Auch die morphologische Ähnlichkeit mit *E. atavus* aus anderen Fundstellen ist auffallend. Da die Kauflächenstrukturen sich jedoch innerhalb der *atavus*-Reihe vom Liegenden zum Hangenden zunehmend modernisieren, ist der Grad der Übereinstimmung unterschiedlich.

Die Gebißreste von Hoogbutsel und Aubrelong wirken durch den schwächeren Längsgrat, den längeren Protoconid- bzw. Protoconushinterarm und den ursprünglichen Verlauf der Jochkanten primitiver. *E. atavus* aus Montalban kommt der Heimersheimer Form schon verhältnismäßig nahe. Der aber doch noch stärker in Erscheinung tretende Hypoconidhinterarm und der allgemein noch etwas längere Protoconidhinterarm lassen diesen Nager jedoch ebenfalls eine Spur primitiver erscheinen. Größere Übereinstimmung besteht mit der von VIANEY-LIAUD (1972) aus dem nächstjüngeren Niveau von Les Chapelins als *E. cf. atavus* gemeldeten Form. Diese und die Heimersheimer Spezies dürften auf einer etwa gleichen Entwicklungsstufe stehen. Vielleicht ist *E. atavus* aus dem Mainzer Becken durch den Verlauf seiner Jochkanten sogar noch um Nuancen moderner.

Als beachtenswert sei hier lediglich einmal die Tatsache festgehalten, daß *E. moguntiacus* — obwohl jünger als *E. atavus* aus Hoogbutsel — strukturell primitiver ist. Damit wäre zwar *E. atavus* von Hoogbutsel der älteste, aber nicht der ursprünglichste europäische Cricetide.

Auf die gegenüber den anderen Spezies bestehenden Unterschiede, deren wichtigste Merkmale schon weiter vorn erörtert wurden, braucht hier nicht weiter eingegangen

zu werden. Das Vorkommen von *E. atavus* als einem verhältnismäßig progressiven Vertreter dieses Taxons in der Fundstelle Heimersheim ist hinreichend bewiesen.

Damit ist aber ein weiterer Schlüssel zur Altersstellung von Heimersheim zur Hand: Während *E. moguntiacus* für ein gegenüber dem Niveau von Antoingt etwas höheres Alter spricht, deutet *E. atavus* darauf hin, daß Heimersheim zumindest nicht älter sondern eher etwas jünger ist als Fundstellen aus den Niveaus von Montalban und Les Chapelins. Somit käme eine Einordnung zwischen die Niveaus von Les Chapelins und Antoingt infrage.

1.2.6. Genus *Pseudocricetodon* THALER

Im Jahre 1966 führten die Paläontologischen Institute von Barcelona und Mainz eine gemeinsame Ausgrabung im stratifizierten Mitteloligozän von Montalban (Spanien) durch. Das dabei geborgene Material wurde in Mainz aufgearbeitet und ausgelesen, THALER übernahm die Bearbeitung der Nagerreste. Darunter befand sich unter anderem eine Reihe von isolierten Molaren eines sehr kleinen Cricetiden, auf denen das neue Genus *Pseudocricetodon* begründet wurde.

Vorbemerkungen zur Definition des Genus. — Die seinerzeit gestellte — mit derjenigen der Typusspezies *Ps. montalbanensis* zusammenfallende — Diagnose lautete (THALER 1969: 202):

„Cricetidae de l'Oligocène d'Europe se distinguant de *Paracricetodon* par la M³ sup. moins longue que M² sup.; de *Heterocricetodon* par le mésolophide n'atteignant pas le bord lingual et d'*Eucricetodon* par le contour rectiligne ou légèrement concave de la face linguale de M¹ sup.“

Zu dieser differentialdiagnostischen Definition ist folgendes zu bemerken: Die Abgrenzung gegenüber *Paracricetodon* durch den vergleichsweise zu M² weniger langen M³ ist nicht überzeugend und trifft nicht die eigentlichen Unterschiede zwischen beiden Gattungen. Auch bei *Paracricetodon* ist der M³ meist kürzer als der M², wie man sich bei SCHAUB (1925: 54 und Taf. IV Fig. 6 — *P. spectabilis*) und HRUBESCH (1957: 258, Abb. 1 — *P. dehmi*) sowie in der vorliegenden Arbeit (*P. walgeri*) leicht vergewissern kann. Oder handelt es sich um einen Druckfehler und sind in Wahrheit die M₂ und M₃ gemeint? Hier findet man tatsächlich entsprechende Unterschiede. Für das wesentliche Merkmal, in welchem *Paracricetodon* und *Pseudocricetodon* neben den extremen Größenunterschieden auch strukturell voneinander abweichen, hält Verf. jedoch bei ersterer Gattung den Besitz eines freien Hypoconidhinterarms (Unterkiefergebiß) und eines freien Protoconusvorderarms (Oberkiefergebiß).

Irreführend ist weiterhin die Abgrenzung gegenüber der Gattung *Heterocricetodon*. Nach STEHLIN & SCHAUB (1951: 319) ist es im Unterkiefergebiß dieses Genus nicht das Mesolophid, welches besonders bei M₂ und M₃ bis an den lingualen Zahnrand verlängert ist, sondern der Hinterarm des Protoconid. Das Mesolophid z. B. von *H. helbingi* . . . „ist am M₂ zurückgebildet und am M₃ beinahe ganz verschwunden“. Unerwähnt bleiben die wichtigsten im Oberkiefergebiß bestehenden Unterscheidungsmerkmale: *Heterocricetodon* weist einen selbständigen Protoconusvorderarm zumeist

an allen drei Molaren auf sowie einen gut entwickelten, überwiegend bis zum labialen Zahnrand reichenden Mesoloph.

Schließlich ist auch die Abgrenzung gegen das Genus *Eucricetodon* nicht befriedigend. Hier hat sich zudem hinsichtlich des Verlaufs der Zahnwand bei den M^1 ein neuerlicher Druckfehler eingeschlichen: gemeint ist sicher ... „le contour rectiligne ou légèrement concave de la face labiale de M^1 sup.“. Dieser einzige Unterschied zwischen den Gattungen *Pseudocricetodon* und *Eucricetodon* kann jedoch für die Praxis nicht ausreichen. Nun schreibt THALER (1969: 202) selbst im Vorspann seines Kapitels über *Pseudocricetodon*, daß durch diese Gattung neben *Eucricetodon* eine zweite Gruppe oligozäner Arten mit relativ kleineren Abmessungen und komplizierteren Schmelzstrukturen repräsentiert werde. Auch dieser zusätzliche Hinweis erleichtert die gegenseitige Abgrenzung von Spezies beider Gattungen jedoch keineswegs.

Von VIANEY-LIAUD wurde später (1972a: 26) die folgende erweiterte Diagnose für die Gattung *Pseudocricetodon* vorgelegt:

„Ce genre diffère de *Paracricetodon* par la M^3 sup. moins longue que la M^2 sup.; de *Heterocricetodon* par le mésolophe et le bras antérieur du protocone n'atteignant par le bord lingual de la dent et d'*Eucricetodon* par le contour rectiligne ou légèrement concave de la face linguale de M^1 sup. ainsi que par l'absence quasi générale du bras postérieur de l'hypoconide aux molaires inférieures“.

Wie man sieht, wurden im Blick auf *Paracricetodon* die genannten Druckfehler (?) übernommen. Bei *Heterocricetodon* wurde nur zwar das „Mesolophid“ in Mesoloph umgewandelt, allein, es folgt ein neuer irreleitender Hinweis: Es müßte heißen ... „de *Heterocricetodon* par le mésolophe ... n'atteignant pas le bord labial de la dent...“. Ferner wird festgestellt, daß anscheinend der Protoconusvorderarm dieser Gattung den labialen (nicht lingualen!) Zahnrand der M sup. erreiche. Hiervon kann jedoch höchstens bei den M sup. der als *H. aff. helbingi* aus Sarèle von VIANEY-LIAUD (1972a: 32) bekanntgemachten Form die Rede sein. Es zeigen nämlich weder die Typusmaxilla von *H. helbingi* aus Mümliswyl nach STEHLIN & SCHAUB (1951) noch die Typusmaxilla von *H. stehlini* aus dem Quercy nach SCHAUB (1925) einen bis zum labialen Zahnrand reichenden Protoconusvorderarm. Somit handelt es sich um ein für die Gattung untypisches Merkmal, das in eine generische Differentialdiagnose nicht eingehen sollte.

Hinsichtlich *Eucricetodon* wurde der schon erwähnte Druckfehler von THALER beibehalten, als neues differentialdiagnostisches Kriterium erscheint das „quasi-generelle“ Fehlen eines freien Hypoconidhinterarms im Unterkiefergebiß von *Pseudocricetodon*. Nun hilft auch diese Ergänzung nicht sehr viel weiter, da evoluierte — wenn auch deutlich größere — Spezies von *Eucricetodon* bekannt sind, die jede Spur eines selbständigen Hypoconidhinterarms vermissen lassen.

Somit kann festgehalten werden, daß eine klare Abgrenzung von *Pseudocricetodon* gegen die beiden Gattungen *Paracricetodon* und *Heterocricetodon* (wie im übrigen auch gegen *Melissiodon* und *Adelomyarion*, zwei weiteren — in den oben zitierten Diagnosen nicht aufgeführten — Genera aus oligo/miozänen Fundschichten) möglich ist.

Es sei aber auch betont, daß *Pseudocricetodon* und *Eucricetodon* nicht hinreichend voneinander unterschieden sind. Vermutlich werden sich greifbare Unterscheidungsmöglichkeiten nur sehr schwer auffinden lassen.

Durch Bekanntwerden zweier weiterer Arten neben der Typusspezies, nämlich *Ps.thaleri* HUGUENEY, 1969 aus Coderet und *Ps.philippi* HUGUENEY, 1971 aus St.-Martin-de-Castillon wird die Definition der Gattung nicht erleichtert, sondern erschwert. Beide Formen sind innerhalb des sehr kleinen Genus durch extreme Größenunterschiede gekennzeichnet: *Ps.philippi* ist die kleinste, *Ps.thaleri* die größte bisher bekannte Spezies. Auch morphologisch bestehen starke Unterschiede. Insgesamt kommt *Ps.philippi* der Vorstellung THALERS entgegen, daß *Pseudocricetodon* eine Gruppe kleiner Cricetiden mit einfachem Schmelzmuster repräsentiere. Der Bau der Zahnkronen ist bei dieser Art in der Tat erstaunlich einfach. *Ps.thaleri* (von HUGUENEY 1969 übrigens als *?Eucricetodon thaleri* bekanntgemacht und erst später unter *Pseudocricetodon* geführt) steht jedoch dieser Vorstellung genau entgegen: Die Abmessungen kommen der Untergrenze der Größenvariabilität kleinerer *Eucricetodon*-Spezies (in erster Linie *E.moguntiacus*, dann aber auch *E.atavus*) schon recht nahe. Das Schmelzmuster ist — wie noch zu sehen sein wird — ungewöhnlich kompliziert (bei einigen M_1 ist zudem die Andeutung eines freien Hypoconidhinterarms zu erkennen).

Aus allem Gesagten läßt sich nur der Schluß ziehen, daß *Pseudocricetodon* und *Eucricetodon* hauptsächlich durch die unterschiedlichen Abmessungen voneinander abweichen. Der geradlinige Verlauf der Außenwand bei den M^1 und das „quasi-generelle“ Fehlen eines freien Hypoconidhinterarms bei den M inf. sind Merkmale, die durchaus in den Variabilitätsbereich von *Eucricetodon* fallen. Ihnen kann daher nur der Charakter von Hilfsgrößen zukommen. Einen praktikablen Vorschlag zur Abgrenzung vorzulegen, scheint derzeit nicht möglich.

Somit stellt sich die Frage, ob die Aufrechterhaltung eines Genus *Pseudocricetodon* unter den genannten Umständen überhaupt zu rechtfertigen sei. Diese Frage soll hier nicht entschieden werden. Möglicherweise lassen sich in naher Zukunft doch noch Belege auffinden, die eine klarere Definition erlauben. Der besseren Übersichtlichkeit halber wird in der vorliegenden Arbeit am Genus *Pseudocricetodon* daher mit Vorbehalt festgehalten, zumal gute Übereinstimmung des kleinsten Heimersheimer Cricetiden mit einer bereits etablierten Spezies dieser Gattung besteht.

Typusspezies: *Pseudocricetodon montalbanensis* THALER, 1969. (Typus: M^1 dext., MLBS 505, ?Museo Provincial de Paleontologia, Sabadell, THALER, 1969: 203, Fig. 9.)

Weitere Arten: *Ps.thaleri* HUGUENEY, 1969 und *Ps.philippi* HUGUENEY, 1971.

Geogr. Verbreitung: Spanien, Frankreich, Schweiz, Westdeutschland.

Stratigr. Verbreitung: Mittel- bis Oberoligozän. Stampien. Niveaus von Montalban, Les Chapelins, Heimersheim, Antointg, Boningen, Coderet.

1.2.6.1. *?Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY

Diagnose (HUGUENEY 1971: 2533):

„Minuscule Cricétodontiné (la longueur de M_{1-3} devant avoisiner 2,5 mm) de structure très simple, caractérisé par l'absence totale ou l'extrême faiblesse du mésolophide aux molaires inférieures“.

Holotypus: M_1 dext., Nr. 97377, Coll. Univ. Lyon. Abb. 6 in HUGUENEY 1971: 2533.

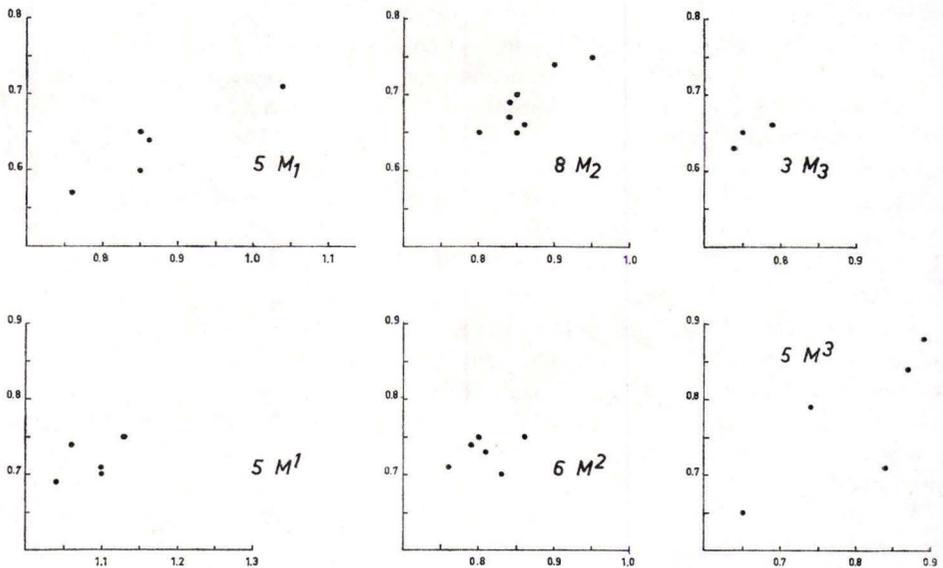


Abb. 26. *Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY von Heimersheim.
Längen/Breiten-Diagramm der Mandibular- (oben) und Maxillarmolaren (unten).

Fundschichten: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: 5 M_1 , 8 M_2 , 3 M_3 . — 5 M^1 , 6 M^2 , 5 M^3 .

Maße (in mm, s. auch Abb. 26):

Typ	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.
M_1	5	0,85	0,95	1,04	0,60	0,66	0,71
M_2	8	0,80	0,83	0,95	0,65	0,70	0,75
M_3	3	0,74	0,75	0,79	0,63	0,64	0,66
M^1	5	1,04	1,08	1,13	0,69	0,72	0,75
M^2	6	0,76	0,80	0,86	0,70	0,73	0,75
M^3	5	0,65	0,81	0,87	0,65	0,76	0,88

1.2.6.1.1. Beschreibung des Materials

Unter den Heimersheimer Cricetidenresten befinden sich rd. 30 Molaren, die sich selbst von Zähnen des insgesamt recht kleinen *Eucricetodon moguntiacus* durch ihre winzigen Abmessungen noch deutlich unterscheiden. Über diese reinen Größenunterschiede hinaus fallen gegenüber allen anderen Spezies die niedrigen Zahnkronen sowie die zierlich gebauten Höcker und Schmelzstrukturen auf. In der Einfachheit und Übersichtlichkeit des Schmelzmusters erinnern diese Molaren an das Gebiß des im übrigen aber ganz anders gebauten *E. atavus*. Somit war von Anfang an klar, daß in Heimersheim eine vierte, von allen anderen Cricetiden deutlich abgegrenzte Form vorliegt. Leider ist das Material zu spärlich, um den Umfang der möglichen metrischen und morphologischen Gebißvariabilität erfassen zu können.

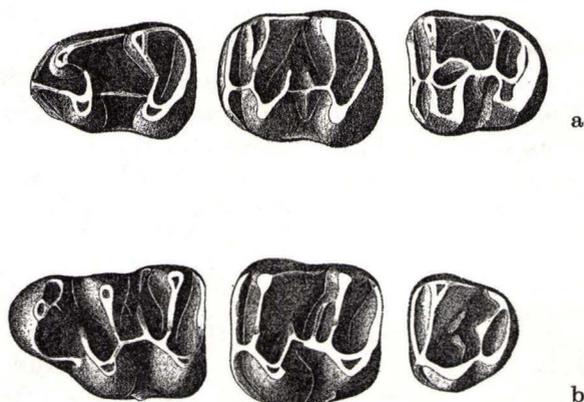


Abb. 27. ?*Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY von Heimersheim. $\times 25$.

- a) M_1 — M_3 inf. sin. (zusammengestellt). M_1 : PIM/P 303, M_2 : PIM/P 307, M_3 : PIM/P 297.
 b) M^1 — M^3 sup. sin. (zusammengestellt). M^1 : PIM/P 301, M^2 : PIM/P 305 (invers), M^3 : HLM/Hhm. 788 (invers).

Unterkiefergebiss. — Von den 5 M_1 , die Verf. insgesamt vorliegen, sind nur zwei Zähne noch frisch genug, um Einzelheiten des Schmelzmusters deutlich erkennen zu lassen (Abb. 27a, PIM/P 303). Das Vorderende dieser Zähne ist stumpfwinklig zugespitzt, ihr Anteroconid nur wenig nach vorn ausgebaucht und flach. Die beiden von ihm ausgehenden etwa gleichlangen Cingula enden an der Basis von Proto- und Metaconid. Der Protoconidvorderarm ist stets mit dem Anteroconid verbunden, der Protoconidhinterarm mit dem Gipfel des Metaconid vereinigt. Eine vom Metaconid ausgehende Vorjochkante ist nur bei einem Molaren deutlich entwickelt, bei PIM/P 303 lediglich angedeutet, sie fehlt bei den übrigen M_1 völlig. Nach rückwärts entsendet der vordere Innenhöcker am lingualen Zahnrand eine mehr oder weniger starke Schmelzkante, die bis an die Basis des Entoconid reichen kann. Das hintere Höckerpaar wird durch die leicht gekrümmt verlaufende Nachjochkante verbunden. Die Insertionsstelle am Vorderarm des Hypoconid liegt dicht vor dessen Gipfel. Das verhältnismäßig breite und muldenförmige Quertal wird durch einen geraden Längsgrat in einen lingualen und einen labialen Abschnitt unterteilt. Nur in einem Fall erreicht dieser Längsgrat nicht den Protoconidhinterarm. Er ist an diesem Exemplar zu einem kleinen Mesoconid verdickt, von welchem linguad und labiad Andeutungen je eines Querfortsatzes ausgehen. Bei den anderen vier M_1 sind jegliche Spuren solcher Querstrukturen zu vermissen. Am hinteren Zahnrand werden Hypoconid und Entoconid durch das halbkreisförmige Schlußcingulum direkt miteinander verbunden. Ein freier Hypoconidhinterarm fehlt vollständig.

Eine genauere Beurteilung erlauben die etwas besser erhaltenen M_2 (Abb. 27a, PIM/P 307). Diese Zähne verjüngen sich im allgemeinen leicht nach vorn. Es fällt das kräftige, nach vorn ausgebauchte Vordercingulum auf, bei welchem eine etwas labial gelegene Anschwellung noch an das Anteroconid der M_1 erinnert. Die hiermit zusammenhängende Verlängerung der Zahnkronen konnte in dieser Form bei den M_2 der anderen Cricetiden-Spezies aus Heimersheim nicht beobachtet werden. An frischen

Zähnen sind die beiden Innenhöcker schlank und besonders jochartig gebaut. Der Protoconidvorderarm ist mit dem Vordercingulum vereinigt, die Verbindungsstelle beider Elemente durch die schon erwähnte Verdickung gekennzeichnet. Die Vorjochkante ist im Gegensatz zu den Verhältnissen an den M_1 stets deutlich ausgeprägt und inseriert relativ weit vorn am Protoconidvorderarm. Der Protoconidhinterarm wirkt gegenüber den M_1 stark verkürzt und deutlich vom Metaconid gelöst. Der allgemein kräftige Längsgrat kann sowohl ein Mesolophid als auch ein Ectomesolophid gleichzeitig entsenden (wie bei PIM/P 307). An einigen M_2 ist das Mesolophid reduziert oder fehlt völlig, andere zeigen wiederum ein wohlausgebildetes Mesolophid aber keinen labialen Querfortsatz. Die schmale, leicht nach vorn gerichtete Außenbucht kann am labialen Zahnrand durch ein kurzes Schmelzband verschlossen sein, wie es der vorgenannte Molar ebenfalls zeigt. Auf der Lingualseite der M_2 wird das Quertal durch die schon bei den M_1 erwähnte, vom Metaconid rückwärtig abfallende Schmelzkante verschlossen. Diese kann sogar über eine dünne Schmelzleiste weiterhin mit dem Entoconidgipfel direkt verbunden sein. Die Nachjochkante ist wie bei den M_1 leicht gekrümmt, inseriert aber relativ weiter vorn am Hypoconidvorderarm. Das Schlußcingulum ist wie bei den M_1 ausgebildet.

Die drei einzigen vorhandenen M_3 sind im Hinterabschnitt nur wenig reduziert. Ihre frontale Begrenzung bildet ein breites und gerades Cingulum, welches — im Gegensatz zu den M_2 — keine Anschwellung mehr aufweist. Wie bei PIM/P 297 (Abb. 27 a), ist sein labialer Teil länger und reicht bis nahezu an die Basis der Protoconidaußenwand. Die Innenhöcker sind gegenüber den Außenhügeln deutlich schwächer. Besonders das Entoconid ist verhältnismäßig zurückgebildet — wenn auch morphologisch immer noch selbständig. Die Außenbucht erscheint stark zusammengedrängt. Der umfangreichste Höcker ist das Protoconid. Sein kurzer Vorderarm verbindet sich mit dem Vordercingulum, sein Hinterarm ist gegenüber den M_2 noch weiter zurückgebildet, bei PIM/P 297 aber durch eine Längsstruktur mit der Vorjochkante verbunden. Allgemein liegt die Vorjochkante noch näher beim Anterolophid als bei den M_2 . Der Längsgrat hat gegenüber letzteren an Stärke zugenommen, seine Querfortsätze sind zurückgebildet, nur bei dem schon erwähnten M_3 ist noch die Andeutung eines Ectomesolophids zu erkennen. Das Schlußcingulum ist stark aufgebläht verhält sich im übrigen aber wie bei den mittleren Molaren.

Oberkiefergebiß. — Bei den 5 insgesamt vorliegenden M^1 (Abb. 27 b, PIM/P 301) nimmt der Prälobus einen beträchtlichen Teil der Zahnbreite ein, er ist im übrigen nur schwach gegen die hinteren Kronenpartien abgesetzt. Die Labialseite dieser Zähne ist gerade oder — bedingt durch die drei etwa in einer Linie angeordneten Höcker — mehr oder weniger deutlich gewellt. Neben den fünf Haupthügeln ist als konstantes Merkmal je ein kleines Schmelzspitzchen am labialen Ausgang des vorderen und mittleren Quertals vorhanden. Der Anteroconus liegt bei PIM/P 301 etwa in der Mitte der Kronenbreite, kann aber auch weiter nach außen verlagert und fast randständig sein. Lingual geht vom vorderen Höcker stets eine Schmelzkante aus, welche am Protoconusvorderabhang endet, sich aber auch über einen zum Protoconusvorderarm aufsteigenden Fortsatz mit letzterem vereinigen kann. Bei PIM/P 301 entsendet der Anteroconus einen kurzen rückwärtigen Schmelzsporn wie er sonst auch bei den M^1 anderer Cricetiden angetroffen wird. Im übrigen bleibt das vordere

Quertal jedoch bei den restlichen vier Molaren breit und ungegliedert. Selbst der kurze Protoconusvorderarm reicht nicht — wie bei anderen oligozänen Spezies verbreitet — mehr bis in dieses Quertal hinein. Ausnahme ist hier lediglich wieder PIM/P 301, wo insgesamt etwas ursprünglichere Verhältnisse vorzuliegen scheinen. Somit findet man auch keinerlei Reste einer alten Verbindung des vorderen Höckerpaares vor. Die mehr oder weniger schräg nach hinten gerichtete (retroverse) Vorjochkante inseriert am Protoconushinterarm.

Die proverse Nachjochkante ist dagegen transversal bis leicht nach vorn gerichtet, so daß beide Kanten einander nicht parallel verlaufen. Der Längsgrat zwischen Protoconus und Hypoconus ist gut ausgebildet und entsendet nach labial stets einen kurzen bis halblangen Mesoloph. Das Schlußcingulum ist an seinem labialen Ende nicht mit dem Metaconus verbunden, wodurch dem hinteren Quertal ein schmaler Ausgang erhalten bleibt. Am lingualen Zahnrand wird die Innenbucht durch eine deutliche basale Schmelzbarre versperrt.

Die 6 oberen M^2 haben etwa rundlich-quadratischen Umriß, wobei jedoch die Breite im Bereich des hinteren Höckerpaares etwas geringer sein kann (Abb. 27 b, PIM/P 305). Vorder- und Hinterwand sind gerade, die Außenwand in der Mitte konkav, die Innenseite kann dagegen leicht konvex sein. Das linguale Vordercingulum kann bis an den Außenabhang des Protoconus verlängert sein, das labiale Cingulum endet vor dem Paraconus-Abhang, dem vorderen Quertal einen schmalen Ausgang belassend. Die Jochkanten sind verhältnismäßig weit nach vorn gerichtet und verlaufen einander streng parallel. Die Anlage einer neuen, retroversen Verbindung zwischen den beiden Vorderhöckern ist nicht zu erkennen. Der Protoconushinterarm ist länger als bei den M^1 , der mit seinem labialen Ende verbundene starke Längsgrat — nahezu in direkter Fortsetzung des Hypoconusvorderarms — deutlich schräggestellt. Von ihm geht labial stets ein auf das Schmelzspitzchen am äußeren Zahnrand gerichteter Mesoloph aus. Bei PIM/P 305 ist dieser Quersporn nahezu mit der Nachjochkante vereinigt. Schlußcingulum und Schmelzbändchen an der Innenbucht verhalten sich wie bei den M^1 .

Der Umriß der 5 oberen M^3 (Abb. 27 b, HLM/Hhm. 788) ist rundlich-dreieckig, ihr Hinterabschnitt stark reduziert. Der Metaconus hat teilweise seine Selbständigkeit verloren, auch der Hypoconus zeigt weitgehende Rückbildung. Beide Höcker werden durch eine einfache, z. T. etwas aufgeblähte Nachjochkante miteinander verbunden. Durch die alte — bei fast allen oligozänen Cricetiden- M^3 auftretende — Verbindung zwischen Protoconus und Hypoconus ist die Innenbucht am lingualen Zahnrand verschwunden und nur durch eine flache Eindellung angedeutet. Spuren des Längsgrats fehlen. An die bei den vorderen und mittleren Molaren ausgebildeten Strukturen des breiten Quertals erinnern nur noch kleine isolierte Schmelzinselchen. Hierin weichen die Zähne stark von den meist kompliziert gebauten M^3 anderer oligozäner Spezies ab. Der Vorderarm des wuchtigen Protoconus ist im übrigen mit der deutlichen Vorjochkante verbunden, das linguale Vordercingulum gegenüber dem labialen Abschnitt weitgehend verkürzt. Para- und Metaconus hängen durch eine Schmelzkante am labialen Zahnrand miteinander zusammen. Das Relief der Zahnkronen ist insgesamt flacher als bei den M^1 und M^2 des Oberkiefergebisses.

Morphologie der Zahnkrone. — In Abb. 28 sind die Profilsichten unterer und oberer Molaren von *?Pseudocricetodon philippi* aus Heimersheim dargestellt. Diese

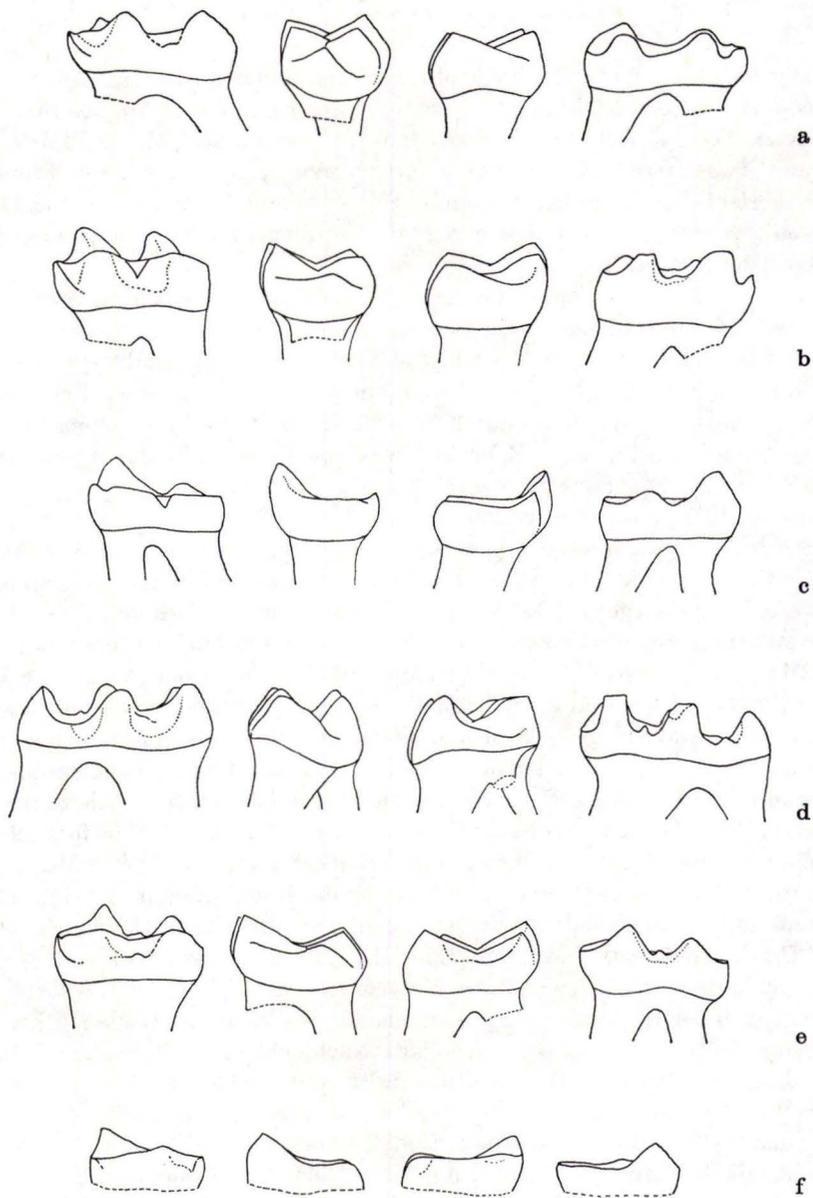


Abb. 28. ?*Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY von Heimersheim. $\times 25$.

Mandibular- und Maxillarmolaren in Profilansicht. Links: von labial (inf.) bzw. lingual (sup.). Mitte links: von vorn. Mitte rechts: von hinten. Rechts: von lingual (inf.) bzw. labial (sup.).

- a) M₁ inf. sin.: HLM/Hhm. 668 (invers).
- b) M₂ inf. sin.: PIM/P 346 (invers).
- c) M₃ inf. sin.: PIM/P 297 (invers).
- d) M¹ sup. sin.: HLM/Hhm. 686 (invers).
- e) M² sup. sin.: PIM/P 313 (invers).
- f) M³ sup. sin.: HLM/Hhm. 788 (invers).

Abbildungen geben deutlich die morphologischen Unterschiede gegenüber den drei anderen Cricetidenpezies zu erkennen.

Die Zahnkronen wirken besonders niedrig, ihre Höcker sind weniger voluminös und teilweise (vgl. M^1) nahezu pfeilerförmig gebaut. Die Wurzeln zeigen entsprechend den verschiedenen Molarentypen in ihrer Stärke und Stellung eine weitergehende Differenzierung als bei den vorher beschriebenen Taxa.

Das Anteroconid ist bei M_1 verhältnismäßig kräftig und nach vorn ausgezogen. In besonderem Maße ist der M_2 hierin noch dem vorderen Molaren ähnlich. Der Anteroconus des M^1 ist den vier Haupthöckern nahezu gleichwertig.

Bei dem M^3 fällt die im Relief wenig differenzierte Kaufläche auf, welche allein noch vom Paraconus beherrscht wird.

?*Pseudocricetodon philippi* zeigt damit Merkmale, welche diese Spezies — unabhängig von ihrer geringen Größe — auch strukturell deutlich gegen die übrigen Heimersheimer Cricetiden abgrenzen.

1.2.6.1.2. Beziehungen und Vergleiche

Auf die Schwierigkeiten in der Abgrenzung der Gattungen *Pseudocricetodon* und *Eucricetodon* und auf die Notwendigkeit einer klaren Definition von *Pseudocricetodon* wurde bereits hingewiesen (Abschn. 1.2.6.). Wenn Verf. die Heimersheimer Spezies dennoch mit Vorbehalt an dieses Genus anschließt, so geschieht dies wegen ihrer großen Übereinstimmung mit der bereits unter dem gleichen Gattungsnamen etablierten Form *Pseudocricetodon philippi* aus St.-Martin-de-Castillon.

Wie Tab. 7 zeigt, sind beide Nager praktisch gleich groß. Durch ihre übereinstimmend winzigen Abmessungen weichen sie deutlich von den größeren Spezies *Ps. montalbanensis* und *Ps. thaleri* ab. Bei diesem Vergleich darf jedoch nicht übersehen werden, daß die Meßwerte teilweise auf sehr kleinem Molarenmaterial beruhen, so daß über die mögliche Größenvariabilität der einzelnen Formen nicht viel bekannt ist.

Über diese Größenverhältnisse hinaus passen die Gebißreste aus Heimersheim und St.-Martin-de-Castillon auch im Schmelzmuster so gut zusammen, daß sie aus ein und derselben Fundstelle stammen könnten. Die noch bestehenden strukturellen Unterschiede sind minimal und fallen in den Variabilitätsbereich dieser Formen: so zeigen die M_1 und M_2 aus Heimersheim teilweise ein kurzes Mesolophid oder doch immerhin Andeutungen eines solchen, während ein linguale Querfortsatz beim Typus und bei den Paratypen der Spezies nicht vorkommt. Auch verbindet sich bei den Verf. vorliegenden Unterkiefermolaren das Schlußcingulum auf seiner linguale Seite meist mit dem Entoconidgipfel, während es bei den Zähnen aus St.-Martin-de-Castillon noch vor dessen Hinterabhang endet. Interessanter ist vielleicht die von HUGUENEY erwähnte „häufige“ Unterbrechung der Vorjochkante bei den M_3 , die Verf. nicht beobachten konnte. Abgesehen von der Tatsache, daß die M^3 der französischen Form ein etwas komplizierteres Schmelzmuster haben, lassen sich in den Oberkiefergebissen überhaupt keine greifbaren Unterschiede feststellen.

Somit zeigen beide Formen in Anbetracht der großen räumlichen Entfernung zwischen den Fundstellen (St.-Martin-de-Castillon, Becken von Apt/Vaucluse, liegt etwa 75 km NE der Rhönemündung in Südfrankreich) eine nahezu ideale Überein-

Tab. 7. Vergleichsmaße der verschiedenen *Pseudocricetodon*-Spezies, Mittelwerte (in mm) nach HUGUENEY (1969, 1971) und VIANEY-LIAUD (1972a)

Spezies/Lokalität	M ₁	M ₂	M ₃	M ¹	M ²	M ³
<i>philippi</i>						
Heimersheim	0,95/0,66	0,83/0,70	0,75/0,64	1,08/0,72	0,80/0,73	0,81/0,76
St.-Martin-de-C.	0,91/0,62	0,83/0,70	0,78/0,66	-/0,75	0,82/0,77	-/-
<i>montalbanensis</i>						
Montalban	1,27/0,86	1,11/0,94	1,07/0,89	1,44/0,98	1,05/0,99	0,81/0,85
Mège	1,32/0,89	1,11/0,99	1,13/0,93	1,43/0,98	1,11/1,04	0,95/1,04
Balm	1,19/0,85	1,14/0,98	-/-	1,13/0,78	1,00/0,90	-/-
Aubenas-les-Alpes	1,45/1,00	1,26/1,00	1,22/1,02	1,69/1,15	1,23/1,13	1,04/0,99
St.-Victor-la-C.	-/-	-/-	-/-	1,50/1,01	1,09/1,04	-/-
<i>thaleri</i>						
Coderet	1,39/0,89	1,19/0,97	1,10/0,96	1,49/0,99	1,11/1,01	1,01/1,00
Heimersheim		? <i>Ps. philippi</i>				
St.-Martin-de-Castillon		<i>Ps. philippi</i> — HUGUENEY 1971				
Montalban		<i>Ps. montalbanensis</i> — THALER 1969/VIANEY-LIAUD 1972a				
Mège		<i>Ps. montalbanensis</i> — VIANEY-LIAUD 1972, 1969				
Balm		<i>Ps. cf. montalbanensis</i> — VIANEY-LIAUD 1972a				
Aubenas-les-Alpes		<i>Ps. aff. montalbanensis</i> — VIANEY-LIAUD 1972a				
St.-Victor-la-Coste		<i>Ps. montalbanensis</i> — VIANEY-LIAUD 1972a				
Coderet		<i>Ps. thaleri</i> — HUGUENEY 1969/VIANEY-LIAUD 1972a				

stimmung. Verf. zögert deshalb nicht, die Molaren des kleinsten Heimersheimer Cricetiden mit den Gebißresten aus dem Becken von Apt gleichzustellen und sie damit der Spezies *Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY zuzuordnen.

Ps. montalbanensis ist im Gebiß anders gebaut. Die aus Montalban stammenden Molaren sind nicht nur deutlich größer sondern auch durch ein komplizierteres Schmelzbild gekennzeichnet. So sind bei den unteren Molaren teilweise zwei vom Längsgrat abzweigende linguale Quersporne vorhanden, häufig kommt gleichzeitig ein Ectomesolophid oder zumindest die Andeutung eines labialen Querfortsatzes vor. Bei den oberen Molaren ist der Mesoloph (es können auch zwei Labialsporne und noch zusätzliche akzessorische Grätchen ausgebildet sein) teilweise bis an den labialen Zahnrand verlängert, zudem besteht die Neigung zu einer Querverbindung zwischen Mesoloph und Nachjochkante. Bei den M¹ tendiert der Anteroconus zu einer Verdoppelung.

Neben diesen Unterschieden wirken die Molaren aus Montalban insgesamt auch etwas ursprünglicher: Längsgrat und Vorjochkante der M inf. sind noch nicht gefestigt, allgemein inserieren die Jochkanten hier relativ weit hinten. Unter den von VIANEY-LIAUD (1972a: 28, Fig. 9, c2) abgebildeten Zähnen fällt ein oberer M² auf, der noch die alte Längsverbindung zwischen Proto- und Hypoconus aufweist, wie bei *Paracricetodon walgeri* und *Eucricetodon moguntiacus* (hier nur noch andeutungsweise).

Die aus den Fundstellen Mège und Pech-Crabit (ebenfalls im Niveau von Montalban) von VIANEY-LIAUD zu *Ps. montalbanensis* gestellten Gebißreste sind kaum von dem spanischen Material verschieden und lediglich vielleicht eine Spur größer.

Anders verhält es sich dagegen mit *Ps. cf. montalbanensis* aus Balm, von dem VIANEY-LIAUD (1972a: 29, Fig. 10h—m) verschiedene Molaren abbildete. Bei relativer Streuung im Größenbereich kommen einige Zähne metrisch der Spezies *Ps. philippi* sehr nahe. Auch im Schmelzmuster besteht hier größere Übereinstimmung als mit der Typusart. Bei durchaus ähnlichem Gesamthabitus dieser kleinen Molaren entsteht durch die noch z. T. proverse (!) Vorjochkante der M^1 und den noch unsicheren Längsgrat sowie die schwache Vorjochkante und den ursprünglichen Verlauf der Jochkanten bei den unteren Molaren der Eindruck, als handle es sich hier um einen direkten Vorfahren von *Ps. philippi*. Für eine solche Verwandtschaft spricht auch die Tatsache, daß Balm stratigrafisch älter als Heimersheim und St.-Martin-de-Castillon ist. Somit käme diese Lokalität als Fundort einer Ausgangsform der *philippi*-Linie durchaus infrage. Nomenklatorisch wäre in diesem Fall jedoch bis zu einer endgültigen Klärung der Zusammenhänge eine Benennung der Form aus Balm als *Ps. aff. philippi* richtiger.

In dem jüngeren Niveau von Antoingt wurde von VIANEY-LIAUD (1972a: 27, 28; Fig. 10, a—g) *Ps. aff. montalbanensis* aus Aubenas-les-Alpes mitgeteilt. Die Molaren dieses Nagers sind etwa gleich groß wie bei *E. atavus* aus Montalban und größer als bei *E. moguntiacus*. Ihr Schmelzmuster ist gegenüber dem spanischen Material auch einfacher. Hierin besteht Übereinstimmung mit der etwas kleineren Form *Ps. montalbanensis* aus St.-Victor-la-Coste im Niveau von Coderet (VIANEY-LIAUD 1972a: 27).

Ps. thaleri ist größer als *Ps. montalbanensis* aus Spanien. Diese Spezies wurde von HUGUENEY (1969: 48 ff.; Fig. 21—31) aus dem Oberoligozän von Coderet beschrieben. Sie unterscheidet sich von den beiden anderen Arten durch die besondere Komplexität im Bau der Zahnkronen. Es sind 2 Mesolophide bzw. Mesolophe ausgebildet, wozu sich noch verschiedene akzessorische Grätchen und Spitzchen gesellen, die dazu neigen, ein Geflecht von Strukturen auf der Kaufläche zu bilden. Diese Komplizierung des Kauflächenbildes kann sicher nicht als ein ursprüngliches Merkmal angesehen werden sondern weist *Ps. thaleri* in der Entwicklungshöhe eher ein verhältnismäßig modernes Stadium zu.

Da diese Spezies und *Ps. montalbanensis* im Niveau von Coderet wahrscheinlich gleichzeitig vorkommen, ist anzunehmen, daß es sich entwicklungsgeschichtlich um voneinander unabhängige, nicht verwandte Formen handelt. Möglicherweise ist aber *Ps. thaleri* — wie auch HUGUENEY (1971: 2535) schon äußerte — durch Komplizierung des Schmelzmusters aus dem einfacher gebauten *Ps. philippi* hervorgegangen.

Abzuklären bleibt jedoch noch, was unter *Pseudocricetodon* sp. aus Pech-du-Fraysse zu verstehen ist (drei Molaren von dieser Fundstelle im Niveau von Boningen erlauben nach VIANEY-LIAUD 1972a: 31 keine spezifische Zuordnung). Ein von der gleichen Autorin (1972a: 29, Fig. 10, n) abgebildeter M_3 aus Les Chapelins ist kleiner als entsprechende Zähne von *Ps. montalbanensis*, aber immer noch größer als M_3 von *Ps. philippi*. Im Schmelzmuster paßt er eher zu dieser Spezies, wirkt jedoch eine Spur primitiver. Nach diesem Befund könnte die Form von Les Chapelins als *Ps. cf. philippi* bezeichnet werden.

Stellt man den kleinen Cricetiden aus Balm in die Vorfahrenschaft von *Ps. philippi*, so würde sich damit eine vom Niveau von Montalban über Les Chapelins und Heimersheim bis Coderet laufende Entwicklungslinie ergeben. Eine zweite Linie würde mit

Paulhiac	?	?	
Coderet	<i>montalbanensis</i> (10)	?	<i>thaleri</i> (11)
Boningen	?	<i>sp.</i> (9)	?
Antoingt	<i>aff. montalbanensis</i> (8)	?	?
Heimersheim	?		<i>philippi</i> (6,7)
Les Chapelins	?		<i>ct. philippi</i> (5)
Montalban	<i>montalbanensis</i> (1-3)		<i>aff. philippi</i> (4)
Hoogbutsel	?		?

Abb. 29. Die Entwicklung und stratigrafische Verbreitung des Genus *Pseudocricetodon* THALER. — 1: Montalban, 2: Mège, 3: Pech-Crabit, 4: Balm, 5: Les Chapelins, 6: Heimersheim, 7: St.-Martin-de-Castillon, 8: Aubenas-les-Alpes, 9: Pech-du-Fraysse, 10: St.-Victor-la-Coste, 11: Coderet.

Ps. montalbanensis im Niveau von Montalban gleichzeitig einsetzen und über Antoingt ebenfalls bis Coderet reichen. Eine Darstellung dieser möglichen beiden Entwicklungsreihen wird in Abb. 29 gegeben.

Mit ?*Pseudocricetodon philippi* erhält man einen neuen Hinweis zur Altersstellung von Heimersheim. Die völlige Übereinstimmung mit der Spezies aus St.-Martin-de-Castillon macht eine ähnliche stratigrafische Einordnung wahrscheinlich. Von HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) wurde diese Lokalität im stratifizierten Mitteloligozän nach den hier vorkommenden Theridomyiden einem Bereich zwischen den Niveaus von La Sauvetat (= Montalban) und Antoingt zugeordnet. Als nächstältere Kleinsäugerlokalität wird Les Chapelins, als nächstjüngere Aubenas-les-Alpes angegeben.

1.2.7. Schlußbemerkungen

Einige Worte sind noch zu der vorläufigen Mitteilung TOBIENS nachzutragen, in welcher aus Heimersheim „*Paracricetodon cadurcensis*, sowie mindestens 4 weitere neue, z.T. sehr kleine *Cricetodon*-Spezies . . .“ gemeldet wurden (1954: 565).

Zu der Bestimmung des vorliegenden Materials als *P. cadurcensis* und den tatsächlich gegenüber dieser Art bestehenden Unterschieden ist weiter vorn Stellung genommen. Im übrigen wurde gezeigt, daß neben *Paracricetodon* sich noch drei weitere Formen feststellen lassen. Hierbei handelt es sich um Arten, die im Jahre 1954 noch nicht bekannt waren, so daß sich die Ergebnisse von TOBIEN heute voll bestätigen. Daß es allerdings nicht „mindestens 4 Spezies“ sind, wie er damals schrieb, ergibt

sich aus den Ausführungen in den vorangegangenen Abschnitten. Grundsätzlich ist hierzu jedoch noch folgendes zu sagen:

?*Ps. philippi* ließ sich von der Masse der Cricetidenreste als besonders kleine und morphologisch eigenständige Form unschwer abgliedern. Große Schwierigkeiten bereitete dagegen die Bestimmung der übrigen — größtmäßig zwischen *Paracricetodon* und ?*Pseudocricetodon* liegenden — rd. 350 Molaren. Lange Zeit hatte Verf. geglaubt, daß die Extrema dieser breit variierenden Gebißreste mehrere verschiedene Arten repräsentieren. Verlässliche Kriterien zu einer scharfen gegenseitigen Abgrenzung waren aber praktisch nicht zu ermitteln: Die meisten Merkmale dieser Randgruppen gehen strukturell in das breite morphologische Mittelfeld der übrigen Zähne über. Dies führte Verf. später dann zu dem Schluß, daß alle Molaren einer einzigen Form angehören müssen, nämlich *E. moguntiacus* n.sp. Erst in einem dritten Schritt wurden dann nach näherer Betrachtung 19 Molaren wieder abgegliedert, die eine ausgezeichnete Übereinstimmung mit Gebißresten von *E. atavus* zeigten.

Auffallend ist die insgesamt geringe Größe der Cricetiden von Heimersheim, auf die TOBIEN ebenfalls hingewiesen hatte: *P. walgeri*, *E. moguntiacus* n.sp. und ?*Ps. philippi* sind die jeweils kleinsten Vertreter ihrer Gattungen. Auch *E. atavus* liegt noch im unteren Größenbereich des Genus *Eucricetodon*.

1.3. Die Gliriden von Heimersheim

Neben den gut dokumentierten Theridomyiden und Cricetiden ist in Heimersheim eine dritte Nagegruppe überliefert, deren Belege mit rd. 100 isolierten Prämolaren und Molaren aber verhältnismäßig in den Hintergrund treten. Diese überwiegend recht kleinen Zähne gehören mit ihren flachen, tellerförmigen Kronen und dem charakteristischen Kauflächenbild eindeutig zu Formen der Familie Gliridae THOMAS, 1897, wobei sich insgesamt drei verschiedene Gattungen — *Gliravus*, *Oligodyromys* und *Glirudinus* — unterscheiden lassen, die weiter unten beschrieben werden.

1.3.1. Vorbemerkungen zur Gliriden-Systematik

Die Gliriden (Siebenschläfer) bilden eine ausschließlich altweltliche, in Europa, Asien und Afrika beheimatete Nagergruppe, wahrscheinlich europäischen Ursprungs (THALER 1966: 101). Rezent kennen wir im wesentlichen 6 Gattungen, nämlich *Glis* BRISSON, 1762; *Muscardinus* KAUP, 1829; *Eliomys* WAGNER, 1840; *Dryomys* THOMAS, 1906; *Glirulus* THOMAS, 1906 und *Myomimus* OGNEV, 1924. Dazu kommen das afrikanische Genus *Graphiurus* (SMUTS, 1832) und das extrem aberrante asiatische Genus *Selevinia* ARGYROPOULO & VINOGRADOV, 1939, dessen Zugehörigkeit zu den Gliriden nicht endgültig sicher ist und z.B. SIMPSON (1945) veranlaßte, eine Superfamilie Gliroidea zu errichten, in welche letztere Gattung miteinbezogen ist.

Fossil wurden bisher aus dem europäischen Tertiär und Pleistozän nicht weniger als rd. 20 weitere Gattungen sowie eine Reihe von Subgenera beschrieben. Diesen Gattungen sind in der Literatur mehr als 50 fossile Arten zugeordnet, von denen die

meisten Anspruch auf Eigenständigkeit erheben können. Die Mehrzahl der Formen wurde erst in den letzten zwanzig Jahren bekannt und stammt überwiegend aus jungtertiären und pleistozänen Ablagerungen.

Grob lassen sich die fossilen Gliriden in zwei Gruppen aufteilen: Die nach Ausbildung der Gebisse primitivere reicht vom unteren Eozän bis zum oberen Oligozän und wird repräsentiert durch die Unterfamilie Gliravinae SCHAUB, 1958. Sie läßt sich nach HARTENBERGER (1971) von den Paramyiden, und zwar von den Microparamyinae WOOD, 1962, herleiten. Die zweite, modernere Gruppe reicht vom oberen Unteroligozän bis ins Pleistozän und geht mit einzelnen Vertretern in die rezente Formengesellschaft über. Die Abstammung dieser Gruppe direkt von den Gliravinae ist wahrscheinlich, wenn auch nach HARTENBERGER (1971: 128) noch mit vielen Fragezeichen verbunden. Sie wurde ursprünglich und lange Zeit als Unterfamilie Glirinae THOMAS, 1897 gegen letztere abgegrenzt. Mit DE BRUIJN (1966) setzte jedoch eine Aufspaltung dieses moderneren Formenkreises in mehrere, voneinander unabhängige Unterfamilien — die hier nicht näher aufgeführt werden sollen — ein.

Die zum Verständnis der systematischen Stellung der Heimersheimer Gliriden erforderliche Übersicht soll sich allein auf die im Alttertiär vorkommenden Formen beschränken, um nicht den Rahmen der vorliegenden Arbeit zu sprengen. Im Eozän und im Oligozän treten folgende Unterfamilien auf:

- Gliravinae SCHAUB, 1958
 - Eoglriravus* HARTENBERGER, 1971
 - Gliravus* STEHLIN & SCHAUB, 1951
- Glirinae THOMAS, 1897
 - Peridyromys* STEHLIN & SCHAUB, 1951
 - Bransatoglis* HUGUENEY, 1969
 - Microdyromys* DE BRUIJN, 1965
 - Pseudodyromys* DE BRUIJN, 1965
 - Glirudinus* DE BRUIJN, 1965

Die Zuordnung der letztgenannten 5 Genera zu den Glirinae erfolgt im Sinne von SCHAUB (1958). Nicht berücksichtigt wird dabei die von DE BRUIJN vorgenommene Aufspaltung dieser Gruppe in verschiedene unabhängige Unterfamilien (s.o.), durch welche z.B. das Genus *Peridyromys* zu einer Unterfamilie Glirudinae DE BRUIJN zu stellen wäre. In Heimersheim sind sowohl die Gliravinae als auch die Glirinae vertreten.

1.3.2. Vorbemerkungen zum Zahnbau

Das Genus *Gliravus* unterscheidet sich nach STEHLIN & SCHAUB (1951: 137) von allen übrigen Gattungen durch einen winzigen zusätzlichen Prämolaren im Oberkiefergebiß (P^3). Nun hat HARTENBERGER (1971: 127) zufolge auch *Peridyromys micio* einen solchen dritten Prämolaren besessen, so daß sich die Zahnformel $P^3, P^4, M_1^1, M_2^2, M_3^3$ nicht ausschließlich auf *Gliravus* beziehen würde. Allerdings ist in dem Heimersheimer Fundgut kein einziger oberer P^3 anzutreffen. Die winzigen Abmessungen solcher Zähne machen eine Überlieferung als isolierte Stücke auch recht unwahrscheinlich. Und Kieferfragmente oder sogar vollständige Zahnreihen liegen Verf. nicht vor.

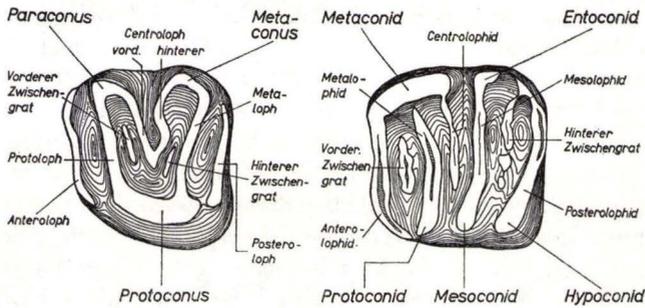


Abb. 30. Bauplan der oberen (links) und unteren (rechts) Gliridenmolaren. Nach STEHLIN & SCHAUB (1951) und DE BRUIJN (1966). $\times 25$.

Die beiden anderen Gattungen haben im Gegensatz zu den ursprünglichen Verhältnissen bei *Gliravus* die bei Gliriden übliche Gebißformel $P_4^1 M_1^2 M_2^2 M_3^2$.

Die Mandibularmolaren (Abb. 30, rechts) zeigen allgemein einen quadratischen bis rechteckigen Umriß (die unteren Prämolaren sind dagegen vorn deutlich verschmälert) und lassen fünf Haupthöcker erkennen. Auf der Außenseite liegen das Protoconid (vorn) und das Hypoconid (hinten). Etwa in der Mitte dazwischen befindet sich das Mesoconid, welches allerdings bei *Gliravus* nur angedeutet sein oder fehlen kann. Das auf der Innenseite (vorn) gelegene Metaconid ist meist der höchste unter den fünf Höckern. Nur selten wird es vom Entoconid (hinten) noch überragt.

Die konkave Kaufläche der Mandibularzähne ist durch eine Reihe von queren Schmelzgraten charakterisiert, deren Anzahl und Verlauf bei den drei Gattungen unterschiedlich ist. Gemeinsam ist den Heimersheimer Formen ein vorderes (Anterolophid) und ein hinteres Cingulum (Posterolophid). Dabei besteht nach STEHLIN & SCHAUB (1951: 298) kein Zweifel daran, daß das Anterolophid dem Paraconid entspricht, während im Posterolophid das ursprüngliche Hypoconulid überliefert sein könnte. Weiterhin kommt bei allen drei Gruppen eine vom Protoconid in Richtung auf das Metaconid verlaufende Schmelzleiste (Metalophid) und eine vom Mesoconid linguad gerichtete Jochkante (Mesolophid) vor. Diese vier Quergrate machen zusammen mit den fünf Höckern im wesentlichen den Bauplan der Unterkiefermolaren von *Gliravus* aus.

Im Gegensatz hierzu ist das Schmelzmuster der beiden anderen Genera *Oligodyromys* und *Glirudinus* durch sieben Querjochs gekennzeichnet. Zwischen Anterolophid und Metalophid liegt hier stets ein vorderer Zwischenkrat. Und zwischen letzterem und dem Mesolophid befindet sich ein vom Metaconid labiad abzweigendes Centralophid. Schließlich kommt als weiteres Element zwischen Meso- und Posterolophid ein hinterer Zwischenkrat hinzu. Die unteren P_4 aller drei Taxa sind entsprechend gebaut, zeigen aber im einzelnen noch eine unvollständige Ausbildung einzelner Elemente, die meist erst im hinteren Kronenabschnitt molarenähnlich werden. Die Kauflächen der drei Formen sind konkav. Im allgemeinen finden wir zwei Wurzeln, jedoch besteht bei den Molaren durch Einschnürung der Vorderwurzel teilweise eine gewisse Tendenz, drei Wurzeln auszubilden.

Der Umriß der Maxillarmolaren (Abb. 30, links) ist bei *Gliravus* im allgemeinen rundlich-dreieckig, dagegen bei *Oligodyromys* und *Glirudinus* mehr viereckig. Etwa in der Mitte der Zahninnenseite liegt der kräftige und breite Protoconus. Ihm gegenüber befindet sich labial der Paraconus (vorn) und der Metaconus (hinten). Wie bei den Unterkieferzähnen unterscheiden sich auch die Zähne des Oberkiefergebisses durch Anzahl und Ausbildung der die Kaufläche durchquerenden Schmelzstrukturen bei den drei Formen. Gemeinsam sind allen dreien das vordere (Anteroloph) und das hintere Cingulum (Posteroloph). Weiterhin weisen die Zähne die gleiche Verbindung zwischen den drei Haupthöckern auf: Zwischen Proto- und Paraconus liegt der Protoloph, Proto- und Metaconus werden durch den Metaloph verbunden. Hierdurch erhalten die Maxillarzähne ihr charakteristisches v-förmiges bis u-förmiges Muster. Zu diesem Trigonum kommt bei *Gliravus* lediglich noch die Andeutung eines vom Metaconus ausgehenden hinteren Centrolophs und/oder eines vorderen Centrolophs, der seinen Ausgang vom Paraconus nimmt. Der hintere Centroloph dürfte dabei der von STEHLIN & SCHAUB (1951: 136) als Mesoloph bezeichneten Struktur entsprechen. Neben den genannten Elementen weisen die Zähne von *Oligodyromys* und *Glirudinus* zusätzlich Andeutungen eines vorderen und eines hinteren Zwischengrats sowie eines akzessorischen Grätchens zwischen Antero- und Protoloph auf, wodurch das Schmelzmuster erheblich komplizierter gestaltet ist als bei *Gliravus*. Bei letzterem Genus ist die Kaufläche weniger stark konkav. Auch sind die Zähne hier grundsätzlich plumper gebaut als bei den anderen beiden Taxa. Alle drei Formen weisen bei den Molaren drei Wurzeln auf; Kronen der P⁴ können von zwei oder von drei Wurzeln getragen sein.

1.3.3. Genus *Gliravus* STEHLIN & SCHAUB

Familie Gliridae THOMAS, 1897

Unterfamilie Gliravinae SCHAUB, 1958

Gattung *Gliravus* STEHLIN & SCHAUB, 1951

Diagnose (STEHLIN & SCHAUB, 1951: 368): „Brachyodont, mit 2 Prämolaren im Oberkiefer. M sup. trigonodont mit einfachem Mesostylgrätchen. Trigonumkanten ohne Zwischenhügel. M inf. vierhügelig mit isoliertem Mesoconid. Mesolophid noch unentwickelt. Paraconid vom Protoconid getrennt, ähnlich wie bei *Sciurus vulgaris*.“

Typusspezies: *Gliravus majori* STEHLIN & SCHAUB, 1951.

Weitere Arten: *Gl. priscus* STEHLIN & SCHAUB, 1951; *Gl. robiacensis* HARTENBERGER, 1965; *Gl. bruijnii* HUGUENEY, 1967; *Gl. meridionalis* HARTENBERGER, 1971 und *Gl. tenuis* n. sp.

Geogr. Verbreitung: Frankreich, Schweiz, Spanien, West- und Süddeutschland.

Stratigr. Verbreitung: Mitteleozän bis Oberoligozän.

1.3.3.1. *Gliravus tenuis* n. sp.

1954 *Gliravus majori* — TOBIEN, Eine stampische Kleinsäugerfauna: 565

1966 *Gliravus majori* — THALER, Les Ronqueurs fossiles du Bas-Languedoc: 215

Diagnose: Etwas kleinere und evoluiertere Art als die Typusspezies *Gl. majori* mit folgenden Merkmalen:

Prämolaren sehr klein, hintere Molaren wenig reduziert. Im Unterkiefergebiß P_4 mit 2 Wurzeln, M_1 zwei- bis dreiwurzelig, M_{2-3} dreiwurzelig. Bei den Molaren Außenhöcker spitzig aufragend, Innenhügel flach und gedungen. Mesoconid undeutlich bis fehlend. Antero- und Posterolophid meist über die gesamte Zahnbreite ausgedehnt. Meta- und Mesolophid überwiegend ohne Verbindung mit den Außenhöckern. Teilweise Andeutung eines zusätzlichen vorderen bzw. hinteren Zwischengrats.

Im Oberkiefergebiß alle Zähne dreiwurzelig. Molaren mit lingual mittelbreitem, mehr oder weniger u-förmigen Trigonum, dessen Schenkel nach vorn leicht konvex gebogen sind. Antero- und Posteroloph auf der Innenseite der Kaufläche vom Protoconus getrennt. Von labial greift stets ein (hinterer) Centroloph in die Kaufläche ein. Häufig angedeutet oder voll entwickelt ist ferner ein vorderer Centroloph. Ausnahmsweise können sich vorderer und hinterer Centroloph zu einer Schleife vereinigen.

Holotypus: Rechter, wenig usierter M_2 (HLM/Hhm. 409, Sammlung Hessisches Landesmuseum Darmstadt). Maße (in mm): 0,96/1,12. Abb. 32a.

Typuslokalität: Weinberg KÖHLER, ca. 400 m NW Ortsmitte von Heimersheim (Bl. 6214 Alzey R 34 33 990, H 55 14 840,) bei Alzey (Rheinessen).

Stratum typicum: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: Ausschließlich isolierte Gebißreste. 6 P_4 , 11 M_1 , 18 M_2 , 7 M_3 sowie 2 M inf. indet. — 1 D^4 , 12 P^4 , 29 $M^{1/2}$, 5 M^3 .

Maße (in mm, s. auch Abb. 31)

Typ	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.
P_4	6	0,80	0,87	0,94	0,71	0,76	0,80
M_1	11	0,82	0,95	1,09	0,86	0,92	1,14
M_2	17	0,92	1,01	1,09	1,03	1,10	1,20
M_3	7	0,89	0,94	0,98	0,89	0,95	1,01
D^4	1	—	0,83	—	—	0,91	—
P^4	12	0,64	0,74	0,81	0,83	0,96	1,04
$M^{1/2}$	29	0,91	1,00	1,09	1,03	1,16	1,30
M^3	5	0,83	0,93	1,02	0,89	1,06	1,18

Namengebung: *tenuis* (lat.) = unbedeutend, schwach. Wegen des stark in den Hintergrund tretenden Mesoconids der Unterkiefermolaren und -prämolaren.

1.3.3.1.1. Beschreibung des Materials

Unterkiefergebiß. — Die vorliegenden 6 sehr kleinen P_4 haben rundlich-dreieckigen Umriß mit zugespitztem Vorderende. Sie erinnern in ihrer Gestalt grundsätzlich an entsprechende Milchzähne (D_4), wie sie z. B. von STEHLIN & SCHAUB (1951: 299, Fig. 513: *Gl. priscus*) und HARTENBERGER (1971: Taf. 1 Fig. 6: *Eoglyiravus hammeli* und Taf. 3 Fig. 5: *Gl. aff. robiacensis*) abgebildet wurden. Da jedoch strukturell alle Merkmale der Molarenkaufläche vorhanden sind und andererseits alle übrigen Mandibularzähne ohne Zweifel echte Molaren sind, besteht kein Anlaß, diese sechs Zähne nicht als Prämolaren zu klassifizieren. Ihre Kronen werden von 2 Wurzeln getragen. Die vier Haupthügel sind deutlich zu erkennen (Abb. 32a, HLM/Hhm. 361).

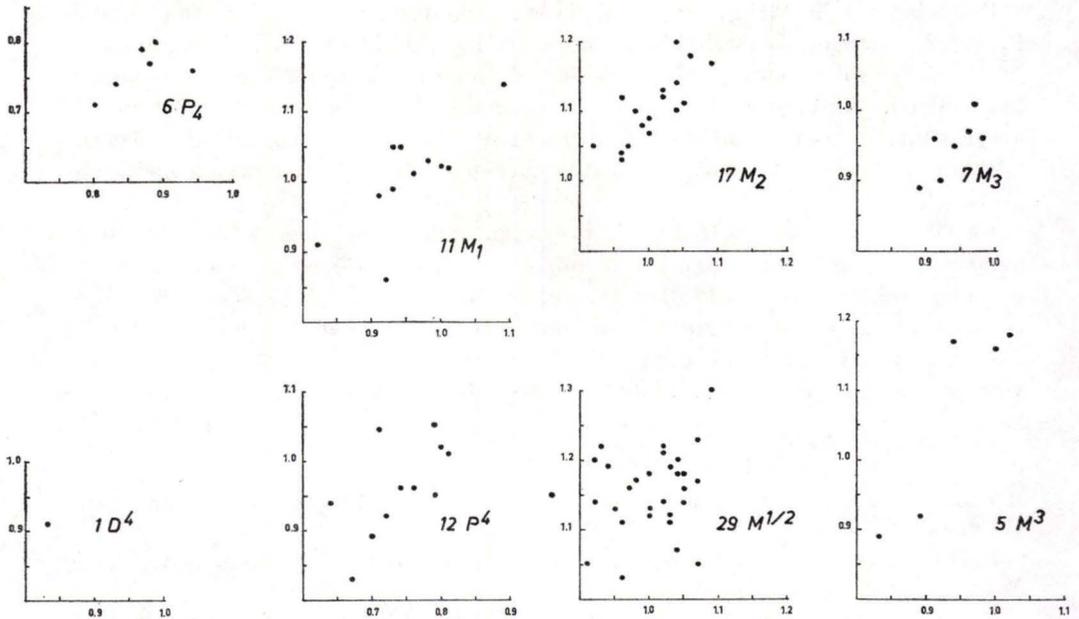


Abb. 31. *Gliravus tenuis* n.sp. von Heimersheim.
Längen/Breiten-Diagramm der Mandibular- (oben) und Maxillarzähne (unten).

Der höchste unter ihnen ist das nahe der Zahnspitze gelegene Metaconid. Von ihm geht labiad das Anterolophid aus, welches sich auf der Außenseite der Krone mit dem Protoconid verbindet oder aber kurz vor dessen Basis endet. Nach rückwärts entsendet das Metaconid am lingualen Zahnrand eine bis etwa zur Kronenmitte reichende Schmelzkante.

Vom Protoconid zweigt schräg nach vorn — auf das Metaconid gerichtet — eine quere Schmelzkante ab, welche den Gipfel des vorderen Innenhügels aber nicht erreicht, sondern dicht unterhalb davon endet. Ein kurzer rückwärtiger Fortsatz stellt meist eine Verbindung zu dem am äußeren Zahnrand befindlichen Mesoconid her.

Zumindest andeutungsweise vorhanden ist ein kurzer, vom Mesoconid bis zur Kronenmitte verlaufender Querfortsatz, das Mesolophid. Es zielt auf das am inneren Kronenrand gelegene Entoconid, ohne sich aber wirklich mit diesem zu vereinigen. Das Hypoconid am hinteren labialen Zahnrand ist verhältnismäßig kräftig ausgebildet. Als Schlußcingulum geht von ihm das Posterolophid nach labial aus, welches sich seltener mit dem Entoconid unmittelbar vereinigen kann, meist aber vorher ausläuft.

Als M₁ ließen sich 11 Zähne bestimmen. Sie sind gegenüber den Prämolaren mehr rechteckig und wesentlich größer gebaut, aber kleiner und im Vorderabschnitt schmaler als die nach hinten folgenden mittleren Molaren (Abb. 32a, PIM/P 381). Das Mesoconid ist allgemein kräftiger als bei den Prämolaren, tritt aber gegenüber Proto- und Hypoconid stark zurück oder ist nur leicht angedeutet. Auch liegt dieses Höcker-

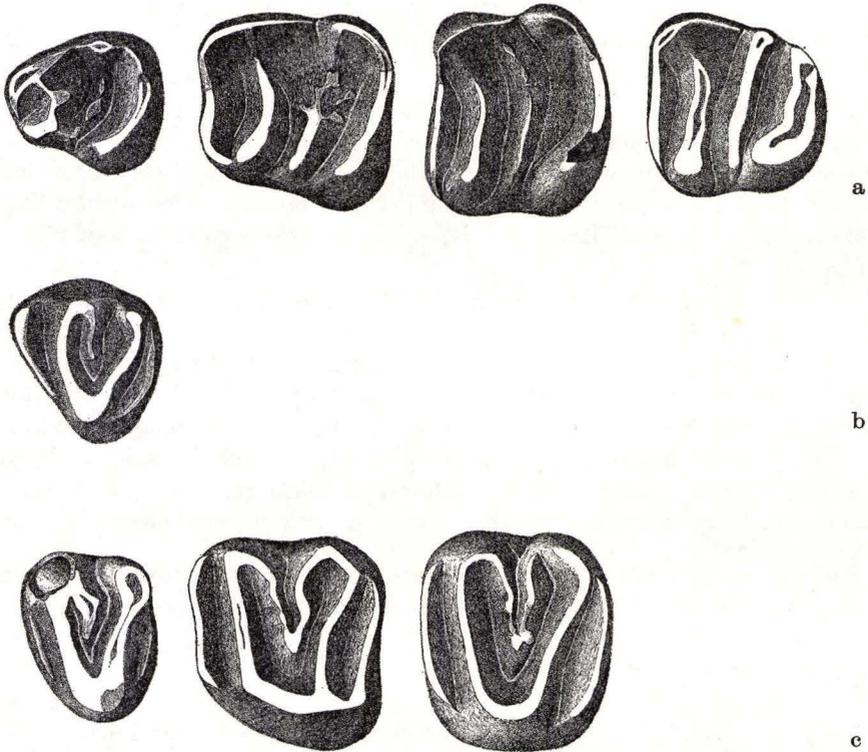


Abb. 32. *Gliravus tenuis* n.sp. von Heimersheim. $\times 25$.

- a) P_4-M_3 inf. sin. (zusammengestellt). P_4 : HLM/Hhm. 361, M_1 : PIM/P 381, M_2 : HLM/Hhm. 409 (invers) — Holotypus —, M_3 : HLM/Hhm. 343.
 b) D^4 inf. sin.: PIM/P 367.
 c) P^4-M^2 sup. sin. (zusammengestellt). P^4 : HLM/Hhm. 380 (invers), M^1 (?): PIM/P 396, M^2 (?): HLM/Hhm. 369.

chen weniger randständig, so daß es am labialen Zahnrand morphologisch teilweise keinerlei Spuren hinterläßt.

Im übrigen sind die M_1 gekennzeichnet durch vier leicht nach vorn gebogene Quergrate, von denen in der Regel das Anterolophid der schwächste ist. Am kürzesten ist das auf das Entoconid zulaufende Mesolophid, welches meist lingual nicht über die Zahnmitte hinausreicht. Das vom Protoconid ausgehende Metalophid endet überwiegend unterhalb der Metaconid-Spitze. Zwei vordere Molaren lassen eine gewisse Auffächerung des Mesolophids erkennen wie PIM/P 381. Hierdurch ergibt sich in beiden Fällen die Andeutung eines hinteren Zwischengrats. Bei dem einen dieser beiden Molaren ist darüber hinaus eine kleine akzessorische Schmelzstruktur als Andeutung eines Centrolophids vor dem Mesolophid zu beobachten.

Das Schmelzmuster der M_2 (Abb. 32a, HLM/Hhm. 409) entspricht völlig demjenigen der vorderen Molaren. Lediglich das Mesoconid ist — zusammen mit dem Mesolophid —

eher noch schwächer entwickelt. Ein eigentlicher mittlerer Außenhöcker zwischen Proto- und Hypoconid kann sogar völlig fehlen.

Ähnlich den M_1 sind verschiedentlich Andeutungen akzessorischer Schmelzstrukturen festzustellen. So lassen sich bei nahezu der Hälfte aller zweiten Molaren Gratbildungen vor dem Mesolophid (entsprechend einem Centrolophid?) beobachten, jedoch nur bei zwei Molaren Spuren eines hinteren Zwischengrätchens. Im Gegensatz zu den M_1 — bei denen die Aufspaltung der Vorderwurzel noch nicht völlig abgeschlossen ist — wird die Krone der M_2 stets von 2 etwa gleichstarken Wurzelästen getragen.

Die M_3 sind meist noch etwas kleiner als die M_1 und liegen deutlich unter den Abmessungen der M_2 . Ihre Vorderpartie ist noch relativ breit, der Hinterabschnitt dagegen deutlich reduziert wie bei HLM/Hhm.343, Abb.32a. Im Zusammenhang hiermit wird das Entoconid flacher, das Schlußeingulum ist kürzer und stark aufgebläht. Allgemein besteht jedoch Übereinstimmung in der Ausbildung der Kaufläche mit den vorderen Molaren. Das Mesoconid ist überwiegend schwach, das Mesolophid jedoch bei vier M_3 bis zum linguale Zahnrand verlängert, wo es sich mit dem Entoconid verbinden kann. Akzessorische Schmelzstrukturen treten nicht in Erscheinung.

Oberkiefergebiss. — Grundsätzlich ergeben sich bei den Maxillarzähnen gewisse Schwierigkeiten in der Bestimmung der einzelnen Zahntypen. Dies betrifft einmal die gegenseitige Abgrenzung zwischen Milchzähnen und Prämolaren, zum anderen aber auch zwischen den Molaren.

Unter den kleinsten Verf. vorliegenden Oberkieferzähnen befindet sich ein Exemplar (PIM/P 367, Abb.32b), welches sich von den im übrigen ähnlich gebauten P^4 durch den stark nach vorn ausgezogenen Anteroloph, der labial vor dem Paraconus einen eigenen kleinen Höcker bildet, unterscheidet. Wegen seiner Ähnlichkeit zu oberen *Gliravus*-Milchzähnen wie sie z.B. von HARTENBERGER (1971: Taf.2 Fig.6 — *Gl. robiacensis*) und TOBIEN (1972: Taf.1 Fig.1 — *Gl. cf. priscus*) abgebildet wurden, hält Verf. diesen Zahn für einen linken D^4 . Er ist gegenüber den Prämolaren im Umriß mehr dreieckig, sein Trigonum schwächer, das Schlußeingulum aber breiter. Vom vorderen Außenhügel geht linguad ein bis in die Mitte der Kaufläche reichender Centroloph aus. Der Anteroloph ist vom vorderen Trigonumschenkel durch eine tiefe Furche getrennt, was bei P^4 in keinem Fall zu beobachten ist.

Bei den gegenüber dem Milchzahn kürzeren aber etwa gleichbreiten Prämolaren handelt es sich ohne Zweifel um P^4 . Reste der das Oberkiefergebiss von *Gliravus* kennzeichnenden winzigen P^3 (vgl. STEHLIN & SCHAUB 1951: 138, Fig.198 — *Gl. majori* und HARTENBERGER 1971: 120, Fig.10 — *Gl. robiacensis*) liegen nicht vor.

Die P^4 (Abb.32c, HLM/Hhm.380) sind wesentlich kleiner als die Molaren und in ihrer Gestalt mehr oval. Das Trigonum ist schmal und eher v-förmig, mit zwei etwa gleichlangen und geraden Schenkeln. Der Metaconus wird am Zahnaußenrand vom Paraconus überragt. Meist ist ein von letzterem linguad abzweigender vorderer Centroloph ausgebildet, welcher bis etwa in die Mitte der zentralen Kauflächen-depression reicht. Weitere akzessorische Elemente kommen nicht vor.

Dem vorderen Trigonumschenkel lagert ein kurzer feiner Anteroloph vor, welcher überwiegend nur angedeutet und weder mit dem Paraconus noch mit dem Protoconus

verbunden ist. Meist etwas länger und kräftiger und mit dem Protoconus vereinigt ist der Posteroloph am Hinterrand der Zahnkronen.

Hinsichtlich der Unterscheidung M^1/M^2 ist folgendes zu bemerken: Sicherlich sind die M^1 des Gebisses von *Gliravus tenuis* — das zeigt der Vergleich mit vollständigen Zahnreihen anderer Spezies — im typischen Fall gegenüber den M^2 etwas länger, bei leicht nach vorn gerichtetem Trigonum, kürzerem Anteroloph und insgesamt etwas verschmälerter Vorderpartie. Ein solcher, mit Bestimmtheit als M^1 anzusprechender Zahn ist in Abb. 32c (PIM/P 396) dargestellt. Dagegen zeichnen sich typische M^2 wohl durch ein mehr gleichschenkliges Trigonum mit morphologisch äquivalenter Vorder- und Hinterpartie der Zahnkrone aus. Nun sind jedoch zwischen diesen beiden Formen der Ausbildung alle möglichen Übergänge zu beobachten, die eine sichere Bestimmung in der Mehrzahl der Fälle als M^1 oder als M^2 tatsächlich nicht erlauben. Als Konsequenz werden daher alle hierhergehörenden Molaren zusammenfassend als $M^{1/2}$ behandelt, um die Möglichkeit von Fehlinterpretationen auszuschließen.

Wie bei den Prämolaren wird auch hier das Kauflächenbild durch das Trigonum bestimmt. Der mittelbreite Protoconus verleiht ihm eine mehr oder weniger u-förmige Gestalt. Seine beiden Schenkel sind im allgemeinen etwa gleichwertig und nach vorn leicht konvex. Der Anteroloph am Vorderrand der Zahnkrone kann am Paraconus abhang spitz auslaufen oder aber einen deutlich von dem ersten Außenhügel getrennten kleinen zusätzlichen Höcker bilden. Bei einem Molaren liegt eine Besonderheit insofern vor, als vom Protoloph kurz vor dem Paraconus schräg nach vorn eine Schmelzkante abzweigt, die das vordere Quertal labial versperrt. Lingual endet der Anteroloph vor dem Protoconus, von diesem stets getrennt, meist in einer deutlichen kleinen Hügelschwelung.

Gleiches gilt für den Posteroloph am Hinterrand der Kaufläche, nur ist hier der linguale Höcker kräftiger und erinnert noch etwas an den verhältnismäßig starken Hypoconus primitiver *Gliravus*-Spezies. Labial ist das Schlußcingulum meist vom Metaconus getrennt.

Im übrigen sind noch folgende Strukturen ausgebildet: Die Hälfte aller $M^{1/2}$ weist einen hinteren — vom Metaconus ausgehenden — Centroloph entweder allein oder doch wesentlich stärker als der vordere, vom Paraconus ausgehende Centroloph, auf. Bei etwa einem Viertel der Molaren sind beide Elemente etwa gleichstark entwickelt und lediglich bei einem noch kleineren Teil dominiert der vordere Centroloph. Nur vereinzelt findet sich ein isolierter mittlerer Grat zwischen den beiden Außenhöckern, welcher sich nicht genau zuordnen läßt. Und nur in einem Fall läßt sich neben den beiden Centrolophen noch zusätzlich die Andeutung eines vorderen Zwischengrats im Bereich zwischen Protoloph und vorderem Centroloph beobachten.

Bei den M^3 ist die hintere Kronenpartie weniger reduziert als bei anderen *Gliravus*-Spezies. Damit sind aber die Unterschiede gegenüber den $M^{1/2}$ recht gering. Sie bestehen hauptsächlich in einem kürzeren hinteren Trigonumschenkel sowie einem kürzeren, mehr nach hinten ausgestellten Posteroloph. Bei vollständigen Exemplaren ist darüber hinaus die hintere Außenwurzel deutlich rückwärtig gestellt, was aber wegen der schlechten Erhaltung des spärlich vorliegenden Materials nicht immer zu erkennen ist. Leider ist als weiteres Kriterium das Fehlen von Druckfacetten an der hinteren Zahnwand nicht zuverlässig, da solche Marken auch bei vorderen Molaren nicht

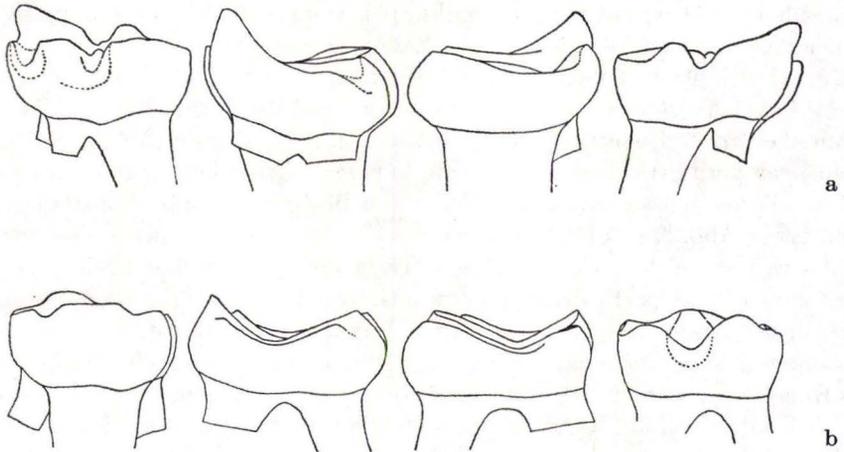


Abb. 33. *Gliravus tenuis* n.sp. von Heimersheim. $\times 25$.

Mandibular- und Maxillarmolaren in Profilansicht. Links: von labial (inf.) bzw. lingual (sup.). Mitte links: von vorn. Mitte rechts: von hinten. Rechts: von lingual (inf.) bzw. labial (sup.).

a) M_2 inf. sin.: HLM/Hhm. 387.

b) $M^{1/2}$ sup. sin.: HLM/Hhm. 400 (invers).

immer ausgebildet sind. Es ließen sich mit einiger Sicherheit 5 Zähne als M^3 aufgrund der genannten Merkmale bestimmen. Ihre Kauflächen entsprechen in der Ausbildung im übrigen völlig derjenigen der vorderen Backenzähne.

Morphologie der Zahnkrone. — Hier sei nur kurz auf die Molaren des Unter- und Oberkiefergebisses eingegangen. Wie der in Abb. 33a dargestellte linke M_2 (HLM/Hhm. 387) zeigt, ist das Metaconid unter den vier Haupthöckern am höchsten. Insgesamt kommt in der Profilansicht der tellerförmige Bau der Zahnkrone und die Aufspaltung der Vorderwurzel in zwei deutlich voneinander getrennte Äste zum Ausdruck.

In der Ansicht von außen (labial) sind Proto- und Hypoconid niedrig. Entsprechend der Definition von *Gliravus tenuis* erscheint das Mesoconid lediglich als flacher, vom Zahnrand nach innen abgerückter Wulst im Quertal zwischen den beiden Außenhöckeln. Vor dem Protoconid liegt ein kleines Quertal, welches diesen vom Anterolophid trennt. Im Hintergrund des Profils liegt vorn das spitzige Metaconid, dem sich noch weiter hinten das immer noch über die Außenhöcker erhabene — wenn auch gegenüber dem Metaconid kleinere — Entoconid anschließt. Diese Verhältnisse kommen auch in der Innenansicht (von lingual) der Zahnkrone deutlich zum Ausdruck. Der Blick auf die Vorder- und Rückseite endlich läßt einmal die Konkavität der Kaufläche und zum anderen den gegenüber den Innenhöckern massiveren Bau von Proto- und Hypoconid erkennen. Er zeigt ferner, daß das Posterolophid lingual über eine feine Schmelzkante mit dem Entoconid verbunden sein kann.

Bei dem in Abb. 33b wiedergegebenen rechten $M^{1/2}$ (HLM/Hhm. 400) handelt es sich um einen Zahn, der dem Typ des vorderen Molaren (M^1) recht nahekommt. Die

Ansicht von lingual zeigt einen breiten Protoconus, zu dessen beiden Seiten Antero- und Posteroloph liegen. Im Hintergrund vorn zeigt das Bild den leicht erhabenen Paraconus.

Der Blick auf die Außenseite gibt die Trennung von Para- und Metaconus durch ein breites Quertal zu erkennen sowie den vom Paraconus etwas abgesetzten Anteroloph und den hinter dem Metaconus ohne Schmelzverdickung auslaufenden Posteroloph.

Prämolaren und hintere Molaren des Unter- und Oberkiefergebisses sind entsprechend den mehr oder weniger starken strukturellen Unterschieden gegenüber den $M_{1/2}$ auch im Profil anders gebaut. Auf diese Abweichungen soll hier jedoch nicht näher eingegangen werden.

1.3.3.1.2. Beziehungen und Vergleiche

Über die Zugehörigkeit der neuen Form aus Heimersheim zu den Gliravinae kann wegen der ursprünglichen Ausbildung ihres Gebisses kein Zweifel bestehen.

Grundsätzlich unterscheidet sich diese archaische Unterfamilie mit ihren beiden Gattungen *Eogliravus* HARTENBERGER, 1971 und *Gliravus* STEHLIN & SCHAUB, 1951 von allen moderneren Gliriden durch den einfachen Kronenbau sowie das Vorhandensein eines winzigen vorderen Prämolaren (P^3) im Oberkiefergebiß wahrscheinlich bei allen Spezies der beiden Genera. (Einzige Ausnahme ist die modernere Form *Peridyromys micio* MISONNE, 1957, welche ebenfalls einen P^3 aufweist. Vgl. hierzu HARTENBERGER, 1971: 127.)

Eogliravus — Typusspezies *E. hammeli* (THALER, 1966) aus Bouxwiller, weitere Spezies *E. wildi* HARTENBERGER, 1971 aus Mas-de-Gimel — ist mit seinem besonders archaischen, an die Microparamyinae erinnernden Zahnbau das primitivere Genus. Kennzeichnend für seine beiden Arten ist neben deren geringer Größe die noch unsichere Anlage der für *Gliravus* charakteristischen Schmelzstrukturen sowie der ausgesprochen bunodonte Höckerbau mit Betonung einzelner Hügel wie des Metaconids und Hervorhebung des Hypoconus.

Die Gebißreste von Heimersheim lassen zu dieser primitiven Gruppe keinerlei Beziehungen erkennen: Sie gehören dem etwas evoluierten Genus *Gliravus* an, dessen verschiedene Spezies im folgenden näher untersucht werden sollen.

Der Größenvergleich mit dem von STEHLIN & SCHAUB (1951) abgebildeten Originalmaterial ergibt, daß *Gliravus tenuis* im Maxillargebiß etwas kleiner ist als *Gl. majori* (1951: 137, Fig. 197B und 138, Fig. 198) aber größer als *Gl. priscus* (Fig. 197A). Gleiches gilt für das Mandibulargebiß, welches bei letzterer Art (1951: 299, Fig. 513, 514) ebenfalls deutlich kleiner ist. Tab. 8 der vorliegenden Arbeit zeigt ferner, daß *Gl. robiacensis* und *Gl. priscus* (Montmartre und Quercy) im Mittel ebenfalls unter den Abmessungen von *Gliravus tenuis* liegen. Wesentlich größer ist dagegen *Gl. bruijni*. Als einzige Spezies kommt *Gl. meridionalis* dem Heimersheimer Gliravinen metrisch sehr nahe.

Als Ausgangsform der übrigen *Gliravus*-Arten kann *Gl. robiacensis* HARTENBERGER, 1965 aus Robiac Süd und Robiac Nord (beide Fundstellen Mitteleozän) angesehen werden (vgl. HARTENBERGER 1971: 129, Fig. 16). Diese Spezies ist neben ihrer gerin-

Tab. 8. Vergleichsmaße der verschiedenen *Gliravus*-Spezies;
Mittelwerte (in mm) zusammengestellt nach HARTENBERGER 1971 (1),
VOLLMAYR 1966 (2), TOBIEN 1972 (3), VIANEY-LIAUD 1969 (4),
HUGUENEY 1969 (5) und eigener Messung (6)

Spezies/ Lokalität	P ₄	M ₁	M ₂	M ₃	P ⁴	M ^{1/2}	M ³
<i>robiacensis</i> ¹⁾							
Robiac-Nord	0,68/0,55	0,88/0,82	0,88/0,89	0,85/0,86	0,74/0,73	0,83/0,94	0,75/0,81
Fons 4 (Gard)	0,70/0,65	0,79/0,74	0,92/0,90	0,79/0,82	—/—	0,76/0,85	—/—
cf. <i>robiacensis</i> . ²⁾							
Schindelwies-Gr.	—/—	1,09/1,18	—/—	0,82/1,04	0,82/1,04	—/—	—/—
<i>priscus</i> ¹⁾							
Montmartre	—/—	—/—	0,88/1,00	0,85/0,87	0,75/0,83	0,85/1,07	0,83/0,95
Malpérié	0,60/0,60	0,77/0,71	0,79/0,83	0,79/0,84	0,57/0,73	0,73/0,83	—/—
Perrière	0,67/0,62	0,72/0,81	0,77/0,85	—/—	—/—	0,74/0,82	—/—
cf. <i>priscus</i>							
Schleifm. II ²⁾	—/—	—/—	—/—	0,90/?	—/—	—/—	—/—
Neustadt ³⁾	0,71/0,72	0,89/0,87	0,83/0,88	0,78/0,73	0,62/0,82	0,74/0,89	—/—
<i>meridionalis</i> ¹⁾							
Fons 4 (Gard)	—/—	0,98/1,07	1,00/1,10	1,01/0,99	—/—	0,99/1,15	—/—
<i>majori</i> ²⁾							
Tal-Holz	—/—	—/—	—/—	1,05/1,10	—/—	1,07/1,30	—/—
aff. <i>majori</i> ⁴⁾							
Mège	—/—	1,05/0,99	1,00/1,15	—/—	—/—	1,10/1,25	—/—
Pech-Crabit	0,80/0,81	1,05/0,96	1,14/1,17	1,14/1,12	0,89/1,06	—/—	—/—
Mas-de-Got	—/—	—/—	1,15/1,13	1,06/1,03	0,83/1,09	1,04/1,23	—/—
Balm ⁶⁾	0,88/0,86	1,07/1,14	—/—	1,06/4,01	0,84/1,11	0,97/1,13	0,89/1,03
aff. <i>majori</i> ²⁾							
Steine-Berg II	—/—	—/—	—/—	—/—	0,86/1,22	—/—	—/—
Gschwender T. II	—/—	—/—	—/—	—/—	0,83/1,23	—/—	—/—
Schleifm. II	—/—	—/—	1,35/1,39	—/—	—/—	—/—	—/—
<i>bruijni</i> ⁵⁾							
Coderet	1,09/0,97	1,24/1,31	—/—	1,23/1,23	0,95/1,33	1,22/1,42	1,07/1,23
<i>tenuis</i>							
Heimersheim	0,87/0,76	0,95/0,92	1,01/1,10	0,94/0,95	0,74/0,96	1,00/1,16	0,93/1,06

geren Größe auch strukturell von *Gliravus tenuis* verschieden: Im Unterkiefergebiß der Form von Robiac sind Vorder- und Hintereingulum kürzer, ebenso ist das Mesolophid schwächer ausgebildet, auch wirkt das Metalophid in seiner Anlage noch etwas unsicher. Dieses ursprüngliche Gepräge wird weiterhin noch durch das völlige Fehlen eines Centrolophids unterstrichen, welches bei den M₁₋₂ aus Heimersheim wenigstens teilweise angedeutet ist. Ferner zeigen die Prämolaren und Molaren von Robiac im Gegensatz zu den entsprechenden vorliegenden Zähnen kurze, von den beiden Innen-

höckern labiad abzweigende Fortsätze, welche dem Metalophid und Mesolophid entgegenstreben ohne sich in der Regel jedoch mit diesen Querjochen zu vereinigen.

Die Maxillarzähne von *Gl. robiacensis* sind auf der Innenseite breiter, das Trigonum ist dagegen mehr v-förmig mit im übrigen nach vorn stärker konvexen Flanken. Vorderes und hinteres Cingulum sind allgemein kräftiger aber kürzer ausgebildet. Die linguale Verbreiterung der Zähne ist auf die Hügelanschwellungen beider Cingula in diesem Bereich zurückzuführen. Der Hypoconus — zwar weniger markant als bei *E. hammeli* und *E. wildi* — tritt somit immer noch deutlich in Erscheinung, worin ein weiterer Unterschied gegenüber der Form aus dem Mainzer Becken zu sehen ist. Das Schmelzmuster von *Gl. robiacensis* ist generell einfacher mit meist nur einem von lingual in die Kaufläche eingreifenden, mehr oder weniger deutlich entwickelten Zwischengrat (wahrscheinlich hinterer Centroloph).

Abschließend kann also festgestellt werden, daß *Gliravus tenuis* im Unter- und Oberkiefergebiß deutlich höher evoluiert ist als die Form aus Robiac. Entsprechendes gilt auch für die von HARTENBERGER (1971) als *Gl. aff. robiacensis* klassifizierten Gebißreste aus Fons (1 und 4) und Euzet (Obereozän). Ob die beiden von VOLLMAYR (1966: 74 u. Taf. 8 Fig. 6, 7) als *Gl. cf. robiacensis* bestimmten Zähne (1 P⁴, 1 M₁) aus dem Schindelwies-Graben (Oberoligozän) bei deutlich größeren Abmessungen — die noch weit über denjenigen von Heimersheim liegen (!) — und etwas unterschiedlichem Kronenbau wirklich zu dieser Spezies gehören, bleibe dahingestellt. Sie haben im übrigen durch ihr ursprünglicheres Schmelzmuster mit Zähnen von *Gliravus tenuis* nicht viel gemeinsam.

Nach *Gl. robiacensis* nächstgrößer ist *Gl. priscus* STEHLIN & SCHAUB, 1951 aus dem Unteroligozän von La Débruge (Typuslokalität). Diese Art wurde von ihren Autoren weiterhin aus Mormont-Entreroches (Unteroligozän) und Euzet (Obereozän) bekanntgemacht. Wahrscheinlich gehört auch der von CUVIER (1824) aus den Gipsen von Montmartre (Unteroligozän) beschriebene und von FISCHER (1829: *Myoxus spelaeus*) sowie GIEBEL (1847: *Myoxus parisiensis*) benannte Gliride hierher (vgl. HARTENBERGER 1971: 122 u. Taf. 5 Fig. 6—10). Da sich die tatsächlichen nomenklatorischen Verhältnisse heute nicht mehr mit Sicherheit klären lassen, schlägt HARTENBERGER vor, diese Namen als nomina oblita zu erklären. *Gl. priscus* wurde ferner von THALER (1966) aus dem Obereozän von Robiac, Fons (1 und 4) sowie Sosis beschrieben, HARTENBERGER (1971) fügte dem die beiden mitteloligozänen Quercylokalitäten Malpérié und Perrière an. *Gl. cf. priscus* kommt schließlich nach VOLLMAYR (1966) noch im Oberoligozän von Schleifmühle II und nach TOBIEN (1972) im Unteroligozän von Neustadt/Krs. Marburg vor. *Gl. aff. priscus* wurde endlich von HARTENBERGER (1971) aus dem Obereozän von Sosis und Lascours (?) gemeldet.

HARTENBERGER (1971: 122) läßt für die sicher als *Gl. priscus* bestimmten Funde allerdings nur noch die Lokalitäten La Débruge, Mormont-Entreroches, Schleifmühle II, Malpérié, Perrière und Montmartre gelten. Dabei geht aber aus seiner Arbeit, in der ausführliche Synonymielisten weitgehend fehlen, nicht eindeutig hervor, was er unter den übrigen „*priscus*“-Resten aus den vorerwähnten Fundorten (nämlich Euzet, Robiac, Fons 1 und 4, Sosis) verstanden wissen will. Sicher ist lediglich, daß es sich bei den Zähnen von Robiac (THALER 1966: 104) — zumindest teilweise — um Belege von *Gl. robiacensis* handelt (hier gab es eine Überschneidung mit

der wohl schon im Druck befindlichen Thèse THALERS: während dieser Autor den M sup. UM 3019 noch als Molaren von *Gl. priscus* beschrieb, wurde das gleiche Stück schon 1965 von HARTENBERGER als Typus von *Gl. robiacensis* veröffentlicht, der heute noch seine Gültigkeit hat). Bei den Funden aus Fons könnte es sich um *Gl. meridionalis* (Fons 4) oder um *Gl. aff. robiacensis* (Fons 1, 4) handeln. Letztere Spezies wird als einziger Gliride von HARTENBERGER (1971: 121) auch aus Euzet gemeldet. Bei den von THALER (1966: 104) aus Sosis als *Gl. priscus* signalisierten Resten handelt es sich den Angaben HARTENBERGERS zufolge entweder um *Gl. aff. priscus* (1971: 124) oder um *Gliravus* sp. indet. (1971: 126). Leider sind die bei THALER und HARTENBERGER angegebenen Katalogbezeichnungen einzelner Stücke aus den betr. Lokalitäten nicht vergleichbar, so daß die angeschnittenen Fragen vorerst offenbleiben müssen.

Die Unklarheiten über die Verbreitung von *Gl. priscus* ist gewiß z. T. auf die Schwierigkeiten in der exakten Bestimmung dieser schlecht bekannten Spezies zurückzuführen, deren sichere Belege sich auf nur wenige und meist isolierte Einzelzähne beschränken. Maßgeblich für einen Vergleich ist daher zunächst einmal das Originalmaterial aus La Débruge.

Das Typusexemplar ist unter einem der bei STEHLIN & SCHAUB (1951: 299, Fig. 513, Db. 486, A—D) abgebildeten 4 isolierten Unterkieferzähne auszuwählen. Demgegenüber ist die Festlegung des Typus durch HARTENBERGER (1971: 122): „rangée jugale supérieure (D4, P4, M2, M3) Nr. Db. 486, Musée de Bâle“ nicht ganz korrekt und irreführend, da es sich nicht um eine geschlossene Zahnreihe handelt, die überdies nicht einem Oberkiefer angehört. Ein isolierter M sup. ist bei STEHLIN & SCHAUB in Fig. 197 auf S. 137 dargestellt.

Der gegenüber *Gl. robiacensis* größere und ein wenig modernere *Gl. priscus* aus La Débruge ist etwas kleiner als *Gliravus tenuis* und von diesem weiterhin durch eine Reihe von abweichenden Merkmalen verschieden: Seine unteren Prämolaren und Molaren besitzen durchweg ein deutliches Mesoconid, welchem am lingualen Zahnrand zwischen Meta- und Entoconid ein kleines Hügelchen — Mesostylid — gegenübersteht, das zuweilen jedoch seine Eigenständigkeit verlieren kann. Weiterhin zeigen das Metaconid und das unruhig verlaufende Metalophid meist eine engere Verbindung als bei *Gliravus tenuis*. Allgemein sind bei der Form aus La Débruge auch die Schmelzgrate schärfer modelliert und von tieferen Tälern getrennt. Schließlich endet bei *Gl. priscus* das Posterolophid lingual noch vor dem Entoconid und kann teilweise sogar durch ein flaches Tälchen noch deutlicher von diesem abgesetzt sein. Auch der bei STEHLIN & SCHAUB abgebildete Maxillarmolar weist Quergrate mit stärkerem Relief auf. Sein Trigonum ist mehr gleichschenkelig und durch ausgeprägte v-förmige Gestalt charakterisiert. Dadurch erscheint der Protoconus weniger massiv. Vom äußeren Zahnrand greift nur ein akzessorisches Querelement, der hintere Centroloph, in die Kaufläche ein. Schließlich sind Vorder- und Hintereingulum kürzer, wobei der mit dem Protoconus eng verbundene Posteroloph noch die Spur eines Hypoconus erkennen läßt. Insgesamt liegen damit im Unter- und Oberkiefergebiß Verhältnisse vor, die dem primitiveren *Gl. robiacensis* noch recht ähnlich sind. *Gliravus tenuis* zeichnet sich demgegenüber vor allem durch die kompliziertere Struktur seiner Maxillarmolaren aber auch das stärker gefestigte Mesolophid im Unterkiefergebiß sowie das allgemein flachere Schmelzrelief als immer noch modernere Form aus.

Nicht ganz eindeutig ist hinsichtlich der Evolutionshöhe jedoch das bei den unteren Molaren aus dem Mainzer Becken nur schwach ausgebildete Mesoconid zu beurteilen. Bei STEHLIN & SCHAUB (1951: 299) wird dieses Element als Neuerwerbung der frühen Gliriden gegenüber dem ursprünglicheren Schmelzmuster anderer Nagergruppen bezeichnet. Danach könnte *Gliravus tenuis* ohne Berücksichtigung der sonstigen Umstände als früher Vertreter des Genus angesehen werden, der erst im Begriff steht, sich ein Mesoconid als konstantes Merkmal zu erwerben. Wie aber am Beispiel von *Gl. bruijini* noch zu sehen sein wird, unterliegt wahrscheinlich dieses Element im Laufe der *Gliravus*-Entwicklung bald wieder einer Rückbildung, so daß auch aus dieser Sicht die neue Art aus Heimersheim durchaus ein evoluiertes Stadium repräsentieren dürfte.

Zu den übrigen Funden von *Gl. priscus* sei noch folgendes nachgetragen: Die Unterkieferzahnreihe aus Mormont-Entreroches (STEHLIN & SCHAUB 1951: 299, Fig. 514) ist etwa gleichgroß wie das Originalmaterial, wirkt aber durch die mehr unsichere Ausbildung der einzelnen Schmelzstrukturen primitiver. Demgegenüber erscheinen die oberen Molaren der bei HARTENBERGER (1971: Taf. 5 Fig. 6–10) abgebildeten Form aus Montmartre moderner: Das Schlußcingulum ist deutlich vom Protoconus abgesetzt, ein Hypoconus nurmehr angedeutet. Wäre nicht das Schmelzmuster dennoch einfacher konzipiert, könnten gewisse Ähnlichkeiten zu oberen Molaren aus Heimersheim gesehen werden. Die beiden unteren Molaren in der Abbildung HARTENBERGERS sind wiederum deutlich ursprünglicher gebaut und schließen damit eine spezifische Übereinstimmung mit Zähnen unserer neuen Art endgültig aus. Beschreibungen oder Abbildungen (nur Malpérié) zu den Funden aus Malpérié und Perrière wurden von HARTENBERGER nicht gegeben. Den Meßwerten nach (1971: 123, Fig. 12, 13) liegen diese Funde jedoch deutlich unter denjenigen aus Heimersheim. *Gl. aff. priscus* aus Sosis und Lascours steht nach HARTENBERGER (1971: 124) nahe bei der Spezies aus La Débruge, ist jedoch deutlich größer. Von *Gl. cf. priscus* von Schleifmühle II liegt nach VOLLMAYR (1966: 75 u. Taf. 7 Fig. 15) lediglich ein isolierter M_3 vor, dessen Größe etwa im Bereich der Heimersheimer dritten Molaren liegt. Er wirkt eine Spur moderner als entsprechende Zähne aus La Débruge und ist nach TOBIEN (1972: 13) den M_3 von *Gl. bruijini* aus Coderet nicht unähnlich.

Kaum besser bekannt als *Gl. priscus* ist die von SCHAUB (1958) zur Typuspezies erklärte Art *Gl. majori* STEHLIN & SCHAUB, 1951. Ihre Beschreibung beruht auf einer aus dem Quercy stammenden Maxillarzahnreihe mit P^3 — M^3 eines Gesichtsschädels (STEHLIN & SCHAUB 1951: 138, Fig. 198). Von diesen Autoren wurde auch ein isolierter Oberkiefermolar aus Oensingen dieser Spezies zugeordnet. Eine Mandibularzahnreihe ist zwar in der Diagnose erwähnt, aber weder beschrieben noch abgebildet. Erst später beschrieb VOLLMAYR (1966: 79 ff.) u. a. auch einige seiner Meinung nach zur Typusmaxilla passende Unterkieferzähne ($2 M_3$, $1 M_{2,3} (?)$) von Tal-Holz (Oberoligozän). Gleichzeitig machte er zwei Oberkieferzähne aus Steine-Berg III und Steine-Berg I unter *Gl. majori*? sowie unter *Gl. nov. sp. aff. majori* verschiedene Einzelzähne von Fall-Tobel, Steine-Berg II, Gschwender Tobel II und Schleifmühle II bekannt (alle Fundstellen Oberoligozän). Etwas reicheres, in die Verwandtschaft der Typusart (*Gl. aff. majori*) gestelltes Material stammt nach VIANEY-LIAUD (1969: 237) aus den Quercyfundstellen Mas-de-Got, Mège und Pech-Crabit sowie aus Balm und Montalban (alle Lokalitäten Mitteloligozän).

Wie man sieht, ist auch bei dieser Art eine exakte Bestimmung von Einzelfunden problematisch. Verf. geht bei dem Vergleich mit *Gliravus tenuis* zunächst einmal wieder von dem Originalmaterial aus, dessen Typus die vorerwähnte Maxillarzahnreihe bildet. Ihre einzelnen Zähne sind etwas größer als entsprechende Stücke aus Heimersheim. Dabei zeigen die Molaren von *Gl. majori* ein mehr symmetrisch gebautes Trigonum, dessen Schenkel geradliniger verlaufen und im übrigen, wie auch Anteroloph und Posteroloph, schärfer modelliert sind. Der Protoconus liegt bei der Typusart weniger dicht am lingualen Zahnrand. Dadurch bleibt Raum für eine — in der Gebißreihe von vorn nach hinten zunehmende — Annäherung von Vorder- und Hintercingulum, die dann bei den M^3 zur Bildung eines nahezu geschlossenen Innencingulums führt. Hierin liegt morphologisch ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal, das allen Molaren aus Heimersheim völlig fehlt.

Einen weiteren Unterschied bildet die allgemein einfacher gebaute Zahnkrone von *Gl. majori*. Wie bei *Gl. priscus* und *Gl. robiacensis* ist labial nur ein Zwischengrätchen (der hintere Centroloph) ausgebildet, das sich von vorn nach hinten verstärkt und am deutlichsten bei den M^2 und M^3 ist (es findet sich bei den M^1 nur andeutungsweise und fehlt den P^4 völlig). Dagegen weisen schon die Heimersheimer P^4 einen solchen Centroloph auf, der dann im übrigen bei den Molaren konstantes Merkmal ist und von einem zweiten — vorderen — teilweise kompletten Centroloph begleitet sein kann. Damit sind aber die Maxillarzähne von *Gliravus tenuis* anders gebaut. Ihr Schmelzmuster ist komplizierter als dasjenige von *Gl. majori* und muß nach dem heutigen Kenntnisstand als evoluiertes bezeichnet werden.

Leider ist nichts zuverlässiges über das Unterkiefergebiß von *Gl. majori* bekannt, da eine entsprechende Beschreibung durch STEHLIN & SCHAUB nicht gegeben wurde. Die drei von VOLLMAYR (1966: 79 u. Taf. 7 Fig. 4—6) hierhergestellten Mandibularzähne von Tal-Holz sind größer als Molaren von Heimersheim. Ihre einzelnen Strukturen sind ausgesprochen plump gebaut. Antero-, Meta- und Posterolophid bilden dicke Schmelzleisten. Metaconid und Melophid sind miteinander verbunden wie bei *Gl. robiacensis* und *Gl. priscus*. Bemerkenswert ist zum einen das teilweise kurze Mesolophid, welches dazu tendiert, sich mit dem Hypoconid zu verbinden — wie mitunter auch bei *Gl. robiacensis* zu beobachten — und zum anderen die Tatsache, daß ein Mesoconid nicht ausgebildet ist. Das Anterolophid wird bei zwei Molaren etwa in der Mitte des Vorderrandes durch eine hügelartige Anschwellung gekennzeichnet, die eventuell als Paraconid gedeutet werden kann. Das Posterolophid ist vom Entoconid klar getrennt. Insgesamt erinnern VOLLMAYRS Unterkieferfunde, abgesehen von ihren größeren Abmessungen und dem Fehlen eines Mesoconids, viel eher an *Gl. priscus*. Für das Mandibulargebiß der Typusspezies würde man dagegen mit Einschränkung Molaren etwas modernerer Prägung erwarten. Die Zugehörigkeit der in Rede stehenden Zähne zu *Gl. majori* muß damit aber bezweifelt werden.

Deutlich größer als *Gliravus tenuis* ist die von VIANEY-LIAUD (1969: 226 ff., Fig. XI) als *Gl. aff. majori* aus den Quercyfundstellen Mas-de-Got, Mège und Pech-Crabit bekanntgemachte Form. Ihre Ober- und Unterkieferzähne sind durch erste Anlagen akzessorischer Grätchen komplizierter und wirken deshalb höher evoluiert als Zähne der Typusspezies.

Keine eindeutige Beurteilung erlauben die von VOLLMAYR (1966) unter *Gl. majori* ? und *Gl. nov. sp. aff. majori* aus dem Oberoligozän von Steine-Berg II (1 P⁴) und III (1 M^{1/2}) sowie Fall-Tobel (1 M^{1/2}) rubrizierten, teilweise fragmentarischen Einzelzähne. Sie liegen in der Größe jedoch deutlich über entsprechenden Gebißresten aus dem Mainzer Becken.

Faßt man die Ergebnisse des Vergleichs zwischen *Gliravus tenuis* und *Gl. majori* (Originalmaterial) zusammen, so bleibt festzustellen, daß sich beide Formen durch eine andere Gebißausbildung hinreichend unterscheiden und der Nager von Heimersheim im übrigen ein moderneres Entwicklungsstadium repräsentiert.

Wahrscheinlich gehört *Gl. meridionalis* HARTENBERGER, 1971 seinem Autor zufolge (1971: 125) an den Ursprung der zu *Gl. majori* führenden Entwicklungslinie. Diese aus dem Obereozän von Fons 4 beschriebene und weiterhin im Mitteloligozän von Malpérié und Perrière vorkommende Spezies ist etwa gleichgroß wie *Gliravus tenuis*, jedoch zeigen ihre Kauflächen einen anderen Bau. Bei den oberen Molaren ist das Trigonum u-förmig, stets findet sich ein kräftiger Centroloph, welcher in seiner ganzen Ausbildung das betr. Element der Heimersheimer Maxillarzähne übertrifft. Die Quergrate sind insgesamt ebenmäßiger und auch schärfer modelliert. Die unteren Molaren mit ebenfalls starken Querjochen weisen immer ein Centrolophid auf.

Die jüngste der bekannten *Gliravus*-Spezies ist *Gl. bruijni* HUGUENEY, 1967 aus dem Oberoligozän von Coderet. Diese gegenüber der Typusspezies etwas größere Art liegt in ihren Abmessungen weit über *Gliravus tenuis* aus Heimersheim. *Gl. bruijni* ist von allen anderen Gliravinen durch das Fehlen eines Mesoconids bei den Mandibularzähnen verschieden, wobei das Mesolophid dazu tendiert, sich mit dem Hypoconid zu verbinden. Im übrigen haben die M inf. 3 Wurzeln. Die Maxillarmolaren sind durch ein im allgemeinen v-förmiges Trigonum gekennzeichnet. Ihre Kaufläche weist ein oder zwei Centrolophe auf, die nur angedeutet oder gut entwickelt sein können. Bemerkenswert ist eine teilweise vorhandene Querverbindung zwischen den beiden Trigonumschenkeln auf der lingualen Kauflächenseite, die zu einer Isolierung des Innenhöckers führt. Strukturell ist *Gl. bruijni* im Oberkiefergebiß komplizierter als *Gliravus tenuis*, im übrigen aber doch recht ähnlich gebaut. Die Mandibularzähne aus Coderet unterscheiden sich durch die weiter fortgeschrittene Reduktion des Mesoconids, erinnern aber sonst noch sehr an die Prämolaren und Molaren von Heimersheim. *Gl. bruijni* repräsentiert nach Ausbildung seines Gebisses ein insgesamt etwas höheres Entwicklungsstadium.

Phylogenetische Beziehungen. — Nachdem die Zugehörigkeit der neuen Form aus Heimersheim zur Unterfamilie Gliravinae und zur Gattung *Gliravus* gesichert ist und im übrigen auch ihre spezifische Eigenständigkeit außer Zweifel steht, sind noch einige Bemerkungen zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen erforderlich.

Das Mandibulargebiß von *Gliravus tenuis* wirkt durch seine einfach strukturierten Kauflächen mit 4 Haupthöckern und Querjochen sowie ein schwaches Mesoconid (das bei einem Teil der Zähne sogar völlig fehlen kann) auf den ersten Blick ziemlich ursprünglich. Dem stehen andererseits die für einen *Gliravus* recht modern gebauten Maxillarzähne mit teilweise zwei kompletten Centrolophen und kaum noch erkenn-

barem Hypoconus gegenüber. Dieser scheinbare Widerspruch kann nur dadurch aufgeklärt werden, daß man für bestimmte Formen im Laufe der *Gliravus*-Entwicklung eine sekundäre Vereinfachung des Unterkiefergebisses annimmt, welche zur Rückbildung und Auflösung des Mesoconids und damit schließlich wieder zu einer primitiv anmutenden vierhöckerigen Zahnkrone führt. Diese Annahme wird dadurch gestützt, daß andere Merkmale wie z.B. das mit der übrigen Kaufläche annähernd gleiche Niveau von Antero- und Posterolophid bei den Mandibularmolaren von Heimersheim durchaus evoluiert wirken.

Verf. ist daher der Auffassung, daß *Gliravus tenuis* einheitlich im Unter- wie im Oberkiefergebiß eine Entwicklungshöhe repräsentiert, wie sie von den meisten übrigen Spezies nicht erreicht wird. Die einzige Ausnahme bildet der größere oberoligozäne *Gl. bruijini* aus Coderet. Die Reduktion des Mesoconids ist hier bis zur völligen Aufgabe dieses Höckers fortgeschritten, auch hat das Mesolophid an Bedeutung verloren und sucht nun labial Anschluß an das Hypoconid. Die oberen Molaren sind morphologisch noch nicht so weit von denjenigen aus Heimersheim entfernt. Wie hier kommen ein bis zwei Centrophe vor, die Zahnkronen wirken jedoch durch die Anlage von verschiedenen akzessorischen Grätchen noch komplizierter. Die P⁴ sind mehr molariform, die M³ stärker reduziert. Somit dürfte aber auch das Maxillargebiß von *Gl. bruijini* ein höheres Entwicklungsstadium repräsentieren. Abgesehen von diesen Differenzen steht die Art aus Coderet strukturell näher bei *Gliravus tenuis* als jede andere Spezies. Es besteht aller Grund zu der Annahme, daß *Gl. bruijini* aus der Heimersheimer Form hervorgegangen ist.

Welche der übrigen Spezies kommt nun als Vorläufer dieser *tenuis-bruijini*-Linie in Frage? Für diese Betrachtung scheiden zunächst einmal die von VOLLMAYR (1966) aus dem Oberoligozän Süddeutschlands beschriebenen etwa gleichalten *Gliravus*-Reste aus. Hierher gehört u.a. *Gl. majori*. Die Typusspezies (Originalmaterial) ist im Gebiß zwar einfacher gebaut aber im ganzen größer. Schon von daher ist sie als mögliche Ausgangsform von *Gliravus tenuis* nicht sehr wahrscheinlich, wenn auch HARTENBERGER (1971: 132) innerhalb des Genus zwischen Obereozän und Mitteloligozän verschiedentlich eine — sonst in der Entwicklungsgeschichte tertiärer Nager ungewöhnliche — Abnahme der Zahngrößen konstatiert. Schließlich ist auch die Fundstelle Oensingen, von wo STEHLIN & SCHAUB (1951) einen sicher bestimmten M sup. von *Gl. majori* meldeten, wohl etwas jünger als Heimersheim. Damit bildet die Typusspezies zusammen mit einer Reihe von ähnlichen, in ihre Verwandtschaft gehörenden Funden (Vorkommen insgesamt Mittel- und Oberoligozän) eine neben der Linie *tenuis-bruijini* existierende, etwa gleichalte Nagergruppe, die phylogenetisch mit beiden Spezies unmittelbar nichts gemein hat.

Nun besteht für HARTENBERGER (1971: 125) kein Zweifel daran, daß der oberoligozäne *Gl. meridionalis* entwicklungsgeschichtlich direkt zu *Gl. majori* hinführt. Tatsächlich ist diese primitivere Spezies mit einem kräftigen Mesoconid und Mesolophid sowie einem noch deutlichen Hypoconus im Gebiß so gebaut, daß engere morphologische Beziehungen zu *Gliravus tenuis* nicht gegeben sind.

Ähnliches gilt für den hauptsächlich wohl oligozänen *Gl. priscus* (die Zuordnung der Quercyfundstellen Malpérié und Perrière ist noch etwas unsicher, nach den vorläufigen Ergebnissen der Table Ronde gehören sie jedoch in das Obereozän) mit

starkem Mesoconid und Mesolophid und deutlichem Hypoconus bei auch sonst einer Reihe von abweichenden Merkmalen. Diese Form scheint eine dritte, neben den beiden anderen herlaufende Linie zu bilden.

Für am ehesten wahrscheinlich ist anzunehmen, daß der Ursprung der *tenuis-bruijni*-Linie bei dem obereozänen *Gl. robiacensis* liegt. Diese Form unterscheidet sich von *Gl. priscus* und *Gl. meridionalis* durch ein schwächeres Mesoconid und Mesolophid sowie einen weniger ausgeprägten Hypoconus. Sie kommt damit unter den soeben genannten Arten *Gliravus tenuis* am nächsten und ist auch durch ihre geringere Größe als ein früher Vorfahr dieser neuen Spezies denkbar. Sicherlich ist *Gl. robiacensis* nach heutiger Kenntnis auf das Obereozän beschränkt und kommt nicht — wie von VOLLMAYR (1966) angenommen — auch noch im Oberoligozän vor.

Es ergibt sich somit, daß *Gliravus tenuis* und *Gl. bruijni* eine gemeinsame Entwicklungslinie im Mittel/Oberoligozän bilden, als deren frühe Ausgangsform *Gl. robiacensis* im Obereozän angesehen werden kann. Diese *robiacensis* → *tenuis* → *bruijni*-Reihe ist bei zunehmender Gebißgröße gekennzeichnet durch eine allmähliche Reduktion von Mesoconid und Mesolophid sowie des Hypoconus und Komplizierung des Schmelzmusters im Oberkiefergebiß bis zur Ausbildung von 2 Centrolophen.

Ein Wort sei noch zu dem von VIANEY-LIAUD (1969: 237, Tab.) als *Gl. aff. majori* aus Balm erwähnten Gliravinen nachgetragen. Wie sich Verf. in Basel überzeugen konnte, ist diese Form nur wenig größer als die Heimersheimer Spezies (Tab. 8). Die M sup. gehen allgemein durch Anlage von 2 Centrolophen und eines schwachen Hypoconus über das von der Typusspezies bekannte Bild hinaus. Sie gleichen in der Entwicklungshöhe etwa *Gliravus tenuis*, die M³ sind jedoch stärker reduziert. Die M inf. zeigen ein gegenüber *Gl. majori* schwächeres Mesoconid und Mesolophid. Verf. neigt wegen dieser Merkmale zu der Auffassung, daß der Balmer Gliravine näher mit der neuen Spezies aus dem Mainzer Becken in Beziehung steht als mit der Typusart. Eine Benennung als *Gliravus aff. tenuis* dürfte diesen Verhältnissen eher gerecht werden. Zu überprüfen wäre schließlich, was unter *Gl. aff. majori* aus St.-Martin-de-Castillon zu verstehen ist, nachdem diese von HUGUENEY (1971) vorläufig bekanntgemachte Fauna in der Zusammensetzung derjenigen von Heimersheim durchaus ähnlich zu sein scheint. Abb. 34 gibt eine stratigrafische Übersicht der wichtigsten *Gliravus*-Funde wieder. Sie zeigt gleichzeitig die möglichen phylogenetischen Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Spezies, wie sie sich nach der vorangegangenen Diskussion ergeben.

Zur Frage der Altersstellung von Heimersheim leistet *Gliravus tenuis* folgenden Beitrag: Als verhältnismäßig modernem Gliravinen kommt dieser neuen Spezies phylogenetisch eine Mittelstellung zwischen dem oberoligozänen *Gl. bruijni* und dem obereozänen *Gl. robiacensis* zu. Dabei sollte er stratigrafisch eher einem jüngeren Abschnitt des Oligozän angehören. Leider ist in diesem Punkt keine präzisere Aussage möglich. Zumindest spricht aber nichts gegen eine Einhängung von Heimersheim zwischen die Niveaus von Les Chapelins und Antoint, wie es die anderen Faunenelemente dieser Fundstelle nahelegen. Durch die von Verf. als *Gl. aff. tenuis* aus Balm verstandene Form rücken beide Lokalitäten allenfalls wieder etwas näher. Besseren Aufschluß über die einzelnen stratigrafischen Zusammenhänge läßt möglicherweise noch die Überprüfung von *Gl. aff. majori* aus St.-Martin-de-Castillon erwarten.

Pauthiac	?		?
Coderet	<i>bruijni</i> (22,23)		<i>majori</i> (24-27)
Boningen	?		
Antoingt	?		<i>majori</i> (26,27)
Heimersheim	<i>tenuis</i> (18)		<i>aff. majori</i> (15)
Les Chapelins	?		?
Montalban	<i>aff. tenuis</i> (13)		<i>aff. majori</i> (14-17)
Hoogbutsel	?	?	?
Frohnstetten	?	<i>cf. priscus</i> (12)	?
La Débruge	?	<i>priscus</i> (7-11)	<i>meridionalis</i> (10,11)
Euzet	<i>aff. robiacensis</i> (3-5)	<i>aff. priscus</i> (6)	<i>meridionalis</i> (4)
Robiac	<i>robiacensis</i> (1,2)	?	?

Abb. 34. Die Entwicklung und stratigrafische Verbreitung des Genus *Gliravus* STEHLIN & SCHAUB. — 1: Robiac S, 2: Robiac N, 3: Fons 1, 4: Fons 4, 5: Euzet, 6: Sosis, 7: La Débruge, 8: Montmartre, 9: Mormont-Enteroches, 10: Malpérié, 11: Perrière, 12: Nordshausen, 13: Balm, 14: Mège, 15: Mas-de-Got, 16: Pech-Crabit, 17: Montalban, 18: Heimersheim, 19: St.-Martin-de-Castillon, 20: Oensingen, 21: Quercy, 22: Coderet, 23: Rances, 24: Tal-Holz, 25: Steine-Berg II, 26: Gschwender Tobel, 27: Schleifmühle II. (Fundorte mit Schraffen sind säugerstratigrafisch nicht näher einzuordnen.)

1.3.4. Genus *Oligodyromys* n.g.

Familie Gliridae THOMAS, 1897

Unterfamilie Glirinae THOMAS, 1897

Gattung *Oligodyromys* n.g.

Typusspezies: *Oligodyromys planus* n.g., n.sp.

Diagnose (vorläufig mit der Artdiagnose identisch): Kleine bis mittelgroße Glirinae. Zahnkronen mit schwachem Kaufächenrelief. Unterkieferprämolaren und -molaren zweiwurzellig. Oberkieferprämolaren und -molaren dreiwurzellig.

M_{1,2} mit 7 Querjochen, von denen der vordere und hintere Zwischengrat am kürzesten sind. In der vorderen Zahnhälfte bilden Anterolophid, Metaconid und Centrolophid eine nach labial offene Schleife, welche den vorderen Zwischengrat und das

längere Metalophid umschließt. Letzteres ist vom Metaconid getrennt oder oberflächlich mit diesem verbunden. In der hinteren Zahnhälfte bilden Mesolophid, Entoconid und Posterolophid eine ebenfalls labiad offene Schleife, in deren Zentrum sich der hintere Zwischengrat befindet. Dieser hängt oberflächlich mit dem Entoconid zusammen. Meta- und Entoconid sind ebenso wie Proto-, Meso- und Hypoconid durch flache Mulden voneinander getrennt. Das Labialende des Anterolophid ist dem Protoconid stark angenähert.

P⁴ mit 5 Querjochen. Trigonum bei kürzerem vorderen Schenkel schräggerichtet. Vom Paraconus geht ein kräftiger — vorderer — Centroloph aus. Anteroloph mit Para- und Protoconus oberflächlich zusammenhängend oder von beiden getrennt. Posteroloph mit Metaloph über Metaconus und Protoconus eine geschlossene Schleife bildend.

M^{1/2} mit bis zu 8 Querjochen. Trigonum bei etwas kürzerem hinteren Schenkel meist schräg. Para- und Metaconus entsenden je einen vorderen bzw. hinteren Centroloph nach lingual. Dazu kommt ein hinterer oder vorderer Zwischengrat. Eine weitere akzessorische Querleiste liegt zwischen Antero- und Protoloph oder aber im hinteren Quertal zwischen Meta- und Posteroloph. Anteroloph meist von Proto- und Paraconus getrennt. Posteroloph überwiegend mit Meta- und Protoconus zusammenhängend.

M³ mit stark verkürztem rückwärtsgerichtetem hinterem Trigonumschenkel. Die in der Trigonumsenke befindlichen Centrolophe sind zu einem verschlungenen Schmelzgeflecht umgewandelt. Die randlichen Kauflächenstrukturen verbinden sich zu einem nahezu geschlossenen, die gesamte Kaufläche umgebenden Cingulum.

Differentialdiagnose (hier seien nur die wichtigsten, im Eo-, Oligo- und Miozän vorkommenden Genera erfaßt):

Oligodyromys ist von den beiden Gliravinen-Gattungen *Eogliravus* HARTENBERGER, 1971 und *Gliravus* STEHLIN & SCHAUB, 1951 durch das kompliziertere Schmelzmuster mit flacherem Kauflächenrelief bei insgesamt weniger deutlichem Höckerbau verschieden.

Von *Peridyromys* STEHLIN & SCHAUB, 1951 weicht das neue Genus ebenfalls durch seinen komplizierteren Bau und das schwächere Relief der Kauflächen ab. Bei den verschiedenen Formen dieser Gattung zeigen ferner die unteren Molaren und Prämolaren mehr schräg verlaufende Querjoche, die oberen Molaren eine deutlichere Trennung zwischen Anteroloph und vorderem Trigonumschenkel.

Zwischen *Oligodyromys* und *Miodyromys* KRETZOI, 1943 bestehen nahezu entsprechende Unterschiede. Diese Gattung weicht von *Peridyromys* lediglich durch den anderen Bau der Oberkiefermolaren ab: Proto- und Metaloph erreichen bei *Miodyromys* voneinander getrennt den lingualen Kauflächenrand.

Glirudinus DE BRUIJN, 1966 ist gegenüber *Oligodyromys* allgemein zierlicher gebaut und im Schmelzmuster auch überwiegend komplizierter. Bei den Unterkieferzähnen sind die Querjoche — mit $\pm 45^\circ$ zur Längsachse der Krone — auffallend schräggestellt. Die Oberkieferzähne unterscheiden sich durch einen besser vom vorderen Trigonumschenkel abgesetzten Anteroloph.

Von *Microdyromys* DE BRUIJN, 1966 weicht *Oligodyromys* durch seine einfacher strukturierten Kauflächen sowie die senkrecht zur Längsachse der Unterkiefermolaren stehenden Quergrate ab. Auf der Lingualseite der oberen Molaren dieser Gattung ist überwiegend eine enge Längsverbinding zwischen den einzelnen Querjochen zu beobachten, die bei dem neuen Genus ebenfalls nicht vorkommt.

Pseudodyromys DE BRUIJN, 1966 zeichnet sich gegenüber *Oligodyromys* durch ein einfacheres Schmelzmuster bei tieferem Kauflächenrelief aus. Das Trigonum der Maxillar-

zähne ist stärker schräggestellt und vom Anteroloph deutlicher abgesetzt. Die Mandibularmolaren zeigen labial deutlich nach vorn umbiegende Querjoche.

Bransatoglis HUGUENEY, 1967 unterscheidet sich von *Oligodyromys* durch seine bedeutende Größe und die zahlreich ausgebildeten akzessorischen Schmelzstrukturen, welche der Kaufläche ein unregelmäßiges und komplizierteres Aussehen verleihen.

Heteromyoxus DEHM, 1950 zeigt im Vergleich zu *Oligodyromys* zahlreiche, teilweise unterbrochene und gegenseitig durch kurze Längsgrate miteinander verbundene Transversaljoche, wodurch die Kauflächen ein vielgestaltiges Bild annehmen.

Eomuscardinus HARTENBERGER, 1966 läßt bei planen Kauflächen keine eigentlichen Höcker mehr erkennen. Die Quergrate sind ebenmäßiger ausgebildet als bei *Oligodyromys* (Mandibularmolaren), die Maxillarzähne weichen durch zahlreiche, eng aneinanderliegende parallele Schmelzleisten deutlich ab.

Wesentlich größer als *Oligodyromys* sind die Gattungen *Myoglis* BAUDELLOT, 1965, *Paraglis* BAUDELLOT, 1970 und *Pentaglis* KRETZOI, 1943. *Myoglis* erinnert in der Ebenheit seiner Kauflächen an *Eomuscardinus*, ist strukturell aber etwas einfacher gebaut. Im Gegensatz hierzu zeigt *Paraglis* deutlich konkave Kauflächen. Bei den Mandibularmolaren der letzteren Gattung ist die Verbindung Metalophid-Mesoconid sehr weit fortgeschritten. Das Kauflächengepräge von *Pentaglis* ist demjenigen der anderen beiden Genera im Ganzen recht ähnlich.

Namengebung: *Oligodyromys* wegen des oligozänen Alters dieses evoluierten Gliriden.

Bemerkungen. — Das neue Genus *Oligodyromys* aus dem Grenzbereich Mittel-/Oberoligozän weicht nach der vorstehend gestellten Diagnose deutlich von den bisher bekannten Glirinen aus anderen Fundlokalitäten des Oligo- und Miozäns ab. Wie weiter unten bei der Beschreibung dieser bisher monospezifischen Gattung im einzelnen noch gezeigt wird, liegt mit *Oligodyromys planus* in Heimersheim ein Nager vor, dessen für diesen Zeitabschnitt ungewöhnlich kompliziertes Kauflächenbild eine generische Abtrennung von den übrigen Glirinen in vollem Umfang rechtfertigt.

1.3.4.1. *Oligodyromys planus* n.g., n.sp.

1954 *Peridyromys* sp. — TOBIEN, Eine stampische Kleinsäugerfauna: 565

1966 *Peridyromys* ? nov.sp.B — VOLLMAYR, Oberoligozäne Gliriidae: 90, 94.

1969 *Peridyromys* ? sp. — VIANEY-LIAUD, Rongeurs de l'Oligocène moyen: 228

Diagnose: Vorläufig identisch mit der Gattungsdiagnose.

Holotypus: Rechter, wenig usierter $M_{1/2}$ (HLM/Hhm.404, Sammlung Hessisches Landesmuseum Darmstadt). Maße: 1,13/1,20 mm. Abb.36a.

Typuslokalität: Weinberg KÖHLER, ca. 400 m NW Ortsmitte von Heimersheim (Bl.6214 Alzey, R 34 33 990, H 55 14 840) bei Alzey (Rheinhausen).

Stratum typicum: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: 5 $M_{1/2}$. — 3 P^4 , 5 $M^{1/2}$, 1 M^3 .

Maße (in mm, s. auch Abb.35):

Typ	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.
$M_{1/2}$	4	1,11	1,12	1,14	1,07	1,13	1,20
P^4	3	0,83	0,85	0,88	1,05	1,07	1,09
$M^{1/2}$	5	1,02	1,06	1,11	1,23	1,29	1,39
M^3	1	—	0,91	—	—	1,12	—

Namengebung: *planus* (lat.) = flach, eben. Wegen des schwachen Reliefs der Kauflächenstrukturen im Unter- und Oberkiefergebiß.

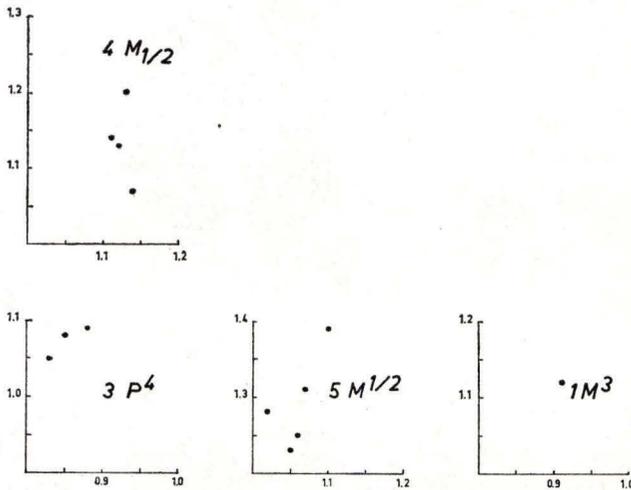


Abb. 35. *Oligodyromys planus* n. g., n. sp. von Heimersheim.
Längen/Breiten-Diagramm der Mandibular- (oben) und Maxillarzähne (unten).

1.3.4.1.1. Beschreibung des Materials

Unterkiefergebiß. — Bei den insgesamt vorliegenden 5 Molaren lassen sich einzelne Zahntypen nicht differenzieren. Es kann lediglich ausgeschlossen werden, daß sich M_3 darunter befinden. Zwar zeigt das Typusexemplar (HLM/Hhm.404, Abb.36a) eine etwas verschälerte und leicht zugerundete Hinterpartie, auch fehlt hier eine Druckmarke an der Kronenwand, was insgesamt für einen dritten Molaren sprechen könnte. Allerdings ist das Fehlen oder Vorhandensein einer solchen Facette kein zuverlässiges Kriterium. Darüber hinaus entspricht die Breitenreduktion dieses Zahnes nicht dem sonst bei M_3 üblichen Umfang, so daß es sich wohl um einen $M_{1/2}$ handeln dürfte.

Die 5 Molaren haben allgemein rechteckigen bis subquadratischen Umriß. Ihre Kaufläche weist 7 Querjoch unterschiedlicher Stärke auf. Dominierend sind vier kräftige Grate, nämlich Antero-, Meta-, Meso- und Posterolophid. Verhältnismäßig schwach sind der vordere und hintere Zwischengrat angelegt, während das Centrolophid in seiner Ausbildung den vier Hauptjochen schon sehr nahekommen kann. Letztere enden labial in vier etwa gleichwertigen, auf einer Linie stehenden Höckern. Allenfalls ist das Labialende des Anterolophid etwas weniger aufgetrieben. Anterolophid, Metaconid und Centrolophid bilden eine vordere, labiad offene Schleife mit einem breiten längsgerichteten Balken im Bereich des Metaconid. Im Lumen dieser Schleife liegt isoliert der kurze vordere Zwischengrat; das längere Metalophid kann das Metaconid oberflächlich anzapfen, endet meist aber kurz vorher. Dieser Höcker überragt die gesamte Kaufläche. Eine hintere, labiad offene Schleife wird durch Mesolophid, Entoconid und Posterolophid gebildet. Der in ihrem Lumen befindliche hintere Zwischengrat ist meist schwach mit dem Entoconid bzw. dem unmittelbar dahinter liegenden Abschnitt verbunden.

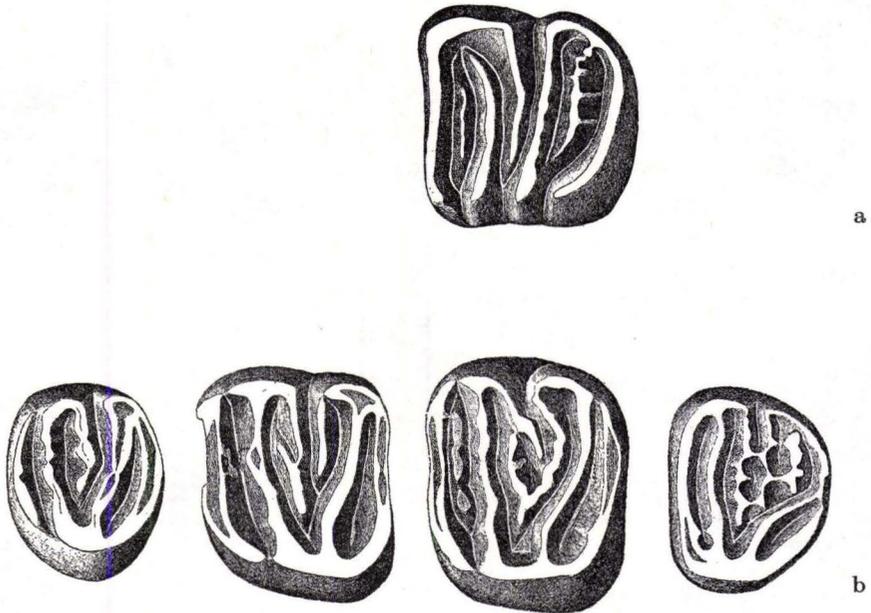


Abb. 36. *Oligodyromys planus* n.g., n.sp. von Heimersheim. $\times 25$.

- a) $M_{1/2}$ (? M_2) inf. sin.: HLM/Hhm. 404 (invers) — Holotypus.
 b) P^4 — M^3 sup. sin. (zusammengestellt). P^4 : HLM/Hhm. 393 (invers), M^1 (?): HLM/Hhm. 331 (invers), M^2 (?): PIM/P 366, M^3 : HLM/Hhm. 363 (invers).

Die Zahnkronen werden von zwei Wurzeln getragen, wobei die Vorderwurzel eine sich nach unten verbreiternde Furche erkennen läßt, ohne daß allerdings von einer wirklichen Aufspaltung gesprochen werden kann.

Oberkiefergebiß. — Die 3 überlieferten P^4 sind wesentlich kleiner als die Molaren und von diesen auch durch einen mehr ovalen Kronenumriß schon auf den ersten Blick verschieden (Abb. 36 b, HLM/Hhm. 393). Ihre Kaufläche zeigt 5 Querjoche. Das Trigonum — mit verkürztem vorderen Schenkel — ist schmal. In seinem Lumen greift ein labial vom Paraconus ausgehender vorderer Centroloph in die zentrale Senke ein. Der kurze Anteroloph ist an seinen Enden von Para- und Protoconus getrennt oder nur oberflächlich mit diesen verbunden. Posteroloph und hinterer Trigonumschenkel vereinigen sich zu einer geschlossenen Schleife. Ihr hinter dem Protoconus liegender Abschnitt kann verbreitert sein und einen — bei primitiveren Gliriden häufigen — Hypoconus andeuten. Die Zahnkronen haben wie bei den Molaren drei Wurzeln, von denen die beiden äußeren nur sehr schwach sind.

Unter den Molaren sind M^1 und M^2 (Abb. 36 b, HLM/Hhm. 331; PIM/P 366) nicht klar auseinanderzuhalten. Die Zähne haben subquadratischen bis schwach rechteckigen Umriß und sind deutlich breiter als lang. Im Trigonum, dessen vorderer Schenkel länger und nach vorn leicht konvex gebogen ist, sind ein vorderer und ein hinterer Centroloph ausgebildet, die von Para- bzw. Metaconus ihren Ausgang nehmen.

Beide Elemente vereinigen sich nur in einem Fall zu einer Schleife, um so innerhalb des Trigonumlumens ein zweites, kleineres V zu bilden (dadurch erhält die Kaufläche dieses Molaren einen ungewöhnlich hohen Symmetriegrad, der noch zusätzlich durch ein winziges Schmelzhöckerchen als Mittelpunkt dieses Doppel-V unterstrichen wird). Bei den übrigen 4 $M^{1/2}$ ist die Anordnung dieser zentralen Strukturen jedoch unregelmäßiger. Hier endet der kurze hintere Centroloph frei, ohne die Mitte der Kaufläche zu erreichen. Der vordere Centroloph ist bei 2 $M^{1/2}$ dagegen wesentlich länger und an seinem Lingualende mit einer dritten Schmelzleiste verbunden, die sich labiad in den Bereich zwischen hinterem Centroloph und hinterem Trigonumschenkel einschiebt, um noch kurz vor dem Metaconus wieder auszulaufen. Bei anderen Molaren lehnt sich der relativ kurze vordere Centroloph einer schräggerichteten Schmelzleiste an, die sich als vorderer Zwischengrat in den Bereich zwischen Protoloph und vorderem Centroloph einschiebt wie bei PIM/P 366. Der lange Anteroloph am Vorderrand der Kaufläche ist an seinen Endigungen von Para- und Protoconus durch flache Täler getrennt und nur in einem Fall deutlich mit dem Protoconus verbunden. Im vorderen Quertal zwischen Antero- und Protoloph liegt bei drei Molaren ein kurzer akzessorischer Schmelzgrat oder zumindest die Andeutung davon. Der Posteroloph ist gegenüber dem Anteroloph kürzer und meist mit Meta- und Protoconus verbunden (eine Trennung von beiden Hügeln nur bei PIM/P 366). Dieser — als linkes Exemplar abgebildete — Zahn ist in seiner Seitenbestimmung insofern problematisch, als er sich im Verhalten von Vorder- und Hintercingulum eher als linker Molar erweist, im Verlauf des Trigonums und der in seinem Lumen ausgebildeten Schmelzstrukturen dagegen mehr wie ein rechter $M^{1/2}$ wirkt.

Der einzige vorliegende M^3 (HLM/Hhm. 363, Abb. 36 b) ist gegenüber den $M^{1/2}$ weniger breit und im Hinterabschnitt zugerundet. Das Trigonum hat seine charakteristische Ausbildung verloren. Der noch kräftige vordere Schenkel bildet zusammen mit dem Anteroloph eine über Proto- und Paraconus zusammenhängende geschlossene Schleife. Sein schwacher hinterer Schenkel ist rückwärts gestellt und mit dem Posteroloph verbunden. Im Trigonumlumen sind die einzelnen Strukturen zu einem unregelmäßigen Schmelzgeflecht umgewandelt. Der Metaconus hat morphologisch seine Eigenständigkeit aufgegeben und ist in das flache, schmale Schlußcingulum eingegangen. Spuren eines Hypoconus fehlen.

Morphologie der Zahnkrone. — Hier seien, um nur die wichtigsten Merkmale zu erfassen, lediglich die $M^{1/2}$ des Unter- und Oberkiefergebisses betrachtet.

Wie der in Abb. 37 a dargestellte Mandibularmolar zeigt (Profilansicht von labial), bilden Proto-, Meso- und Hypoconid drei klar gegeneinander abgegrenzte Höcker. Dazu kommt am vorderen Zahnrand die immer noch deutliche Anschwellung des labialen Anterolophid-Endes. Im Hintergrund erhebt sich über die Kaufläche das breite Metaconid, von welchem labiad Vordercingulum, Meta- und Centrolophid abzweigen.

Hinten anschließend folgt das spitzige Entoconid, vom Metaconid durch einen Taleinschnitt getrennt. Die beiden Profilansichten von vorn und hinten veranschaulichen die sanfte Konkavität der Kaufläche. Rechts wird der tiefe Taleinschnitt sichtbar, welcher die beiden Innenhöcker voneinander trennt. Insgesamt erkennt man in der Abbildung zwei engständige Wurzeln, die sich bereits weit unter der Kronenbasis zu

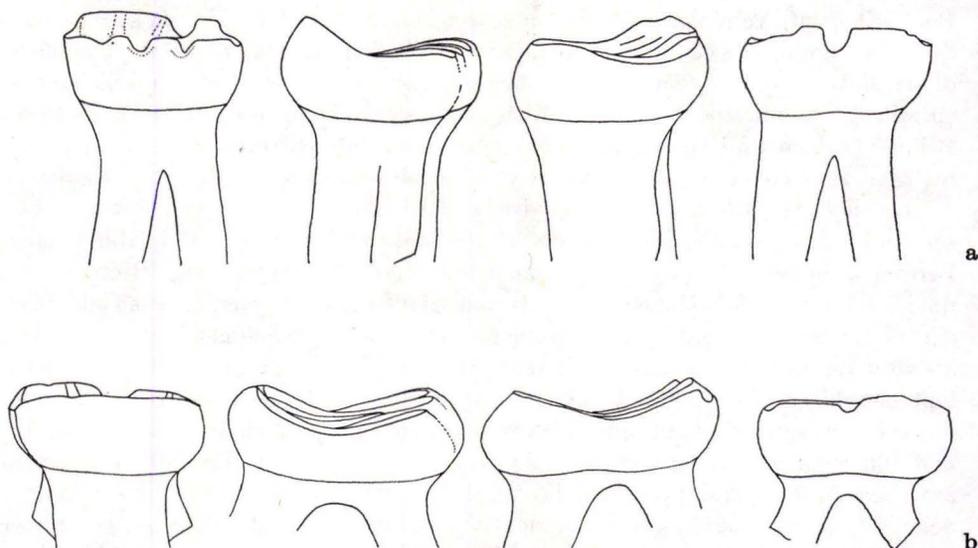


Abb. 37. *Oligodyromys planus* n. g., n. sp. von Heimersheim. $\times 25$.

Mandibular- und Maxillarmolaren in Profilsicht. Links: von labial (inf.) bzw. lingual (sup.). Mitte links: von vorn. Mitte rechts: von hinten. Rechts: von lingual (inf.) bzw. labial (sup.).

a) $M_{1/2}$ inf. sin.: HLM/Hhm. 342.

b) $M_{1/2}$ sup. sin.: PIM/P 366 (invers).

einem gemeinsamen Stamm vereinigen — wobei die Vorderwurzel eine deutliche Furchung aufweist.

Die Unterschiede der $M_{1/2}$ gegenüber den Mandibularmolaren des Heimersheimer *Gliravus* sind offensichtlich. Das Kauflächenrelief ist mehr ausgeglichen, dem spitzigen *Gliravus*-Metaconid steht hier eine lange längsgerichtete Schmelzkannte gegenüber. Labial bilden das Anterolophidende und das Mesoconid den beiden Haupthöckern nahezu gleichwertige Hügel, während bei *Gliravus* am Außenrand der Zahnkrone Proto- und Hypoconid absolut dominieren. Im übrigen sind bei den *Oligodyromys*-Zähnen nur zwei Wurzeln ausgebildet.

Der $M_{1/2}$ (Abb. 37 b) läßt in der Ansicht von lingual einen breiten und flachen Protoconus erkennen, dem Antero- und Posteroloph eng anliegen. Im Hintergrund erheben sich schwach über die Kaufläche Para- und Metaconus, welche durch einen flachen Taleinschnitt voneinander getrennt sind. Die Profile von vorn und hinten zeigen eine breite, tellerförmige Zahnkrone mit deutlicher Konkavität der Kaufläche. Antero- und Posteroloph liegen auf gleicher Höhe wie die übrigen Querstrukturen. In der Ansicht von labial kommt die flache Eindellung zwischen den beiden Außenhöckern zum Ausdruck. Hier wird auch deutlich, daß die beiden stark divergierenden Wurzeläste unter der äußeren Kronenpartie nur recht schwach ausgebildet sind. Gegenüber entsprechenden *Gliravus*-Molaren sind die vorliegenden $M_{1/2}$ in der Zahnkrone breiter, das Kauflächenrelief ist ausgeglichener. Vorder- und Hintercingulum liegen nicht tiefer wie bei *Gliravus* sondern mit der übrigen Kaufläche etwa auf gleicher Ebene.

1.3.4.1.2. Beziehungen und Vergleiche

In der Ausbildung seines Gebisses weicht der soeben beschriebene neue Gliride von bisher im Oligozän und Miozän bekannten Formen deutlich ab. Morphologisch am nächsten dürfte noch das Genus *Peridyromys* stehen, wie es von STEHLIN & SCHAUB charakterisiert worden war. *Peridyromys* galt bisher als der einzige bereits im Unteroligozän auftretende Glirine, der über einen längeren Zeitraum noch mit den ursprünglicheren Gliravinae zusammen lebte.

Diese Gattung kommt in Ablagerungen zwischen dem oberen Unteroligozän bis zum Unterpliozän vor. Dabei bleibt hier die Tatsache unberücksichtigt, daß *Peridyromys* bei DE BRUIJN, DAWSON & MEIN (1970) wegen weitgehender Übereinstimmung der Typusgebisse mit dem rezenten Genus *Myomimus* OGNEV, 1924 in Synonymie gestellt wird. Die mit einer solchen Gleichstellung zusammenhängenden Fragen paläontologischer und nomenklatorischer Art sind so komplex, daß sie erst noch einer gesonderten Klärung bedürfen.

Die älteste Spezies von *Peridyromys* ist *P. micio* MISONNE, 1957, aus dem oberen Unteroligozän von Hoogbutsel (Niveau von Hoogbutsel). Aus dem unteren Mitteloligozän von Pech-Crabit/Quercy (Niveau von Montalban) stellte VIANEY-LIAUD (1969) einen isolierten M_2 zu *Peridyromys* sp. Bei dem von TOBIEN (1954) vorläufig unter *Peridyromys* sp. rubrizierten entsprechenden Heimersheimer Material handelt es sich insgesamt um Gebißreste von *Oligodyromys planus*. Aus verschiedenen oberoligozänen Lokalitäten (La Mine-des-Roys, La Colombière, St.-Victor-la-Coste und Coderet) Frankreichs und der Westschweiz (Rances, La Fabrique und Vaux — diese Fundstellen wurden 1972 von HUGUENEY & KISSLING bekanntgemacht), die insgesamt dem Niveau von Coderet angehören, wurde *P. murinus* (POMEL, 1853) beschrieben. Auch in das Oberoligozän zu stellen sind die süddeutschen Molassefundstellen Schleifmühle I, Schindelwies-Graben und Gschwender Tobel, aus denen VOLLMAYR (1966) Einzelzähne von *Peridyromys?* nov. sp. B angab.

P. murinus kommt weiterhin in einer Reihe von Lokalitäten des älteren Miozäns vor: Paulhiac (Niveau von Paulhiac), Langy, Montaigu-le-Blin, Laugnac, Bouzigues, Ravolzhausen, Budenheim, Frankfurt-Nordbassin und Niederräder Schleusen-kammer (insgesamt Niveau von Laugnac). Zu erwähnen sind hier noch die beiden von DEHM (1950) aus Wintershof-West als „*Dryomys*“ *gregarius* und „*Dryomys*“ *murinus* beschriebenen Nager, welche ebenfalls dem *murinus*-Formenkreis angehören und altersmäßig in einen höheren Abschnitt des Niveaus von Laugnac eingeordnet werden müssen.

Neben *P. murinus* kommen im gleichen Niveau noch *P. brailloni* (THALER, 1966 — Bouzigues, Laugnac, Frankfurt-Nordbassin) und *P. prosper* THALER, 1966 (Bouzigues) vor. Aus dem mittleren Miozän von Spanien (Ateca I und III, Villafeliche IIa/ Provinz Zaragoza) machte DE BRUIJN (1966) weiterhin Reste der Typusspezies *P. murinus* bekannt. Diese Fundstellen dürften etwa dem Niveau von Sansan zuzurechnen sein.

Die jüngsten Vertreter des Genus schließlich, *P. dehmi* DE BRUIJN, 1966 und *P. multicrostatatus* DE BRUIJN, 1966 stammen aus der spanischen Unterpliozänlokalität Pedregueras (Vallesien, Niveau von Sabadell).

Damit zeigt die Gattung *Peridyromys* neben einer beachtlichen stratigrafischen Verbreitung einen relativen Formenreichtum, der sich besonders im älteren Miozän dokumentiert. Hier ist vor allem die Spezies *P. murinus* in den verschiedenen Fundstellen einer der am häufigsten anzutreffenden Nager.

In Tab. 9 sind die mittleren Zahngrößen der einzelnen Formen den Heimersheimer Maßen gegenübergestellt. Daraus lassen sich folgende Verhältnisse ablesen:

Die Gruppe der zu *P. murinus* gestellten Formen zeigt metrisch eine relative Schwankungsbreite. Etwa einheitliche Größe haben hier die Gebisse aus St.-Victor, Coderet, Paulhiac, Montaigu und Bouzigues, welche durchweg kleiner sind als das Material von *Oligodyromys planus*. Etwa gleichgroß mit diesem ist dagegen *P. murinus* aus Ravolzhausen. Die Formen aus dem Nordbassin bzw. der Niederräder Schleusenkammer (STEPHAN-HARTL 1972) sind wiederum teilweise sogar deutlich größer als die Art aus Heimersheim. Wesentlich größer sind im übrigen auch die in der vorliegenden Tabelle nicht erfaßten Gebißreste von „*Dryomys*“ *murinus* aus Wintershof-West.

Unter den anderen Arten haben *P. micio* und *P. brailloni* (Laugnac) im Mittel gleiche Abmessungen wie *Oligodyromys planus*. Größer ist der spanische *P. multicrostus*, deutlich kleiner sind *P. dehmi* und *P. occitanus*.

Oligodyromys planus ist danach als eine etwa mittelgroße Form zu bezeichnen. Nachstehend sollen nun die zwischen ihr und den *Peridyromys*-Arten bestehenden morphologischen Unterschiede behandelt werden.

Die miozäne Typusspezies *P. murinus* aus Montaigu-le-Blin weicht schon oberflächlich durch das stärkere Kauflächenrelief mit seinen schärfer modellierten Quergraten und tieferen Tälern von der Heimersheimer Form ab. Im Mandibulargebiß haben darüber hinaus die $M^{1/2}$ mehr rechteckigen Umriß, ihre Schmelzjoche sind deutlich schräg nach vorn gerichtet, die Zahnkronen zeigen allgemein einen einfacheren Aufbau. So sind im wesentlichen nur die 4 schon von *Gliravus* bekannten Hauptgrate (Antero-, Meta-, Meso- und Posterolophid) festzustellen, zu denen sich lediglich noch ein schwaches Centrolophid gesellt. Damit werden die Unterkiefermolaren (und -prämolaren) aus Montaigu durch insgesamt 5 Querjoche charakterisiert, während *Oligodyromys planus* konstant 7 solcher Strukturen aufweist. Bei den $M^{1/2}$ ist das Trigonum mehr schräggestellt und bei schmalerem Protoconus stärker v-förmig angelegt. Auch hier zeigen die Kauflächen einen einfacheren Bau: Im Lumen des Trigonums befinden sich nur ein vorderer und ein hinterer Centroloph. Ein weiterer Zwischengrat fehlt im Trigonum ebenso wie ein akzessorischer vorderster bzw. hinterster Zwischengrat. Damit sind aber insgesamt nur 6 Querjoche ausgebildet (im Gegensatz zu 8 Querjochen bei den $M^{1/2}$ von *Oligodyromys planus*). Im übrigen enden bei den oberen Molaren von *P. murinus* Antero- und Posteroloph labial stets frei, lingual wird das Vordercingulum durch einen tiefen Graben vom Protoconus getrennt. Ebenfalls einfacher strukturiert sind die P^4 aus Montaigu-le-Blin. Sie lassen einen vorderen bzw. hinteren Centroloph vermissen. *P. murinus* aus den oberoligozänen Fundstellen ist nach HUGUENEY (1968, 1969) von der Form aus Montaigu nicht sehr verschieden, durch Ausbildung eines hinteren Zwischengrats bei den unteren Molaren und eines vorderen Zwischengrats im Trigonum der oberen Molaren und Prämolaren (hier handelt es sich wohl um eine als Centroloph zu deutende Struktur) aber etwas kompli-

Tab. 9. Vergleichsmaße der verschiedenen *Peridyromys*-Spezies; Mittelwerte (in mm) zusammengestellt nach DE BRUIJN (1966 — Pedregueras), DE BONIS (1970 — Paulhiac, Lagnac), HUGUENEY (1968 — St.-Victor, Montaigu/1969 — Coderet), MISONNE (1957 — Hoogbutsel), STEPHAN-HARTL (1972 — Frankfurt Nordbassin, Niederräder Schleusen-kammer), THALER (1966 — Bouzigues), TOBIEN (1960 — Ravolzhausen), VIANEY-LAUD (1969 — Pech-Crabit) und VOLLMAYR (1966 — Schleifmühle I, Schindelwies-Graben)

Spezies/Lokalität	P ₄	M ₁	M ₂	M ₃	P ⁴	M ^{1/2}	M ²
<i>murinus</i>							
St.-Victor-la-C.	0,67/0,65		0,99/0,96	0,88/0,87	0,60/0,65	0,94/1,06	0,80/0,96
Coderet	0,66/0,67		1,01/0,96	0,86/0,89	0,62/0,74	0,99/1,06	0,75/1,00
Paulhiac	0,61/0,61		0,97/0,98	0,88/0,88	0,67/0,85	0,96/1,09	0,78/1,02
Montaigu	0,69/0,67		1,01/0,93	0,88/0,88	0,70/0,81	0,98/1,11	0,81/0,94
Bouzigues	—/—		0,90/0,60	—/—	—/—	—/—	0,85/0,75
Ravolzhausen	—/—		1,15/1,10	1,10/1,02	0,84/1,00	1,07/1,24	0,86/1,10
Nordbassin	0,84/0,78		—/—	1,05/0,99	—/—	1,24/1,39	—/—
Niederräder Schl.	—/—		1,35/1,23	—/—	—/—	0,81/1,14	0,81/1,14
<i>occitanus</i>							
Lagnac	0,71/0,61		0,98/0,91	0,86/0,83	0,67/0,75	0,94/1,05	0,75/0,82
<i>brailloni</i>							
Lagnac	0,93/0,82		1,20/1,08	1,07/1,01	0,80/0,96	1,19/1,30	0,90/1,10
Nordbassin	—/—		1,35/1,32	—/—	—/—	—/—	—/—
<i>micio</i>							
Hoogbutsel	0,90/0,80	1,00/1,00	1,15/1,20	1,10/1,16	—/—	0,98/1,10	1,00/1,20
<i>multicrestatus</i>							
Pedregueras	0,83/0,86	1,21/1,18	1,14/1,22	0,97/0,99	0,71/0,91	1,09/1,31	0,87/1,23
<i>dehmi</i>							
Pedregueras	0,63/0,64	0,98/0,92	0,98/0,95	0,83/0,83	0,67/0,84	0,91/0,99	0,76/0,96
<i>Peridyromys</i> sp.							
Pech-Crabit	—/—	—/—	0,98/0,99	—/—	—/—	—/—	—/—
Schleifmühle I	—/—	—/—	—/—	1,04/1,04	—/—	—/—	—/—
Schindelwies-Gr.	0,93/0,92		1,12/1,21	1,07/1,08	—/—	1,10/1,18	—/—
<i>Oligodyromys planus</i>							
Heimersheim	—/—		1,12/1,13	—/—	0,85/1,07	1,06/1,29	0,91/1,12

zierter. Damit wird allerdings noch immer nicht das differenzierte Schmelzmuster von *Oligodyromys planus* erreicht. HUGUENEY (1969: 139) nimmt an, daß sich die Evolution der Spezies *murinus* bei etwa gleichbleibender Größe vom Oberoligozän bis zum Untermiozän unter fortschreitender Rückbildung dieses akzessorischen Zwischengrätchens im Mandibular- und Maxillargebiß vollzieht.

Dem widerspricht der von TOBIEN (1960) an *P. murinus* aus Ravolzhausen festgestellte Befund. Diese wahrscheinlich im mittleren Abschnitt des Niveaus von Lagnac liegende und damit gegenüber Montaigu (unterer Abschnitt dieses Niveaus) jüngere Fundstelle hat einige Zähne geliefert, die im Unterkiefer 2 akzessorische Schmelzgrate aufweisen und im Oberkiefer zwischen Protoloph und vorderem Centroloph im Trigonum ein zusätzliches Grätchen zeigen (TOBIEN 1960, Taf. 1 Fig. 2—4). Sie erinnern damit durchaus an Molaren des gegenüber dem oberoligozänen *P. murinus* komplizierter gebauten *Oligodyromys planus*. In ihrem Gesamtgepräge allerdings (tieferes Kauflächenrelief, mehr v-förmiger Trigonumschenkel, deutlich vom Protoconus getrennter Anteroloph, Antero- und Metalophid labial miteinander verbunden) sind sie wiederum anderen *murinus*-Formen nicht unähnlich. So besteht nach STEPHAN-HARTL (1972: 49 ff. und 79) recht gute morphologische Übereinstimmung mit *P. muri-*

nus aus dem Nordbassin, der Niederräder Schleusenammer und Wintershof-West. Ähnlich sind nach TOBIEN (1960: 13) auch Funde aus Budenheim und Großkarben (letztere Lokalität gehört dem oberen Oligozän an). Wahrscheinlich bilden die einzelnen Formen aus den genannten west- und süddeutschen Lokalitäten des unteren Miozäns eine engere Gruppe, die sich von den etwa gleichalten französischen Belegen der Art *P. murinus* durch etwas komplizierter strukturierte Zahnkronen unterscheidet. Mit der neuen Heimersheimer Spezies zeigt diese Gruppe gewisse Übereinstimmungen in der Ausbildung der Molarenkauffläche, doch schließt der wesentlich kleinere (Ausnahme: Ravolzhausen) und zierlicher gebaute *Oligodyromys planus* mit seinem insgesamt abweichenden Gepräge eine spezifische Gleichstellung mit Sicherheit aus.

In der Aquitaine geht nach DE BONIS (1970: 65) aus *P. murinus* (Niveau von Paulhiac) *P. occitanus* BAUDELLOT & DE BONIS, 1966 (Niveau von Laugnac) hervor. Diese Art ist gegenüber der ersteren durch ein etwas evoluiertes Schmelzmuster (nahezu konstantes Auftreten von 2 Centrolophen bei den oberen Molaren, generell bestehender Kontakt zwischen Metalophid und Metaconid bei den unteren Molaren, insgesamt schwächere Höcker) und allenfalls ein wenig geringere Abmessungen nur unwesentlich verschieden. Nachdem *P. murinus* aus Paulhiac gut mit der Typusspezies aus Montaignu übereinstimmt, gelten für den Vergleich zwischen *P. occitanus* und *Oligodyromys planus* die entsprechenden, schon weiter vorn aufgeführten Unterschiede.

Zusammen mit *P. occitanus* wurde von DE BONIS (1970) aus Laugnac eine weitere Form, *P. brailloni* (THALER, 1966), beschrieben. THALER hatte (1966) diese Art unter dem Namen „*Dryomys*“ *brailloni* neben *P. murinus* und *P. prosper* aus der mit Laugnac etwa gleichalten Fundstellen Bouzigues bekanntgemacht. *P. brailloni* — metrisch ungefähr im Größenbereich von *Oligodyromys planus* liegend — ist deutlich größer als *P. occitanus* und liegt in den Abmessungen auch noch über *P. prosper* THALER, 1966. Strukturell weist diese Art alle Elemente der Heimersheimer Form auf, allerdings sind die Zähne von *Oligodyromys planus* zierlicher gebaut. Ihr Kaufflächenrelief ist ausgeglichener, die Querstrukturen liegen enger aneinander. Sie lassen ferner im Unterkiefer die labiale Umbiegung der Schmelzjoche nach vorn vermissen, die für *P. brailloni* kennzeichnend ist. Bei den oberen Molaren dieser Art ist der Anteroloph — wie auch bei *P. murinus* — stärker vom vorderen Trigonumschenkel abgesetzt. *P. brailloni* zeigt gegenüber *Oligodyromys planus* etwa ähnliche Unterschiede wie *P. murinus* aus Ravolzhausen — einer Form, die der Art aus Laugnac und Bouzigues im übrigen morphologisch näherzustehen scheint als den französischen, etwa gleichalten Resten der Typusspezies *P. murinus*. Deutlich größer als Zähne von Laugnac sind die bei STEPHAN-HARTL (1972: 51, Taf. 13 Fig. 4—5) beschriebenen und abgebildeten beiden $M_{1/2}$ und $M^{1/2}$ von *P. brailloni* aus dem Frankfurter Nordbassin. In der Anlage der einzelnen Schmelzgrate entsprechen sie jedoch vollkommen dem französischen Material.

Hinsichtlich *P. prosper* ist es nach DE BONIS (1970: 77) fraglich, ob diese gleichzeitig in Bouzigues mit *P. brailloni* vorkommende Spezies wirklich von letzterer abgetrennt werden kann, da beide Formen sich praktisch nur durch etwas andere Abmessungen unterscheiden.

Von den beiden unterpliozänen Spezies *P. dehmi* DE BRUIJN, 1966 und *P. multicrestatus* DE BRUIJN, 1966 aus Pedregueras (Niveau von Sabadell) ist erstere mit der

Typusart *P. murinus* aus Montaigu-le-Blin nach DE BRUIJN (1966: 7) in den oberen Backenzähnen identisch, womit sich die weiter vorn schon angeführten Unterschiede zu *Oligodyromys planus* ergeben. Die Mandibularzähne von *P. dehmi* weisen im Unterschied zu dem Heimersheimer Material 6 Querjoche auf und zeigen im übrigen auch 3 Wurzeln. Eine nähere Verwandtschaft zwischen beiden Formen kommt nicht in Betracht. *P. multicrestatus* ist praktisch als einzige *Peridyromys*-Spezies in der Zahnkrone wirklich komplizierter gebaut als *Oligodyromys planus*. Ihre $M_{1/2}$ haben bis zu 9 Querjoche, die allgemein auch wulstiger und kräftiger entwickelt sind. Auffallend ist ein stark betontes Mesoconid sowie eine Verbindung zwischen Protoconid und Metalophid und teilweise zwischen Centrolophid und Mesoconid. Auch die $M^{1/2}$ gehen mit 9 Quergraten über die Verhältnisse bei *Oligodyromys planus* hinaus. Der Anteroloph ist stets vom Protoconus getrennt. Obwohl *P. multicrestatus* in seinem Gesamtgepräge (Umriß der Zahnkronen, schwächeres Relief der Kauflächen) gewisse Ähnlichkeiten mit der Heimersheimer Spezies zeigt, sind doch die strukturellen Unterschiede so beträchtlich, daß irgendeine nähere Beziehung zwischen beiden Formen nicht anzunehmen ist.

Im folgenden werden die bisher nicht besprochenen einzelnen oligozänen *Peridyromys*-Reste behandelt.

Der mit *Oligodyromys planus* etwa gleichgroße *P. micio* MISONNE, 1957 aus Hoogbutsel (Niveau von Hoogbutsel) hat durchaus ähnlich gebaute Unterkiefermolaren. Die beiden Zwischengrätchen und das Centrolophid sind jedoch kürzer, das Schmelzrelief tiefer. Auch die Kaufläche der Maxillarmolaren ist im Relief deutlich ausgeprägter, im übrigen aber einfacher strukturiert. Hier fehlen die in Heimersheim über die Centrolophide hinaus vorhandenen akzessorischen Zwischengrate. Diese Zähne sind im Umriß mehr quadratisch und relativ länger. Antero- und Posteroloph haben größeren Abstand von den beiden Trigonumschenkeln und sind auf der Lingualseite deutlich vom Protoconus getrennt. *P. micio* erinnert darin noch etwas an *Gliravus*, weist aber alle Merkmale auf, die eine Zuordnung zum Genus *Peridyromys* rechtfertigen. Durch die genannten Unterschiede wird eine spezifische Übereinstimmung mit *Oligodyromys planus* ausgeschlossen.

Der M_2 dext. von *Peridyromys* sp. aus Pech-Crabit (VIANEY-LIAUD 1969: 228, Fig. XII, 1) ist mit entsprechenden Heimersheimer Molaren strukturell identisch, wenn auch etwas kleiner. Auch die Gebißreste aus den süddeutschen Oberoligozänfundstellen Schleifmühle I und Schindelwies-Graben lassen gegenüber unserer Spezies keine wesentlichen Unterschiede erkennen. VOLLMAYR (1966: 90) stellte für diese als *Perdyromys?* nov. sp. B bekannte Form die folgende Diagnose: „Mit ähnlichem Kronenrelief wie bei *Peridyromys? praemurinus* (FREUDENBERG), jedoch deutlich größer, mit etwas stärker konkaver Kronenoberfläche und mit relativ feinerem Schmelzrelief als dieser“. Nun wird heute die FREUDENBERGSCHE Spezies zur Gattung *Glirudinus* gestellt, mit welcher die oberbayerische Form nichts zu tun hat. Die Zähne gehören vielmehr ganz eindeutig einem „*Peridyromys*“ an, welcher der Heimersheimer Art äußerst ähnlich ist.

Der linke $M_{1/2}$ (Nr. 1951 XXIII 12, Taf. 8 Fig. 11) vom Schindelwies-Graben ist bei gleicher Länge etwas breiter als entsprechende Molaren von *Oligodyromys planus*. Sein Centrolophid, bis an den labialen Zahnrand verlängert, verschmilzt mit dem Proto-

conid. Vorderer und hinterer Zwischengrat sind etwas stärker entwickelt. An der Kronenbasis wurden die „Narben vermutlich zweier vorderer, etwas zusammengehefteter Wurzeln“ beobachtet (VOLLMAYR 1966: 91). Dieser, dem Verf. vorliegenden Material aus dem Mainzer Becken sehr ähnliche Zahn wirkt etwas evoluerter (Schmelzstrukturen weiter gefestigt, Aufspaltung der Vorderwurzel weiter fortgeschritten). Gut zu diesem $M_{1/2}$ passen aus der gleichen Fundstelle der linke P_4 (Nr. XXIII 9, Taf. 8 Fig. 10) und der rechte M_3 (Nr. 1951 XXIII 5, Taf. 8 Fig. 12). Leider sind diese Stücke nicht direkt mit *Oligodyromys planus* vergleichbar, da Verf. entsprechende Zahntypen nicht vorliegen.

Der $M^{1/2}$ dext. (Nr. 1951 XXIII 8, Taf. 8 Fig. 9) vom Schindelwies-Graben hat die gleiche Größe wie Heimersheimer $M^{1/2}$, auch besteht strukturell gute Übereinstimmung. Allerdings sind die beiden Trigonumschenkel wohl von Para- bzw. Metaconid getrennt.

Von Schleifmühle I ist ein rechter M_3 (Nr. 1951 XXIII 1, Taf. 7 Fig. 16) bekannt, der sich von dem oben erwähnten dritten Molaren kaum unterscheidet.

Wohl der gleichen Form gehört nach VOLLMAYR (1966: 93) ein linkes $M^{1/2}$ -Fragment (Nr. 1952 XII 27, Taf. 8 Fig. 1) von dem Fundpunkt Gschwender Tobel II an sowie ein weiteres linkes $M^{1/2}$ -Bruchstück (Nr. 1951 XXIII 6, Taf. 8 Fig. 8) vom Schindelwies-Graben.

Phylogenetische Beziehungen. — Die Übersicht zur Verbreitung des Genus *Peridyromys* war in dieser Ausführlichkeit erforderlich, um die Beziehungen zwischen einigen der hierhergestellten Formen und *Oligodyromys planus* verständlich machen zu können. Wie aus dieser Übersicht hervorgeht, hat man es bei den bisher unter *P. murinus* rubrizierten Formen mit zwei voneinander verschiedenen Gruppen zu tun.

Der sich morphologisch um *P. murinus* aus der Typuslokalität Montaigu-le-Blin (unterer Abschnitt des Niveaus von Laugnac) scharende Formenkreis ist durch ein verhältnismäßig einfaches Schmelzmuster im Gebiß gekennzeichnet. Seine ersten Vertreter trifft man in den oberoligozänen Lokalitäten Coderet, La Colombière, St.-Victor-la-Coste und La Mine-des-Roys (Niveau von Coderet) an. Dazu kommen wohl auch die westschweizerischen Fundstellen Rances, La Fabrique und Vaux (HUGUENEY & KISSLING 1972), welche in das gleiche Niveau zu stellen sind. Zwischen allen genannten Oligozänlokalitäten und Montaigu sind stratigrafisch die Belege aus Paulhiac (Niveau von Paulhiac) einzuordnen. Jünger als Montaigu ist im mittleren Abschnitt von Laugnac die Fundstelle Bouzigues. Hier findet die *murinus*-Reihe im unteren Miozän ihr vorläufiges Ende. Weitere Funde sind weder aus dem oberen Abschnitt des Niveaus von Laugnac noch aus dem nächstjüngeren Niveau von La Romieu bisher bekanntgeworden. Ob es sich bei dem mittelmiozänen *P. murinus* aus Ateca I, III und Valdemoros IIa (Niveau von Sansan) um einen Descendenten dieser Linie handelt, bleibe dahingestellt. Sicher läßt sich im übrigen nach DE BONIS (s.o.) in der Aquitaine die Spezies *P. occitanus* (Laugnac) von *P. murinus* (Paulhiac) herleiten. Da *P. occitanus* mit *P. murinus* aus Bouzigues etwa gleichzeitig lebte, liegt aber wohl ein Seitenzweig der *murinus*-Linie vor.

Erwähnt werden muß hier noch *P. dehmi* aus dem spanischen Vallesien von Pedregueras (nach THALER 1970: 17, Tab. II entspricht das Vallesien dem Niveau von

Sabadell). Diese der Typuspezies aus Montaigu trotz des unterpliozänen Alters überraschend ähnliche Art könnte durchaus die Fortsetzung der im Oberoligozän einsetzenden *murinus*-Linie darstellen.

Der zweite Formenkreis dürfte charakterisiert werden durch *P. murinus* aus Ravolzhausen, Frankfurt Nordbassin, Niederräder Schleusenkammer sowie wohl auch aus Wintershof-West und Budenheim (insgesamt Niveau von Laugnac). Nach TOBIEN (1960: 13) und STEPHAN-HARTL (1972: 49) kann angenommen werden, daß es sich dabei um eine verhältnismäßig homogene Gruppe handelt, die sich von der französischen Spezies durch ein komplizierteres und damit evoluiertes wirkendes Kauflächenmuster deutlich unterscheidet.

Altersmäßig besteht zwischen den französischen und westdeutschen Lokalitäten weitgehende Übereinstimmung. Nach TOBIEN (1970: 28, Tab.3) bzw. STEPHAN-HARTL (1972: 89ff.) sind Budenheim mit Montaigu, das Nordbassin und die Niederräder Schleusenkammer mit Laugnac und Wintershof-West mit Estrepouy — welches von HUGUENEY 1969: Fig.116 in den oberen Abschnitt des Niveaus von Laugnac gestellt wird — etwa zeitgleich. Für Ravolzhausen gibt TOBIEN (1960: 18) jüngerer, möglicherweise jüngstes Aquitan an, womit eine Einstufung zwischen Budenheim und Nordbassin am wahrscheinlichsten wird.

Diese Altersgleichheit der verschiedenen Fundstellen innerhalb des Niveaus von Laugnac beweist, daß der kompliziertere und damit morphologisch evoluiere west- und süddeutsche *P. murinus* eine andere Entwicklungslinie repräsentieren muß, als der einfacher gebaute französische *P. murinus*.

Aus der Existenz einer zweiten *murinus*-Linie im Niveau von Laugnac ergibt sich zwangsläufig die Notwendigkeit zu einer nomenklatorischen Revision der west- und süddeutschen Formen. Eine solche Überprüfung kann selbstverständlich nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit sein. Grundsätzlich befindet sich Verf. in dieser Hinsicht jedoch in Übereinstimmung mit BAUDELLOT (1972: 336), die dazu neigt, die Ravolzhausener Form einer erstmals im Niveau von La Romieu auftretenden *Miodyromys*-Gruppe anzuschließen (sollte sich dies als berechtigt herausstellen, müßte wahrscheinlich mit den entsprechenden Formen aus den übrigen Lokalitäten ebenso verfahren werden). „*Dryomys*“ *murinus* aus Wintershof-West, der sich TOBIEN (1960) und STEPHAN-HARTL (1972) zufolge aus der westdeutschen Form entwickelt haben dürfte, steht bei BAUDELLOT (1972: 334, 335, Tab.29) im übrigen ohnehin bereits in der *Miodyromys*-Linie! Diese setzt sich über *M. aegercii* (Niveau von Sansan) über *M. stromeri* (Niveau von La Grive) fort und endet mit „*P.*“ *multicrestatus* im Niveau von Sabadell. Damit dürften beide Formenkreise nicht nur im Miozän, sondern auch in ihrem weiteren Verlauf der Entwicklungsgeschichte deutlich gegeneinander abgegrenzt sein.

Ein Wort jedoch noch zu den Spezies *P. brailloni*, *P. prosper* und „*Dr.*“ *gregarius*, deren Stellung bei dieser Gruppierung nicht ganz eindeutig ist. An der Eigenständigkeit von *P. prosper* (Bouzigues) äußert schon DE BONIS Zweifel (s.o.). *P. brailloni* (Laugnac und Bouzigues) leitet sich nach dem gleichen Autor von *P. murinus* aus Paulhiac ab und führt weiterhin zu „*Dr.*“ *gregarius* aus Wintershof-West. Andererseits gehört nach BAUDELLOT letztere Form in die *Miodyromys*-Linie. Damit wäre aber eine Querverbindung zwischen der *murinus*- und der *Miodyromys*-Reihe gegeben, die

Verf. aus morphologischen Gründen für unwahrscheinlich hält. *P. brailloni* sollte wegen seiner größeren Übereinstimmung mit „*P. murinus*“ aus den westdeutschen Fundstellen — diese Art wird von STEPHAN-HARTL (1972: 51) auch aus dem Nordbassin beschrieben — näher bei letzterer Gruppe stehen. Fraglich bleibt damit aber immer noch die Position von „*Dr.*“ *gregarius*. Aufgrund des gegenüber dem französischen *P. murinus* erheblich komplizierteren Schmelzmusters wäre eine Verwandtschaft mit dem zweiten Formenkreis wahrscheinlicher.

Nach dieser Erörterung der jungtertiären Glirinenentwicklung werden die zwischen *Oligodyromys planus* und den soeben besprochenen Formen bestehenden Zusammenhänge erläutert. *Oligodyromys planus* fällt durch die für sein stratigrafisches Alter ungewöhnlich moderne Ausbildung der Kauflächen auf. Eine Zugehörigkeit zu der französischen *murinus*-Gruppe, deren erste oberoligozäne Vorläufer ein anderes — wesentlich einfacher gebautes — Schmelzmuster aufweisen, scheidet mit Sicherheit aus. Ohne jeden Zweifel vertritt der neue Heimersheimer Nager eine hiervon unabhängige Entwicklungslinie.

Die ausgezeichnete Übereinstimmung des von VIANEY-LIAUD (1969) zu *Peridyromys?* sp. gestellten M_2 von Pech-Crabit/Quercy (Niveau von Montalban) mit entsprechenden Heimersheimer Molaren veranlaßt Verf., diesen Zahn einer Form *Oligodyromys* aff. *planus* zuzuordnen und damit in die unmittelbare Verwandtschaft der neuen Spezies zu stellen. Seine etwas geringere Größe könnte dabei das höhere Alter dieser Fundlokalität unterstreichen.

Im übrigen ist Verf. der Auffassung, daß auch *P. micio* aus dem oberen Unteroligozän von Hoogbutsel (nach Montalban nächstälteres Niveau von Hoogbutsel) in die Vorfahrenschaft der Heimersheimer Form zu stellen ist. Wie aus den weiter oben angestellten Vergleichen hervorgeht, sind die morphologischen Unterschiede besonders im Mandibulargebiß von *P. micio* gegenüber *Oligodyromys planus* geringfügig und so geartet, daß die belgische Spezies durchaus als primitiver Vorläufer der Form aus dem Mainzer Becken infrage kommt.

Ein oberoligozäner Deszendent von *Oligodyromys planus* liegt mit großer Wahrscheinlichkeit in „*Peridyromys?* nov. sp. B“ aus der süddeutschen Faltenmolasse von Schleifmühle I, Schindelwies-Graben und Gschwender Tobel vor. Die Gebißreste stimmen in ihrem strukturellen Inventar mit entsprechenden Heimersheimer Zähnen ausgezeichnet überein, sind in der Anlage des Schmelzmusters allenfalls etwas progressiver, was mit der Altersdifferenz zwischen Heimersheim und den süddeutschen Fundstellen in vollem Einklang steht. Leider ist eine engere stratigrafische Korrelation nicht ohne weiteres möglich. Als Äquivalente des Chattiums kommen nach THALER (1970: 17, Tab. II) die Niveaus von ?Antoingt, ?Cournon (= Boningen), Rickenbach (= Coderet) und teilweise ?Paulhiac infrage. Die Lokalität Schleifmühle I gehört nach VOLLMAYR (1966: 68, Tab. 1) dem unteren Teil des Althattiums an. Sie dürfte damit in das Niveau von Antoingt oder Boningen einzuordnen sein. Die Lokalitäten Schindelwies-Graben und Gschwender Tobel II sind jünger und liegen nach VOLLMAYR (Tab. 1) im Grenzbereich Alt-/Jungchattium bzw. im Jungchattium. Säugerstratigrafisch würde sich demnach eine entsprechend etwas höhere Position ergeben.

Es ergibt sich, daß vom oberen Unteroligozän (Niveau von Hoogbutsel) über das Mitteloligozän (Niveaus von Montalban und Heimersheim) bis zum älteren und mitt-

leren Oberoligozän (Niveau nicht sicher bestimmbar) folgende Entwicklungsreihe festzustellen ist:

„*Peridyromys*“ *micio* → *Oligodyromys* aff. *planus* → *Oligodyromys planus* → „*Peridyromys*? nov. sp. B“.

Diese Linie ist gekennzeichnet durch allmähliche Komplizierung und Modernisierung des Schmelzmusters bei etwa gleichbleibenden Größenverhältnissen. Sie kann wegen ihres evoluerteren Kauflächengepräges nicht an die erstmals im Oberoligozän Frankreichs und der Westschweiz auftretende *murinus*-Gruppe angeschlossen werden.

Jedoch liegt die Annahme nahe, daß entwicklungsgeschichtlich ein Zusammenhang mit dem miozänen „*P. murinus*“ aus West- und Süddeutschland besteht, der sich dann in der jüngeren *Miodyromys*-Gruppe fortsetzt. Ein direkter Vorläufer der Formen aus dem Niveau von Laugnac ist bisher nicht bekannt. Hier wäre es interessant, näheres über den „*Myoxus murinus*“ H. v. MEYERS (1843) aus der älteren Fundstelle Weisenau (diese wird von TOBIEN 1970: 28, Tab. 3 mit Paulhiac auf ein Niveau gestellt) zu erfahren. Leider lassen Abbildungen und Beschreibungen — vgl. SCHLOSSER 1884: 77, Taf. II Fig. 26, 28, 31, 32, 34 — keine zuverlässige Beurteilung zu. Für einen Anschluß von „*Peridyromys*? nov. sp. B“ — und damit der gesamten oligozänen Formengruppe — an „*P. murinus*“ aus dem Niveau von Laugnac sprechen die große morphologische Ähnlichkeit sowie die weitgehende metrische Übereinstimmung (lediglich die Funde aus dem Nordbassin, der Niederräder Schleusenammer und von Wintershof-West sind teilweise wesentlich größer) der Gebisse.

Eine Übersicht der vorstehend skizzierten Zusammenhänge vermittelt Abb. 38.

Hinsichtlich des relativen Alters von Heimersheim läßt sich aus den vergleichenden Untersuchungen an *Oligodyromys planus* folgendes ableiten: Wegen der guten Übereinstimmung mit dem M₂ von *O. aff. planus* aus Pech-Crabit im Niveau von Montalban kann Heimersheim stratigrafisch nicht sehr fern stehen. Die größeren Abmessungen des Heimersheimer Nagers deuten jedoch auf eine etwas höhere Entwicklungsstufe hin, welche auf ein jüngeres Alter hinweist. Die Einhängung von Heimersheim zwischen die Niveaus von Les Chapelins und Antoingt — wie es besonders auch die Cricetiden dieser Fundstelle nahelegen — wäre damit erneut gerechtfertigt. Eine Zuordnung zu dem nächstjüngeren Niveau von Antoingt kommt wegen des etwas größeren morphologischen Abstandes zu „*Peridyromys*? nov. sp. B“ — der möglicherweise selbst schon in das Niveau von Antoingt gehört — wohl weniger infrage.

1.3.5. Genus *Glirudinus* DE BRUIJN

Familie Gliridae THOMAS, 1897

Unterfamilie Glirinae THOMAS, 1897

Gattung *Glirudinus* DE BRUIJN, 1966

Diagnose (DE BRUIJN 1966: 16): „Small Gliridae with extremely low crowned cheek teeth. Occlusal surface slightly concave. Numerous low and narrow enamel ridges, which make an angle of $\mp 45^\circ$ with the longitudinal axis of the teeth.“

Differentialdiagnose (DE BRUIJN 1966: 17): „*Glirudinus* differs from *Heteromyoxus* by the absence of length ridges in the lower cheek teeth.“

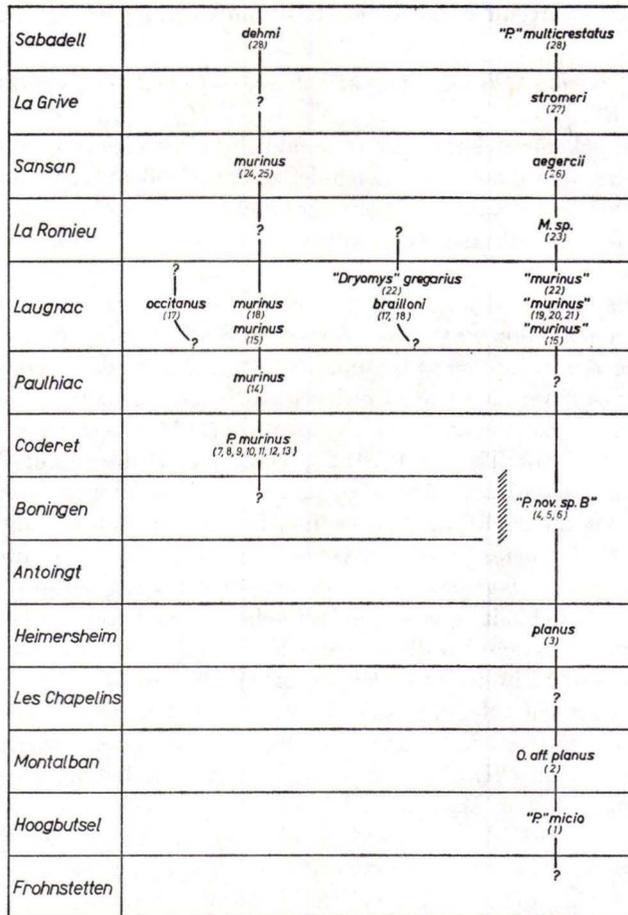


Abb. 38. Die Entwicklung und stratigrafische Verbreitung der Gattungen *Peridyromys* STEHLIN & SCHAUB, *Miodyromys* KRETZOI und *Oligodyromys* n. g. im Oligo- und Miozän. — 1: Hoogbutsel, 2: Pech-Crabit, 3: Heimersheim, 4: Schleifmühle, 5: Schindelwies-Graben, 6: Gschwender Tobel, 7: Coderet, 8: La Colombière, 9: St.-Victor-la-Coste, 10: La Mine-des-Roys, 11: La Fabrique, 12: Rances, 13: Vaux, 14: Paulhiac, 15: Montaigne-le-Blin, 16: Budenheim, 17: Laugnac, 18: Bouzigues, 19: Ravolzhausen, 20: Nordbassin, 21: Niederräder Schleusenammer, 22: Wintershof-West, 23: La Romieu, 24: Ateca I, III, 25: Valdemoros, 26: Sansan, 27: La Grive, 28: Pedregueras. (Fundorte mit Schraffen sind säugerstratigrafisch nicht näher einzuordnen.)

Glirudinus and *Glirulus* differ by the position of the enamel ridges relative to the longitudinal axis of the teeth.

Moreover, *Glirulus* upper cheek teeth are characterised by an endoloph and a decorated lingual side. Both features are absent in *Glirudinus*.

Muscardinus differs from *Glirudinus* by having wider valleys between the ridges of M1 than between the ridges of the other cheek teeth. In *Glirudinus* the distance between the ridges is the same in all cheek teeth."

Typusspezies: *Glirudinus gracilis* (DEHM, 1950).

Weitere Arten: *G. praemurinus* (FREUDENBERG, 1941), *G. glirulus* (DEHM, 1935), *G. modestus* (DEHM, 1950) und *G. bouziguensis* (THALER, 1966).

Geogr. Verbreitung: Frankreich, Schweiz, West- und Süddeutschland.

Stratigr. Verbreitung: Mittel-/Oberoligozän bis Untermiozän.

1.3.5.1. *Glirudinus* cf. *praemurinus* (FREUDENBERG)

- 1937 *Dyromys murinus* POMEL — DEHM, Neue tertiäre Spaltenfüllungen: 352
- 1941 *Dyromys praemurinus* n.sp. — FREUDENBERG, Die oberoligozänen Nager von Gaimersheim: 120, 121
- 1950 *Dyromys praemurinus* (FREUDENBERG) — DEHM, Die Nagetiere aus dem Mittelmiozän: 384, 418 (Tab.)
- 1966 *Glirudinus praemurinus* (FREUDENBERG) — DE BRUIJN, Some new Miocene Gliridae: 17
- 1966 *Peridyromys? praemurinus* (FREUDENBERG) — VOLLMAYR, Oberoligozäne Gliridae: 84—94
- 1968 *Glirudinus praemurinus* (FREUDENBERG) — HUGUENEY, Les Glirides (Rodentia) de l'Oligocène supérieur: 9—12
- 1969 *Glirudinus praemurinus* (FREUDENBERG) — HUGUENEY, Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur: 134ff.
- 1970 *Glirudinus praemurinus* (FREUDENBERG) — DE BONIS, Contribution à l'étude des Mammifères: 81
- 1971 *Glirudinus praemurinus* — HARTENBERGER, Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys*: 132

Diagnose (FREUDENBERG 1941: 121): „Dieser kleine Myoxide ist noch kleiner als der aquitane *Dyromys murinus* von Eckingen und St. Gérard.

Die Länge der unteren Zahnreihe beträgt an den Alveolen 2,8—3,3, während VIRET für *Dyromys murinus* von St. Gérard 3,7—4,5 angibt. Ein Kiefer von Eckingen besitzt eine Zahnreihenlänge von etwa 4,5. Nicht unbedeutend ist auch der Unterschied in der Höhe des Kiefers: unter M_1 beträgt die Kieferhöhe 2,7 bei beiden Gaimersheimer Kiefern, dagegen 4,2 bei dem Kiefer von Eckingen.

Der Schneidezahn ist glatt. Die Schmelzbandbreite des unteren Nagezahnes beträgt 0,6, der anterior-posteriore Durchmesser 1,1—1,2. Die entsprechenden Werte für den oberen Nagezahn betragen 0,7—0,8 und 1,2—1,4.

An dem *Dyromys murinus*-Unterkiefer von Eckingen (Sammlung München) konnte ich die Maße 0,7 und 1,5 nehmen: der ebenfalls glatte Schneidezahn ist also kräftiger, besonders sein Durchmesser ist höher.

Dyromys murinus besitzt nach VIRET dieselbe Zahnstruktur wie der heute lebende *Dyromys nitedula*. Tatsächlich sind die Veränderungen, welche sich in diesem langen Zeitraum vollzogen haben, äußerst gering. Auch *Dyromys praemurinus* unterscheidet sich im Zahnbau nicht viel vom Baumschläfer. P_4 (Abb. 14) ist noch nicht so stark reduziert. Das mittlere Zwischengrätchen, welches DEHM (1938) am *Dyromys* von Eckingen feststellte, ist angedeutet.

M_1 und M_2 zeigen drei Außenhügel und zwei Innenhügel. Vier Hauptgrate und zwischen ihnen Nebengrate durchziehen transversal den Zahn, während diese Grate beim Baumschläfer deutlich nach vorne gerichtet sind. Der Zwischengrat zwischen 2 und 3 ist bei M_1 inf. mit dem zweiten Hauptgrat verbunden, an M_2 ist er diesem zweiten Hauptgrat stark angenähert. Dasselbe läßt sich auch bei M_2 von *Dyromys murinus* beobachten, während dieser Nebengrat beim Baumschläfer parallel zu den Hauptgraten verläuft.

Der Nebengrat zwischen zweitem Hauptgrat und Schlußcingulum ist an M_1 von *Dyromys praemurinus* auffallend lang und kräftig. An diesem Zahn ist eine schwache Querverbindung Vordercingulum — erster Hauptgrat bemerkenswert.

Die Untergattung *Dyromys* ist nun vom Chattium bis zur Jetztzeit bekannt. Sie erfuhr eine geringe Größenzunahme, eine Reduktion und gleichzeitig Molarisation der unteren Prämolaren und eine auffallend geringfügige Änderung in der Zahnstruktur.

Dyromys praemurinus ist ein kleiner chattischer Vorläufer des aquitanen *Dyromys murinus* POM.“

Fundort: Weinberg KÖHLER, ca. 400 m NW Ortsmitte von Heimersheim (Bl. 6214 Alzey, R 34 44 990, H 55 14 840) bei Alzey (Rheinhessen).

Fundsichten: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: 1 P_4 , 3 $M_{1/2}$. — 2 $M^{1/2}$.

Maße (in mm):

Typ	n	L. min.	L. m.	L. max.	B. min.	B. m.	B. max.
P_4	1	—	0,68	—	—	0,57	—
$M_{1/2}$	3	0,83	0,91	0,96	0,88	0,89	0,91
$M^{1/2}$	2	0,80	0,81	0,83	0,88	0,92	0,96

1.3.5.1.1. Beschreibung des Materials

Die spärlichen vorliegenden Gebißreste von dieser Form fallen gegenüber *Gliravus tennis* n.sp. und *Oligodyromys planus* n.g., n.sp. sofort durch ihre geringeren Abmessungen auf. Während sie wesentlich komplizierter gebaut sind als die *Gliravus*-Zähne, ist das Schmelzmuster in seiner Komplexität etwa demjenigen von *Oligodyromys* vergleichbar. Die Zahnkronen sind niedrig, ihre Kauflächen eben bis leicht konkav.

Unterkieferzähne. — Der winzige rechte P_4 (PIM/P 355, Abb.39a) wird von einer einzigen Wurzel getragen. Seine Zahnkrone ist im Umriß bei etwas verschmälertem Vorderabschnitt länglich-oval. Die vier Haupthöcker und das kräftige Mesoconid sind deutlich zu erkennen. Das breite Anterolophid bildet zusammen mit dem Metalophid über Meta- und Protoconid eine geschlossene Schleife. Das von der rückwärtigen Metaconidverlängerung labiad abzweigende Centrolophid ist sehr kurz. Als ungewöhnlich erscheint eine Schmelzleiste zwischen Protoconid (bzw. dem labialen Teil des Mesolophid) und Entoconid, welche die Kaufläche schräg von vorn nach hinten durchquert. Auffallend ist weiterhin auch, daß das vom Mesoconid linguad ausgehende Mesolophid nicht auf das Entoconid gerichtet ist, sondern etwa in der Mitte der Kaufläche nach hinten umbiegt um am Posterolophid zu inserieren. Eine solche Ausbildung wurde bisher weder an entsprechenden Zähnen von anderen *praemurinus*-Materialien noch von anderen *Glirudinus*-Spezies beschrieben.

M_1 und M_2 lassen sich nicht zuverlässig auseinanderhalten. Das Stück HLM/Hhm. 338 (Abb.39a) dürfte dem Typ des M_1 nahekommen, während HLM/Hhm.335 in seinem Umriß mehr einem M_2 entspricht. Alle unteren Molaren sind zweiwurzellig.

Bei diesen Zähnen findet man das schon von *Oligodyromys planus* her bekannte strukturelle Inventar vor, doch ist der Abstand zwischen den einzelnen Querjochen breiter, die Schmelzleisten selbst sind zierlicher und mehr schräggestellt. Das Meta-

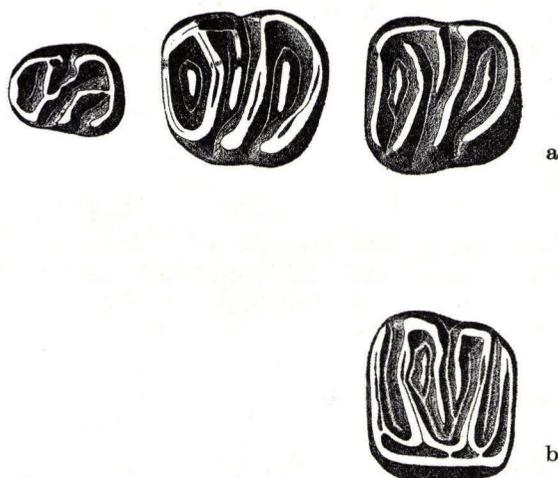


Abb. 39. *Glirudinus* cf. *praemurinus* (FREUDENBERG) von Heimersheim. $\times 25$.

- a) P_4 — M_2 inf. sin. (zusammengestellt). P_4 : PIM/P 355 (invers), M_1 (?): HLM/Hhm. 338, M_2 (?): HLM/Hhm. 335.
 b) $M^{1/2}$ (? M^2) sup. sin.: PIM/P 363.

lophid tendiert zu einer labialen Verbindung mit dem Anterolophid. Es ist bei HLM/Hhm.338 auch mit dem Metaconid vereinigt, wodurch bei diesem Zahn in der vorderen Kauflächenhälfte eine geschlossene Schleife entsteht. Bei den anderen beiden Molaren endet der vordere Hauptgrat schon unterhalb des Metaconidabhanges. Das linguad vom Mesoconid ausgehende Mesolophid hängt oberflächlich mit dem Entoconid zusammen. Das halbkreisförmige Posterolophid verbindet Ento- und Hypoconid miteinander. Generell sind die Zwischengrate schwächer ausgebildet als bei *Oligodyromys planus*. Der vordere Zwischengrat ist als kurzes, längliches Schmelzspitzchen angedeutet und nur bei HLM/Hhm.335 etwas besser entwickelt. Lediglich bei diesem Zahn erreicht auch das Centrolophid — vom Metaconid ausgehend — die Mitte der Kaufläche. Bei HLM/Hhm.338 ist es auf kurze Strecke unterbrochen, beim dritten Molaren sogar nur als winziger Schmelzsporn zwischen Antero- und Mesolophid andeutungsweise vorhanden. Gegenüber dem vorderen akzessorischen Grätchen ist der hintere Zwischengrat im Quertal zwischen Meso- und Posterolophid etwas länger. Dieses Element biegt bei einem Molaren deutlich nach rückwärts um, endet aber noch vor dem Schlußcingulum.

Oberkieferzähne. — Die beiden $M^{1/2}$ sind dreiwurzellig. Ihre Zahnkronen sind im Umriss etwa subquadratisch. Das Trigonum bildet ein nahezu symmetrisches „U“ wie bei PIM/P 363 (Abb. 39 b), worin ein wesentlicher Unterschied zu Zähnen von *Oligodyromys* liegt.

Antero- und Posteroloph sind lingual mit dem Protoconus verbunden, enden labial aber frei. Im Trigonum-Lumen beobachtet man einen vorderen und einen hinteren Centroloph (von denen der vordere der längere ist). Zu diesen beiden Elementen

gesellt sich noch ein kurzes vorderes Zwischengrätchen zwischen vorderem Trigonumschenkel und vorderem Centroloph. Weitere akzessorische Kauflächenstrukturen fehlen. Die beiden Molaren sind damit etwas einfacher und insgesamt auch regelmäßiger strukturiert als entsprechende Zähne von *Oligodyromys planus*.

1.3.5.1.2. Beziehungen und Vergleiche

Nach seinen Abmessungen und besonders der Ausbildung des Schmelzmusters gehört der dritte Heimersheimer Gliride dem Genus *Glirudinus* DE BRUIJN, 1966 an. Diese Gattung war bisher vom Oberoligozän bis zum Untermiozän bekannt.

Aus dem Oberoligozän von Gaimersheim hatte FREUDENBERG (1941) die Spezies *G. praemurinus* beschrieben und mit *Dyromys murinus* aus Eckingen verglichen. Weitere Belege dieser Art wurden aus den gleichalten Fundstellen der süddeutschen Faltenmolasse (Steine-Berg I und II, Schindelwies-Graben, Gschwender Tobel I, Fall-Tobel und Rottenbuch) durch VOLLMAYR (1966) bekanntgegeben. Schließlich meldete HUGUENEY (1968, 1969) *G. praemurinus* aus St.-Victor-la-Coste und Coderet.

Ebenfalls in das Oberoligozän gehört nach DEHM (1935) und HUGUENEY (1968, 1969) sowie HUGUENEY & KISSLING (1972) die Art *G. glirulus* (Gunzenheim, St. Victor-la-Coste, Coderet, La Fabrique und Massongy).

G. glirulus wurde durch DE BONIS (1970) auch aus dem unteren Miozän von Paulhiac und Moissac I (Niveau von Paulhiac) bekannt.

Etwas jünger ist nach DEHM (1950) und DE BONIS (1970) die Spezies *G. modestus* aus dem unteren Miozän von Wintershof-West und Laugnac (beide Fundstellen im Niveau von Laugnac). Hierher gehört auch die Lokalität Bouzigues, von der THALER (1966) die Art *G. bouziguensis* beschrieben hatte. Ebenfalls aus Wintershof-West kennt man durch DEHM (1950) schließlich eine weitere Spezies *G. gracilis*, welche von DE BRUIJN (1966) zur Typusart des Genus *Glirudinus* erklärt wurde.

Wie Tab. 10 zeigt, liegt der Heimersheimer *Glirudinus* im Größenbereich des kleinen *G. praemurinus* (ähnliche Abmessungen hat nach den Abbildungen von THALER — 1966: 110, Fig. 18 und Taf. XV Fig. E und F — die in der vorliegenden Tabelle nicht erscheinende Art *G. bouziguensis*). Die übrigen Spezies, nämlich *G. modestus*, *G. gracilis* und besonders *G. glirulus* sind teilweise wesentlich größer.

Auch strukturell besteht weitgehende Übereinstimmung mit der kleinen oligozänen Art, die FREUDENBERG unter dem Namen „*Dyromys*“ *praemurinus* auf der Basis zweier Unterkiefer aus Gaimersheim in die Literatur eingeführt hatte. Das bei VOLLMAYR (1966, Taf. 8 Fig. 4) abgebildete Original (M_{1-2} dext.) aus Gaimersheim läßt 6—7 schräggestellte Querjoche erkennen, von denen Metalophid und Anterolophid labial miteinander verwachsen sind, während das Metalophid sich an seinem lingualen Ende mit dem Metaconid vereinigt. Von der hinteren Metaconidkante zweigt labiad das kurze Centrolophid ab.

Die beiden von VOLLMAYR (1966) unter „*Peridyromys*“ *praemurinus* rubrizierten M_1 von Steine-Berg II (Taf. 7 Fig. 10) und Schindelwies-Graben (Taf. 8 Fig. 5) unterscheiden sich von den Gaimersheimer Zähnen nur um Nuancen. Entsprechendes gilt für die vom gleichen Autor wegen ihrer etwas geringeren Größe als „*Peridyromys*“ *praemurinus* nov. subsp. A bezeichneten Unterkieferzähne aus den Fundstellen

Tab. 10. Vergleichsmaße der verschiedenen *Glirudinus*-Spezies; Maße (in mm) zusammengestellt nach DE BONIS (1970), DEHM (1935, 1950), FREUDENBERG (1941), HUGUENEY (1968, 1969), HUGUENEY & KISSLING (1972) und VOLLMAYR (1966)

Spezies/Lokalität	P ₁	M ₁	M ₂	M ₃	P ⁴	M ^{1/2}	M ²
<i>glirulus</i>							
Gunzenheim	—/—	1,20/1,20	—/—	—/—	—/—	—/—	—/—
St.-Victor-la-C.	0,74/0,71		1,14/1,13	0,88/0,92	0,72/0,91	1,04/1,22	0,90/1,20
Coderet	0,90/0,80		1,21/1,18	—/—	0,78/1,01	1,12/1,34	0,84/1,15
La Fabrique	—/—	0,98/0,94	—/—	—/—	—/—	—/—	—/—
Massongy	—/—	—/—	—/—	1,15/1,08	—/—	—/—	—/—
Paulhiac	—/—	1,14/1,08	—/—	—/—	—/—	—/—	—/—
Moissac I	—/—	—/—	1,14/1,22	—/—	—/—	—/—	—/—
<i>praemurinus</i>							
Gaimersheim	0,60/0,50	0,80/0,80	0,90/0,80	—/—	—/—	—/—	—/—
St.-Victor-la-C.	0,78/0,70		0,92/0,93	0,77/0,79	0,66/0,79	0,88/1,05	0,79/0,94
Coderet	—/—		0,88/0,84	0,76/0,76	—/—	0,85/1,02	—/—
Steine-Berg I	—/—	—/—	—/—	—/—	—/—	0,81/0,88	—/—
Steine-Berg II	—/—	0,90/0,89	—/—	—/—	—/—	—/—	—/—
Schindelwies-Gr.	—/—	0,84/0,80	—/—	—/—	—/—	—/—	—/—
Gschwender Tob. I	—/—	0,71/0,72	0,78/0,75	—/—	0,56/0,71	—/—	—/—
Fall-Tobel	—/—	—/—	0,78/0,78	—/—	—/—	0,92/0,92	0,70/0,83
Rottenbuch	—/—	0,79/0,72	—/—	—/—	—/—	—/—	—/—
<i>modestus</i>							
Wintershof-West	0,60/—	0,90/—	0,95/—	0,90/—	0,73/0,86	1,00/1,11	0,95/1,10
cf. <i>modestus</i>							
Laugnac	—/—	0,87/0,78	0,97/0,91	0,78/0,81	—/—	0,99/1,08	—/—
<i>gracilis</i>							
Wintershof-West	0,64/—	0,94/—	0,97/—	0,83/—	0,70/0,90	1,10/1,23	0,95/1,15
cf. <i>praemurinus</i>							
Heimersheim	0,68/0,57		0,91/0,89	—/—	—/—	0,81/0,92	—/—

Gschwender Tobel I (Taf. 9 Fig. 18, 19), Fall-Tobel (Taf. 9 Fig. 22) und Rottenbuch (Taf. 9 Fig. 1). Diese Gebißreste weisen gegenüber dem Gaimersheimer Typus nach VOLLMAYR (1966: 89) geringfügig ursprünglichere Merkmale (nicht immer vollständige Verbindung Anterolophid—Protoconid, z. T. etwas stärker betontes und gesondertes Entoconid) auf. Sie kommen darin der Form von Heimersheim noch näher als das Typusmaterial.

Ein wenig evoluerter wirken die Mandibularmolaren aus St.-Victor (vgl. HUGUENEY 1968: 10), welche schon teilweise ein isoliertes Centrolophid aufweisen können (in diesen Fällen ist das Metallophid mit dem hinteren Metaconid-Abschnitt verbunden) und damit das Gepräge miozäner *Glirudinus*-Formen andeuten.

Die spärlichen Unterkieferreste aus Coderet (vgl. HUGUENEY 1969: 126, Fig. 87—88) sind entsprechenden Zähnen aus Heimersheim sehr ähnlich, wirken aber durch das lingual z. T. isolierte Centrolophid und das dem Metaconid stärker angenäherte Metallophid etwas progressiver.

Auch die beiden Heimersheimer Maxillarmolaren stehen morphologisch sehr nahe bei von VOLLMAYR (1966) aus Fall-Tobel (Taf. 9 Fig. 20, 21) und Steine-Berg I (Taf. 7 Fig. 12) sowie HUGUENEY (1968 — St.-Victor-la-Coste) und (1969) aus Coderet (vgl. Fig. 85—86) beschriebenen Zähnen.

Damit sind die *Glirudinus*-Reste aus dem Mainzer Becken zweifellos in den Formenkreis der bisher nur im Oberoligozän bekannten FREUDENBERGSchen Spezies zu stellen. Da die Bestimmung aber durch ein breiteres Material besser abgesichert werden sollte, wird die Heimersheimer Form als *Glirudinus* cf. *praemurinus* bestimmt.

Der von THALER (1966: 110, Fig. 18 u. Taf. XV Fig. E, F) unter dem Namen „*Muscardinus (Muscardinulus)*“ *bouziguensis* aus Bouzigues gemeldete Schläfer gehört nach HUGUENEY (1968: 9) aufgrund seiner Kauflächenausbildung dem Genus *Glirudinus* an. *G. bouziguensis* ist im Unterkiefergebiß der Heimersheimer Form nicht unähnlich, weist jedoch anders gebaute, komplizierter strukturierte Maxillarzähne auf.

Ebensowenig für einen Vergleich in Frage kommen die übrigen drei Arten *G. glirulus*, *G. gracilis* und *G. modestus*.

Der von DEHM (1935: 35 u. Taf. 2 Fig. 4a—c) als „*Myoxus*“ *glirulus* aus dem Oberoligozän von Gunzenheim publizierte Nager weicht vor allem im Bau der Unterkiefermolaren von der Heimersheimer Form ab. Hier sind Antero- und Metalophid zu einer über das Metaconid zusammenhängenden Schleife verbunden (die im übrigen auch lingual geschlossen sein kann), während das Centrolophid eine vom Metaconid isolierte Schmelzleiste bildet. Die Oberkieferzähne unterscheiden sich von denjenigen des *Glirudinus* cf. *praemurinus* durch ein schräggerichtetes, mehr v-förmiges Trigonum und die deutliche Trennung zwischen Anteroloph und vorderem Trigonumschenkel (vgl. HUGUENEY 1968, Taf. 1 Fig. 3).

G. modestus und *G. gracilis* sind gegenüber *Glirudinus* cf. *praemurinus* aus Heimersheim durch die zahlreichen akzessorischen Schmelzleisten gekennzeichnet, welche die Kauflächen der Unter- und Oberkieferzähne ungewöhnlich stark zergliedern. Bei *G. modestus* ist dies in etwas weniger ausgeprägter Form der Fall als bei der Typuspezies. DEHM (1950, Abb. 90—113) hatte beide Arten aus dem Untermiozän von Wintershof-West unter dem Gattungsnamen *Glirulus* beschrieben.

Phylogenetische Beziehungen. — Die Gattung *Glirudinus* war bisher seit dem Oberoligozän bekannt. Mit *Glirudinus* cf. *praemurinus* liegt nun aus Heimersheim ein erster Vertreter aus älteren Ablagerungen im Grenzbereich Mittel-/Oberoligozän vor.

Zweifellos handelt es sich dabei um einen direkten Vorfahren von *G. praemurinus* aus den verschiedenen Oberoligozänfundstellen (süddeutsche Faltenmolasse, Gaimersheim, St.-Victor-la-Coste und Coderet). Metrisch bestehen zwischen dem Heimersheimer Nager und den übrigen Formen praktisch keine Unterschiede, letztere wirken morphologisch im Gebiß allenfalls geringfügig evoluiertes — was mit dem unterschiedlichen stratigrafischen Niveau der Fundlokalitäten in Einklang steht.

Die Vorstellung FREUDENBERGS, daß es sich bei *G. praemurinus* um einen Vorfahren von *Peridyromys murinus* handele, bedarf keiner weiteren Diskussion, da beide Spezies im Oberoligozän gleichzeitig lebten und morphologisch zwei klar voneinander verschiedene Linien repräsentieren.

Dagegen kann *G. praemurinus* nach HUGUENEY (1969: 135) sowohl am Ausgangspunkt einer zu den miozänen (Niveau von Laugnac) Arten *G. bouziguensis*, *G. modestus* und *G. gracilis* führenden Linie stehen als auch eine zweite Entwicklungsreihe begrün-

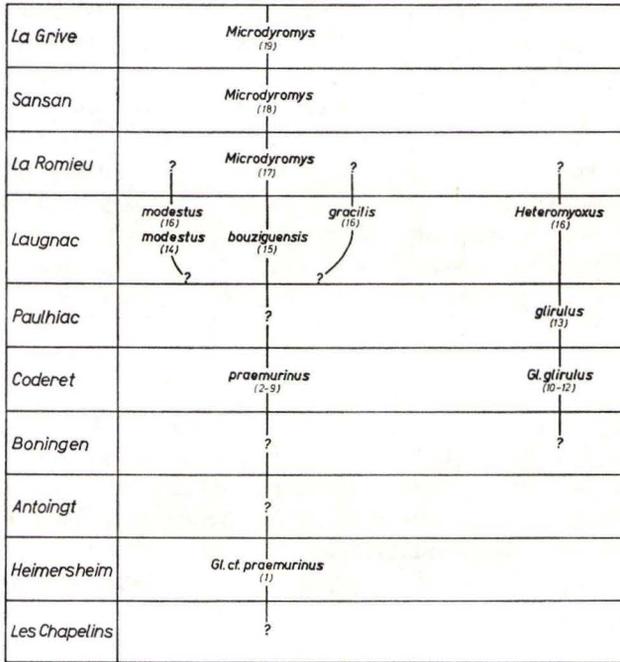


Abb. 40. Entwicklung und stratigrafische Verbreitung des Genus *Glirudinus* DE BRUIJN. — 1: Heimersheim, 2: St.-Victor-la-Coste, 3: Coderet, 4: Gaimersheim, 5: Steine-Berg II, 6: Fall-Tobel, 7: Schindelwies-Graben, 8: Gschwender Tobel, 9: Rottenbuch, 10: Gunzenheim, 11: La Fabrique, 12: Massongy, 13: Paulhiac, 14: Laugnac, 15: Bouzigues, 16: Wintershof-West, 17: La Romieu, 18: Sansan, 19: La Grive.

den, welche im Miozän (auf Laugnac folgendes Niveau von La Romieu) durch die verschiedenen Spezies der Gattung *Microdyromys* DE BRUIJN, 1966 repräsentiert wird.

Für die zweite Möglichkeit spricht eine „frappierende“ (HUGUENEY 1969: 136) morphologische Übereinstimmung zwischen *G. praemurinus* und *M. koenigswaldi* DE BRUIJN, 1966.

DE BONIS (1970: Fig. 5) faßte *G. praemurinus*, *G. modestus* und *G. gracilis* in einer gemeinsamen Entwicklungslinie zusammen, ohne auf die Beziehungen zu *Microdyromys* näher einzugehen.

Andererseits stellte BAUDELLOT (1972: 326, 335 und Tab. 29) — auch unter Berufung auf DE BRUIJN (?1966: 12) — die Gattung *Peridyromys* an den Ursprung der *Microdyromys*-Linie, ohne wiederum das Genus *Glirudinus* zu behandeln.

Zu diesen unterschiedlichen Auffassungen kann ohne gründliche Untersuchung der in Rede stehenden Gattungen nicht näher Stellung genommen werden, doch sei grundsätzlich folgendes bemerkt:

Zunächst einmal spricht nichts dagegen, die beiden von HUGUENEY aufgeführten Möglichkeiten in einer Hypothese zu vereinigen. Danach könnte die *Microdyromys*-Linie mit *M. koenigswaldi* (Niveau von La Romieu) dem noch verhältnismäßig einfach

gebauten und damit recht ähnlichen *G. bouziguensis* (Niveau von Laugnac) angeschlossen werden. Die beiden etwa gleichzeitig mit *G. bouziguensis* vorkommenden Spezies *G. modestus* und *G. gracilis* aus Wintershof-West scheinen ohnehin Seitenlinien mit komplizierter strukturierten Gebissen zu repräsentieren, von denen man bisher keine Nachfahren kennt. Aber auch die Möglichkeit, daß sich *M. koenigswaldi* von der Gattung *Peridyromys* — und zwar von *P. murinus* — im Niveau von Laugnac herleiten läßt, ist nicht ganz von der Hand zu weisen [in diesem Fall müßte allerdings noch geklärt werden, was unter den jüngeren Formen *P. murinus* (Niveau von Sansan) und *P. dehmi* (Niveau von Sabadell) — s. Abschn. 1.3.4.1.2. — zu verstehen ist, die mit Vorbehalt in die *murinus*-Linie gestellt wurden]. Immerhin scheint aber der morphologische Schritt von *P. murinus* zu *M. koenigswaldi* größer zu sein als von *G. bouziguensis*.

Dieser einen *Glirudinus*-Linie steht nach HUGUENEY (1969: 133) und DE BONIS (1970: 84 und Fig. 5) eine zweite Entwicklungsreihe gegenüber, deren Vertreter der im Gebiß anders gebaute *G. glirulus* aus Paulhiac und Moissac I (Niveau von Paulhiac) und St.-Victor-la-Coste, Coderet, La Fabrique, Massogny und Gunzenheim (Niveau von Coderet) ist und der zum Genus *Heteromyoxus* DEHM, 1938 aus Wintershof-West (Niveau von Laugnac) hinführt.

Eine Übersicht der geschilderten Verhältnisse findet sich in Abb. 40.

1.4. Die Sciuridenreste von Heimersheim

Allgemein unterscheidet man innerhalb der Familie Sciuridae GRAY, 1821 zwei Unterfamilien, nämlich die baum- und bodenbewohnenden Sciurinae BAIRD, 1857 und die in den Petauristinae SIMPSON, 1945 zusammengefaßte Gruppe der Flughörnchen. Die Sciurinae lassen sich weiter untergliedern in die Tribus Taminii BLACK, 1963; Xerini SIMPSON, 1945; Marmotini SIMPSON, 1945 und Sciurini BURMEISTER, 1845.

Insgesamt handelt es sich bei den Sciuriden um eine seit dem Tertiär bis zur Jetztzeit bekannte alt- und neuweltliche Nagergruppe, die den ursprünglichen trigonodonten Bauplan des Gebisses noch am deutlichsten bewahrt hat (STEHLIN & SCHAUB 1951: 196). Ihre ältesten Vertreter wurden bisher in Europa mit *Palaeosciurus* sp. aus dem Unteroligozän von Aubrelong (Niveau von Hoogbutsel — Table Ronde 1972), „*Sciurus*“ sp. aus den mitteloligozänen Lokalitäten Mège und Pech-Crabit im Niveau von Montalban⁴ (THALER 1966: 216, Fußnote und VIANEY-LIAUD 1969: 229, 230) und „*Xerus*“ sp. aus La Mine-des-Roys im Niveau von Boningen/Coderet, Oberoligozän (THALER 1966: 113) beschrieben.

Nur drei Zähne dokumentieren das Vorkommen dieser Gruppe auch in Heimersheim.

⁴) Die Funde aus Mège und Pech-Crabit wurden inzwischen von VIANEY-LIAUD (1974) zusammen mit Resten aus anderen Quercy-Lokalitäten einer neuen Spezies *Palaeosciurus goti* zugeordnet.

1.4.1. „*Sciurus*“ sp.

Familie Sciuridae GRAY, 1821

Unterfamilie Sciurinae BAIRD, 1857

Tribus Sciurini BURMEISTER, 1845

Gattung *Sciurus* LINNE, 1758„*Sciurus*“ sp.1954 *Sciurus* — TOBIEN, Eine stampische Kleinsäugerfauna: 5651966 *Sciurus* — THALER, Les Ronqueurs fossiles du Bas-Languedoc: 2151969 *Sciurus* sp. — VIANEY-LIAUD, Ronqueurs de l'Oligocène moyen: 237

Fundort: Weinberg KÖHLER, ca. 400 m NW Ortsmitte Heimersheim (Bl. 6214 Alzey, R 34 33 990, H 55 14 840) bei Alzey (Rheinhessen).

Fundsichten: Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel. Stampium. Wende Mittel-/Oberoligozän.

Material: 1 M₁, 1 M₂. — 1 P⁴.

Maße (in mm):

Typ	L.	B.
M ₁	1,20	1,23
M ₂	1,47	1,43
P ⁴	1,27	1,09

1.4.1.1. Beschreibung des Materials

Bei dem linken M₁ (Abb. 41 a, HLM/Hhm. 414) handelt es sich um einen senilen Zahn mit weit fortgeschrittener Kauflächenusur, welche nur noch wenig Relief erkennen läßt. Sein Umriß ist etwa rechteckig bei deutlicher Breitenreduktion im Vorderabschnitt. Der Bauplan der Zahnkrone⁵ kommt dabei jedoch noch gut zum Ausdruck.

Proto- und Hypoconid auf der Labialseite sind etwa gleichstark. Beiden Höckern ist ein schwaches Mesoconid zwischengeschaltet, das sich dem Hypoconid eng anschließt und nach vorn über einen schmalen Längsgrat, das Endolophid, mit dem Protoconid verbunden ist. Die beiden Haupthöcker auf der Lingualseite, nämlich Meta- und Entoconid, werden durch eine Schmelzleiste miteinander verbunden, deren mittlerer Abschnitt zu einem kleinen Zwischenhügel, dem Mesostylid, aufgetrieben ist.

Ento- und Hypoconid werden am hinteren Zahnrand durch das Posterolophid miteinander verbunden, dessen unregelmäßige Gliederung ein schwaches Hypoconulid erkennen läßt. Die Verbindung zwischen Meta- und Protoconid am vorderen Zahnrand besorgt das Anterolophid mit einer unbedeutenden Anschwellung in Protoconidnähe, die als Anteroconid zu deuten ist.

Hinter diesem Vordercingulum liegt ein weiterer kurzer Quergrat, welcher als Metalophid — schräg nach vorn vom Protoconid ausgehend — dieses mit dem Metaconid verbindet. Die von den genannten Strukturen umschlossene zentrale Kauflächendepression ist sehr flach und in sich nicht weiter untergliedert.

⁵) Terminologie nach DE BRUIJN 1966.

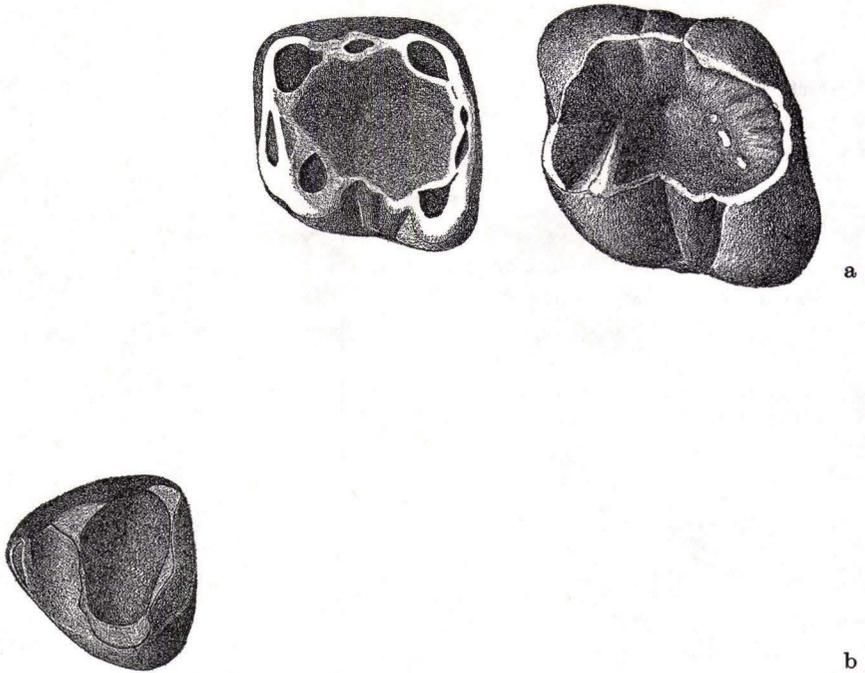


Abb. 41. „*Sciurus*“ sp. von Heimersheim. $\times 25$.

- a) M_1-M_2 inf. sin. (zusammengestellt). M_1 : HLM/Hhm. 414, M_2 : HLM/Hhm. 417.
 b) P^4 sup. sin.: HLM/Hhm. 418.

Der Außenrand des M_1 läßt hinter dem Protoconid eine deutliche Einbuchtung erkennen.

Der linke M_2 (Abb. 41 a, HLM/Hhm. 417) ist im Gegensatz zu dem M_1 kaum usiert. Er ist größer, sein Umriß mehr rhombisch, die Vorderpartie nur geringfügig verschmälert. Grundsätzlich sind die gleichen Kauflächenstrukturen vorhanden, wenn auch im einzelnen etwas abweichend ausgebildet. So reicht z. B. das Metalophid linguad nicht so nahe an das Metaconid heran, auch endet das Anterolophid labial noch vor dem Protoconidvorderabhang. Ferner ist das Mesostylid am inneren Kauflächenrand vom Entoconid durch einen tiefen Taleinschnitt getrennt. Andeutungen eines Hypoconulid sind in dem schmalen Schlußeingulum nicht zu erkennen. Die zentrale Senke des M_2 ist in sich durch verschiedene flache Schmelzwülste — welche radial auf das Zentrum der zentralen Kauflächendepression gerichtet sind — unregelmäßig gegliedert.

Der linke P^4 (Abb. 41 b, HLM/Hhm. 418) gehört wiederum einem senilen Tier an. Dies zeigt die starke Usur, welche lediglich noch ein u-förmiges Trigonum — schräg nach hinten gerichtet — und die Andeutung eines Anterolophs, sonst aber kaum ein Relief erkennen läßt. Die verhältnismäßig geringe Größe dieses Zahnes ist teilweise auf die tiefe Abrasion zurückzuführen, zu der noch eine beträchtliche postmortale Korrosion kommt.

1.4.1.2. Vergleiche

Die Gruppe der Petauristinae, deren früheste Vertreter erst im Miozän (Niveau von Laugnac) bekannt sind (THALER 1966, MEIN 1970), scheidet wegen der größeren Abmessungen und des anderen Bauplans ihrer Gebisse für einen Vergleich aus.

Unter den Sciurinae kommt als einziges das Tribus Sciurini mit dem Genus *Sciurus* für einen Vergleich in Betracht. Die Heimersheimer Form — die Verf. in Anbetracht der Tatsache, daß eine praktikable Systematik bisher noch nicht vorliegt, mit Vorbehalt diesem Genus anschließt — unterscheidet sich von dem rezenten *Sciurus vulgaris* lediglich durch ein stärkeres Mesoconid und die Andeutung eines Hypoconulids. Allenfalls ist auch das Anteroconid besser entwickelt. Weitere Unterschiede lassen sich anhand des spärlichen Materials nicht feststellen. Aus dem gleichen Grunde ist auch eine spezifische Bestimmung der Heimersheimer Sciuridenreste ausgeschlossen.

2. Zur Biostratonomie der Fundstelle Heimersheim

2.1. Die Zusammensetzung der Wirbeltiergesamtf fauna

Wie schon im einleitenden Kapitel (vgl. Abschn. 0.2. Fundgeschichte) erwähnt, setzt sich die Heimersheimer Fauna aus einer Reihe verschiedener Komponenten zusammen. Diese verteilen sich auf die folgenden Gruppen:

Pisces

Eine größere Anzahl von winzigen Fischwirbeln sowie Schlundzähnen von Cyprinoiden.

Reptilia

Chelonia. — Panzer- und Extremitätenbruchstücke von Landschildkröten. Diese Panzerreste stellen mit Flächen von bis zu einigen cm² die größten Wirbeltierreste von Heimersheim.

Lacertilia. — Kieferreste, Wirbel und zahlreiche plättchenförmige Hautverknöcherungen von kleinen Schleichen (*Ophisaurus*).

Mammalia

Die Säugetiere sind in Heimersheim mit rd. 1650 überwiegend isolierten Gebißresten zahlenmäßig am stärksten vertreten. Dazu kommt eine größere Anzahl von Wirbel- und Extremitätenresten, die in der vorliegenden Arbeit nicht weiter erfaßt wurde. Im einzelnen lassen sich die folgenden Gruppen feststellen:

Marsupialia. — W. v. KOENIGSWALD (1970: 46) bestimmte im Rahmen seiner Untersuchungen an oligo- und miozänen Beuteltieren 22 Molaren aus Heimersheim als *Peratherium* sp., wobei er zwei Formen unterschied, von denen die eine zu *P. frequens gaimersheimensis* gehört. Ob es sich bei der anderen um eine weitere *frequens*-Unterart oder um eine neue Spezies handelt, steht noch nicht fest.

Insectivora. — J. H. HUTCHISON stellte 1969 bei einer Überprüfung des Insektenfresser-Materials insgesamt 22 Talpidenzähne fest. Zu den Erinaceiden gehören 11 Zähne, die z. T. noch in Kieferbruchstücken stehen.

Darüber hinaus liegen noch 395 Gebißreste vor, die in der Mehrzahl Vertretern von Soriciden zugerechnet werden müssen.

Carnivora. — Hierher gehört als einziger Beleg das Unterkieferfragment eines kleinen Musteliden, welches TOBIEN (1954: 565) der Gattung *Plesictis* anschloß.

Artiodactyla. — Die Gruppe der Paarhufer ist in Heimersheim durch 71 — seltener noch im Verband von Kieferfragmenten befindliche — Zähne repräsentiert, welche einer Form aus der Familie der Caenotheriidae angehören.

Rodentia. — Nach den Ergebnissen des Systematischen Teils dieser Arbeit verteilen sich die insgesamt bestimmten 1121 Nagerzähne (Molaren, Prämolaren und Milchzähne) auf 10 verschiedene Spezies, nämlich

- Taeniodos hexalophodus* BAHLO, 1972
Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis n.sp.
Paracricetodon walgeri BAHLO, 1972
Eucricetodon moguntiacus n.sp.
Eucricetodon atavus (MISONNE, 1957)
 ?*Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY, 1971
Gliravus tenuis n.sp.
Oligodyromys planus n.g., n.sp.
Glirudinus cf. *praemurinus* (FREUDENBERG, 1941)
 „*Sciurus*“ sp.

Hinsichtlich der Häufigkeit in der Überlieferung sind die Theridomyiden (46%) und Cricetiden (43%) bei weitem am stärksten vertreten. Die Gliriden (10%) treten demgegenüber verhältnismäßig in den Hintergrund und die Sciuriden (<1%) spielen schließlich eine völlig untergeordnete Rolle (Abb. 42).

Diese prozentuale Häufigkeit ist der Größenverteilung der Heimersheimer Gebißreste nicht proportional. Während *Taeniodos hexalophodus* und *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis* zwar die größten Gebißreste stellen und dabei insgesamt am häufigsten sind, ist die zahlenmäßig wichtigste Einzelspezies *Eucricetodon moguntiacus* (31%) wesentlich kleiner und liegt erheblich unter den Abmessungen des großen *Paracricetodon walgeri*, dessen Zähne nur einen Anteil von 8% ausmachen.

Eucricetodon atavus liegt an der Obergrenze der Größenvariabilität von *Eucricetodon moguntiacus*, ist gegenüber diesem aber nur mit 2% aller Gebißreste repräsentiert, wohingegen der winzige ?*Pseudocricetodon philippi* immerhin 3% aller Zähne stellt.

Entsprechendes gilt für die Gliriden, bei denen *Gliravus tenuis* (8%) wesentlich häufiger vorkommt als der deutlich größere *Oligodyromys planus* mit 1%.

Schließlich sind auch gegenüber den anderen Nagergruppen die Sciuridenzähne teilweise wesentlich stärker. Ihr Anteil beträgt jedoch nur 0,3%.

Hinsichtlich der Häufigkeitsverteilung der Heimersheimer Säugetierreste ergibt sich das in Abb. 43 dargestellte Bild. Diese Anteile gelten selbstverständlich unter dem

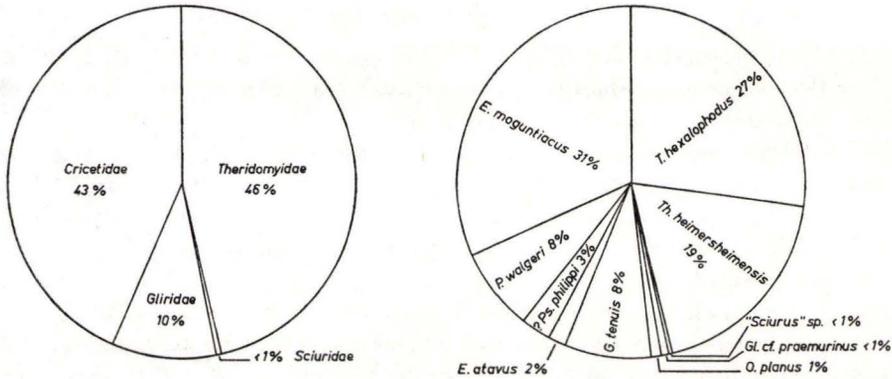


Abb. 42. Die prozentuale Häufigkeit der Heimersheimer Nagergruppen (links) und ihrer einzelnen Spezies (rechts).

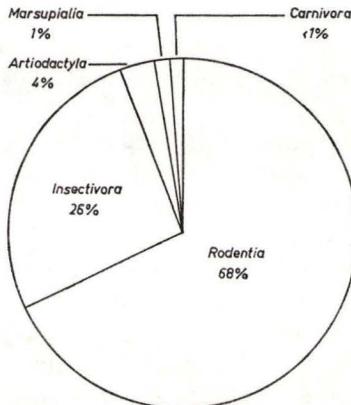


Abb. 43. Die prozentuale Häufigkeit der Heimersheimer Säugerreste nach den einzelnen Ordnungen.

Vorbehalt, daß ihnen lediglich eine Auszählung der Gebißreste zugrunde liegt. Bei Berücksichtigung auch der übrigen Skelettelemente könnten sich im einzelnen noch Verschiebungen ergeben — die jedoch geringfügig sein und an der Gesamtverteilung der einzelnen Gruppen nicht viel ändern dürften.

Geht man davon aus, daß neben den 10 Nagerspezies jede Familie der übrigen Säugerordnungen — Insectivora (3), Artiodactyla (1), Carnivora (1) und Marsupialia (1) — durch jeweils eine Spezies vertreten ist (was sich u. U. allerdings bei den Insectivora und Marsupialia als zu wenig erweisen dürfte), ergibt sich eine Liste von 16 Arten. Damit wird die von TOBIEN (1954: 565 und 1968: 556) vorläufig getroffene Feststellung über die Zusammensetzung der Heimersheimer Säugetierfauna praktisch bestätigt.

2.2. Typus und Genese der Lagerstätte

Entwicklungsgeschichtlich eng mit dem Oberrheingraben verknüpft, bildet das Mainzer Becken als dessen nördliche Ausbuchtung ein tertiäres Senkungsfeld innerhalb der paläozoischen Saar-Saale-Senke.

Sein Unterbau besteht aus Oberrotliegendem. Die darüber liegende tertiäre Sedimentfüllung reicht nach SONNE (1969: 84, 85) im wesentlichen von den eozänen Basistonen bis zu den untermiozänen Hydrobienschichten. Letztere werden streckenweise noch durch die — einem älteren Urrhein zuzuschreibenden — unterpliozänen Dinotheriensande überdeckt.

Die Oligozänentwicklung ist im unteren Abschnitt durch die marine Transgression der Mittleren Pechelbronner Schichten auf die eozänen Basistone bzw. direkt auf das Oberrotliegende gekennzeichnet. Nach einer Schichtlücke, die zeitlich den Oberen Pechelbronner Schichten im Oberrheingraben entsprechen könnte, setzt mit Beginn des mittleren Oligozäns die Ingression des Rupelmeeres ein, in deren Folge das gesamte Mainzer Becken überflutet wird.

Die dabei abgelagerte mächtige Rupeltonserie wird überlagert von einer überwiegend brackischen Schleichsandfolge, die gewöhnlich dem höheren Rupelium (d. h. dem oberen Mitteloligozän) zugerechnet wird. Den küstenfernen Rupelton/Sleichsand-Bildungen entspricht dabei die randliche Grobfazies des Unteren/Oberen Meeresandes.

An der Wende Mittel-/Oberoligozän geht die Schleichsandfazies in die ebenfalls meist brackische — aber auch marine Einschlüge aufweisende — typische Cyrenenmergelfazies über. Im höheren Oligozän kommt es dann zu einer Regression unter Bildung der Süßwasser- und Landschneckenkalke des Mainzer Beckens.

Das von WALGER (1953: 50) aufgenommene Profil durch die Heimersheimer Fundschichten (vgl. Abschn. 0.4) liegt im lithologischen Übergangsbereich zwischen Schleichsand und Cyrenenmergel.

TOBIEN (1968: 555, 556) hatte diese innerhalb des brackischen Schleichsand/Cyrenenmergel-Komplexes ausgebildete Lagerstätte dem Typus „Größere Becken“ zugeordnet, wobei er die bei Heimersheim angetroffenen Kleinsäuger mit *Anthracotherium*-Funden aus einer küstennahen Trümmerkalkfazies vom „Gross“ westlich Alzey — die zeitlich dem Cyrenenmergel entsprechen dürfte — der gleichen Faunengemeinschaft zurechnete.

Diese Tiere haben nach TOBIEN (1968: 556) auf dem nahe westlich bzw. nordwestlich benachbarten Festland (der Pfälzer Sattel bildete hier den Westrand des damaligen Sedimentationsbeckens) gelebt. Nach ihrem Tode wurden die mehr oder weniger vollständigen Skelette in den eigentlichen Sedimentationsraum eingeschwemmt.

Die tonig-mergeligen Ablagerungen des Heimersheimer Fundhorizonts weisen insgesamt auf ruhige und schwache Strömungsverhältnisse hin, unter denen nur noch kleine und kleinste Skelettelemente transportiert und schließlich eingebettet werden konnten, welche für diese Lokalität so charakteristisch sind.

Der Erhaltungszustand des Heimersheimer Materials (scharfkantige Bruchränder, praktisch keine Spuren von Abrollung, Überlieferung feinsten morphologischer Details an Knochen und Zähnen) schließt einen längeren Transport aus: die Einbettung

dürfte bald nach Zerlegung der Kadaver erfolgt sein. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß z. B. die Häufigkeit der einzelnen Zahntypen bei den verschiedenen Nagerspezies immer wieder zu einer — innerhalb der Spezies — nicht übermäßig unterschiedlichen Anzahl von Individuen hinführt. Dies sei nachstehend an den Gebißresten von *Taeniodus hexalophodus* näher erläutert. Hier ergibt die Auszählung der einzelnen Zahntypen — wobei ein gleiches Verhältnis von rechten und linken Zähnen als realistisch zugrunde gelegt wird — folgende Individuenzahlen:

Zahntyp/Anzahl	Mittl. Anzahl Individuen
23 D ₄	11,5
28 P ₄	14,0
73 M ^{1/2}	18,25
23 M ₃	11,5
27 D ⁵	13,5
19 P ⁴	9,5
82 M ^{1/2}	20,5
25 M ³	12,5

Dieses willkürlich ausgewählte Beispiel (bei den anderen Spezies finden wir vergleichbare Schwankungsbreiten, die allenfalls etwas größer oder geringer sein können) belegt anschaulich, daß nach Zerlegung der Skelett- und Kieferknochen praktisch keine weitere Sonderung mehr stattgefunden haben kann. Die zerfallenen Reste dürften rasch auf einer Fläche von nur wenigen m² (diese geringe Ausdehnung geht aus den Messungen während der 1958 durchgeführten Grabungen hervor) von Sediment überdeckt und konserviert worden sein.

Die für das Oligozän des Mainzer Beckens einmalige Konzentration von Mammalierresten wirft die Frage nach der Herkunft dieser Reste und der Ursache ihrer Anreicherung auf. Hier kann für die Kleinsäuger am ehesten angenommen werden, daß durch die Gewölle von Greifvögeln an deren Horst- oder Rastplätzen auf dem benachbarten Festland eine Ansammlung von Skelettelementen entstand, welche dann dem nahegelegenen Sedimentationsraum zugeführt wurden.

Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt ENGESSER (1972: 347) in seiner Arbeit über die obermiozäne Säugerfauna von Anwil (Baselland/Schweiz). Auch hier werden Greifvögel (von denen allerdings Skelettreste ebenfalls nicht angetroffen wurden) als „Konzentratoren“ der Kleinsäugerfunde angenommen. Dabei vermutet ENGESSER, daß die Knochenreste schon vor ihrer Einbettung durch Humussäuren auf dem Waldboden teilweise zersetzt wurden, wodurch in Anwil überwiegend Einzelzähne überliefert sind.

Diese Annahme ließe sich im Hinblick auf das praktisch völlige Fehlen von Kieferresten ohne weiteres auch auf Heimersheim übertragen. Geklärt werden müßte in diesem Fall jedoch noch, warum nicht auch die in großer Zahl vorhandenen Extremitäten- und übrigen Skelettknochen stärker angegriffen und reduziert wurden.

2.3. Paläoökologie

Die in Heimersheim angetroffenen Nagerspezies erlauben gewisse Rückschlüsse auf die im Hinterland des Schleichsand/Cyrenenmergel-Beckens seinerzeit vorhandenen

Biome. Selbstverständlich haftet einer solchen Rekonstruktion fossiler Verhältnisse große Unsicherheit an, da überwiegend — wie wohl auch im vorliegenden Fall — nur Ausschnitte des wirklichen Artenspektrums der Beobachtung zugänglich sind (ROTHAUSEN 1969: 82, 83). Dazu kommt, daß man hinsichtlich der Lebensweise ausgestorbener Nagetiere wie Säugetiere überhaupt allein auf Analogieschlüsse, ausgehend von den rezenten Verhältnissen, angewiesen ist. Die nachstehenden Überlegungen, in die auch die übrigen Heimersheimer Mammalier-Gruppen einbezogen werden, müssen unter diesen Vorbehalten gesehen werden.

Steppenregion. — Für die Cricetiden ist eine bodenbewohnend-grabende Lebensweise anzunehmen. Dies setzt mit großer Wahrscheinlichkeit ein trockenes Habitat von waldfreiem, steppenartigem Charakter voraus.

Von den Theridomyiden ist in dieser Hinsicht nur wenig bekannt. Sie waren nach THALER (1966: 224) vielleicht teilweise wasserlebend, weisen nach LAVOCAT (1951: 72) und HUGUENEY (1969: 183) möglicherweise aber auch auf ein Nahrungsregime hin, das demjenigen der Lagomorphen vergleichbar ist. Letztere Annahme wird gestützt durch die Tatsache, daß sich die Gebisse der jüngsten oberoligozänen Theridomyiden in der Ausbildung von Zement und Hypsodontie den Lagomorphengebissen gegenüber auffallend konvergent verhalten. Hier sei daran erinnert, daß auch *Taeniodus hexalophodus* an seinen mäßig hypsodonten Zahnkronen ebenfalls schon deutliche Spuren von Zement aufweist (es handelt sich dabei um die frühesten entsprechenden Bildungen im Oligozän). Damit kann wohl für diese Art ebenfalls ein trockenes Habitat angenommen werden, das demjenigen der Cricetiden und einiger Lagomorphen am ehesten vergleichbar ist (vgl. hierzu auch ROTHAUSEN 1969: 91). Offenbleiben muß dagegen weiterhin die Frage nach dem Lebensraum des zweiten Theridomyiden *Th. (Blainvillimys) heimersheimensis*.

Busch- und Waldregion. — Anders als die vorgenannten Gruppen deuten die Heimersheimer Gliriden- und Sciuridenspezies auf ein Biom hin, das durch trockene, schattige Laubwälder mit Buschbestand bzw. Nadelwälder gekennzeichnet ist.

Dieser Lebensraum könnte nach ROTHAUSEN (1969: 90) auch für die Musteliden-, Erinaceiden- und Cainotheriidenspezies von Heimersheim angenommen werden.

Uferregion. — In diesem, durch Buschwerk und Wiesen in der Nachbarschaft von Bächen und Flüssen gekennzeichneten Bereich könnten *Peratherium* und die Talpiden gelebt haben. Mit großer Wahrscheinlichkeit gehören hierher auch die Soriciden von Heimersheim, weil diese Gruppe rezent sowohl im Wasser jagende als auch wald- und buschbewohnende Formen umfaßt.

Diese Untergliederung in verschiedene Lebensräume stellt lediglich einen Versuch dar, wie er sich bei der unterschiedlichen Zusammensetzung der Heimersheimer Säugetierfauna anbietet. Er sagt dabei noch nichts über die räumliche Ausdehnung der einzelnen Biome aus. Möglicherweise steht man einer Landschaftsdifferenzierung gegenüber, welche nur kleinsten Raum beanspruchte und zwischen den drei genannten Regionen alle denkbaren Mischtypen hervorbrachte. Immerhin könnte die große Zahl der Cricetiden- und Theridomyidenreste von Heimersheim auf das Vorherrschen eines trockenen, waldfreien Habitats hindeuten.

3. Die Altersstellung von Heimersheim

3.1. Vorbemerkungen

Für das westeuropäische Tertiär wurde von THALER in mehreren Veröffentlichungen (1964, 1965, 1966 und 1970) eine chronologische Abfolge von Säuger-„Zonen“ begründet, die sich im wesentlichen auf die Untersuchung von Lophiodonten und Rodentiern stützt.

Diese biostratigrafische Gliederung konnte inzwischen durch eine Reihe von Säugetierpaläontologen überprüft und — abgesehen von einigen unterschiedlichen Detailergebnissen — im allgemeinen bestätigt werden. Sie umfaßt nach THALER (1970: 17, Tab. II) 22 verschiedene „Zonen“.

Bedenken wurden lediglich wegen des in dieser Stratigrafie bis 1966 verwendeten Begriffs der „Zone“⁶ laut — so erstmals durch FRANZEN (1968: 160), dann durch HARTENBERGER (1969: 57) und TOBIEN (1972: 31), wobei nach FRANZEN die „Zone“ als klare Begrenzung eines bestimmten Zeitabschnitts nicht geeignet ist, Ausschnitte („Momentaufnahmen“) aus kontinuierlichen entwicklungsgeschichtlichen Prozessen zu kennzeichnen. Diesem Autor zufolge sollte daher der Begriff „Zone“ besser durch den Begriff „stratigrafisches Niveau“ ersetzt werden.

THALERS eigene Bemerkungen zur Begriffsbestimmung (1970: 15, 16) sprechen jedoch nicht dagegen, die bisherigen „Zonen“ oder „Biozonen“ als „Niveaus“ zu bezeichnen, wie dies bei FRANZEN (1968), HARTENBERGER (1969) und VIANEY-LIAUD (1972b) — „niveaux-repères“ — sowie TOBIEN (1972) geschehen ist, und in der vorliegenden Arbeit gehandhabt wird.

3.2. Die Grobgliederung des westeuropäischen Tertiärs nach Säugetieren

Das Oligozän setzt nach THALER (1966: 185) mit dem Niveau von Montmartre ein. Dem schließt sich FRANZEN (1968: 164; 166, Tab.) an, wenn er die „deuxième masse du gypse“, welche „etwa“ dem Niveau von La Débruge entspricht — und die „première masse du gypse“ (= Niveau von Montmartre) unterlagert — bereits in das Unteroligozän stellt. Was nun FRANZEN als Niveau von La Débruge bezeichnet, ist bei THALER (1966) in das Niveau von Montmartre einbezogen. Später schlug THALER (1970) dann vor, La Débruge als Typuslokalität seines die beiden Gipskomplexe umfassenden Niveaus den Vorrang vor Montmartre zu geben. Somit liegt für beide Autoren die Grenze Eo-/Oligozän übereinstimmend zwischen den Niveaus von Euzet und La Débruge (wobei letzteres in seinem Fauneninhalt aber unterschiedlich definiert ist). Gleiches gilt für die Grenzziehung bei SCHMIDT-KITTLER (1971: Tab. 8).

Hinsichtlich der Montmartre-Gipse vertritt übrigens TOBIEN (1972: 32, 33, Tab. 4) insofern eine andere Anschauung, als er ihre Basis noch in das Obereozän (Niveau von Euzet) stellt. Auch hier setzt aber das Oligozän mit dem Niveau von „La Débruge + Montmartre“ ein.

⁶ Die „Zone“ ist in der Biostratigrafie bei HEDBERG (1972: 307—311) anders definiert und nur in Verbindung mit einer Spezies oder Gattung usw. bzw. mit mehreren Taxa gleichzeitig zu verwenden.

HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) legten dagegen die fragliche Grenze an die Basis des Niveaus von Euzet.

Dieser Vorschlag steht jedoch allein, nachdem auch nach den vorläufigen Ergebnissen der „Table Ronde Phosphorites du Quercy“ das Oligozän mit dem Niveau von La Débruge beginnt (DE BONIS et al.: Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy, 1972, Tab.1).

Stärker abweichende Auffassungen bestehen dagegen hinsichtlich der Grenzziehung zwischen Unter- und Mitteloligozän. Entscheidend ist für THALER (1966: 204) die Zeitmarke der „grande coupure“ STEHLINS (1909), welche seinem Urheber zufolge nach Frohnstetten bemerkbar wird und der nächstjüngeren Fauna von Ronzon bereits ein neues Gepräge verleiht. Da THALER (1966) nun Frohnstetten noch in das Niveau von Montmartre bzw. (1970) La Débruge einbezieht, liegt die Grenze Unter-/Mitteloligozän diesem Autor zufolge zwischen den Niveaus von La Débruge und Ronzon (letzteres wurde von ihm — 1970 — durch das Niveau von Hoogbutsel ersetzt). FRANZEN (1968: 164, 166, Tab.), der Frohnstetten nach STEHLIN wieder als selbständiges Niveau aufgriff, legt (wie auch SCHMIDT-KITTLER, 1971: Tab.8) seine Grenze entsprechend zwischen die Niveaus von Frohnstetten und Ronzon.

Übereinstimmend setzen auch HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) und die Table Ronde (1972) den Beginn des Mitteloligozäns mit dem Niveau von Ronzon bzw. Hoogbutsel fest (dieses folgt letzterem Team zufolge im Quercy auf ein neu eingeführtes Niveau von San Cugat. Zwischen beiden liegt die „grande coupure“).

Eine etwas andere Grenzziehung ergibt sich jedoch aus den Verhältnissen im Oberrheingraben und im Mainzer Becken. Hier setzt man konventionell den Beginn des Mitteloligozäns mit der Ablagerung der Rupeltonserie bzw. des randlich ausgebildeten Meeressandes fest. Die darunter lagernden Oberen Pechelbronner Schichten des höheren Unteroligozäns „enthalten Elemente der unteroligozänen Einwanderung (Lobsann, Pechelbronn), liegen somit oberhalb der ‚grande coupure‘ und gehören demnach in das Niveau von Ronzon“ (TOBIEN 1972: 33). Somit fallen Ronzon bzw. Hoogbutsel in das obere Unteroligozän, das Mitteloligozän setzt im Rheingraben und Mainzer Becken biostratigrafisch erst mit dem nächstjüngeren Niveau von Montalban ein.

Problematisch war bisher die stratigrafische Position der übrigen, auf Montalban folgenden jüngeren Säugerniveaus. Dies ist auf den Umstand zurückzuführen, daß die Zeitmarken Wende Rupelium/Chattium und Wende Chattium/Aquitaniun, wie sie in Deutschland definiert sind, nicht oder nur unter großen Schwierigkeiten auf andere Tertiärgebiete, vor allem in Frankreich — wo andererseits die Säugerniveaus etabliert wurden — übertragen werden können. Bezüglich der gesamten hiermit zusammenhängenden Problematik sei auf die detaillierten Ausführungen THALERS (1966: 199—200, 229—231) verwiesen. Diese Überlegungen führten den Autor (1966: 188, Tab.5) schließlich dazu, das über Montalban (seinerzeit: La Sauvetat) gelegene Niveau von Antoint mit Vorbehalt noch dem Mitteloligozän zuzuweisen, d.h. die Grenze Mittel-/Oberoligozän zwischen die Niveaus von Antoint und Boningen (seinerzeit: Cournon) zu vermuten. Das Oberoligozän würde demnach aus den Niveaus von Boningen und Coderet aufgebaut.

Tab. 11. Die säugetierpaläontologische Gliederung des westeuropäischen Oligozäns bei den verschiedenen Autoren

	THALER, 1966 HUGUENEY, 1969	FRANZEN, 1968	THALER, 1970	HUGUENEY et al., 1971	SCHMIDT- KITTLER, 1971	TOBIEN, 1972	Table Ronde, 1972	vorliegende Arbeit	
Oberoligozän	Coderet		Rickenbach				Coderet	Coderet	Oberoligozän
			Cournon					Boningen	
	Cournon		Antoingt				Boningen	Antoingt	
Mittloligozän	Antoingt		Montalban	Antoingt	Antoingt		Antoingt	Heimersheim	Mittloligozän
	La Sauvetat			La Sauvetat	La Sauvetat	Montalban	Les Chapelins	Les Chapelins	
							Montalban		
	Ranzon	Ranzon	Hoogbutsel	Ranzon	Ranzon		Hoogbutsel	Montalban	
Unteraligozän	Montmartre	Frohnstetten		Montmartre	Frohnstetten	Ranzon	San Cugat	Hoogbutsel	Unteraligozän
		Montmartre	La Débruge		Montmartre	Frohnstetten		Frohnstetten	
		La Débruge		Euzet	La Débruge	Montmartre + La Débruge	La Débruge	La Débruge	

Diese Grenzziehung wird bei HUGUENEY (1968) und HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) beibehalten. Auch die Table Ronde (1972) und SCHMIDT-KITTLER (1971: Tab. 8) kommen zu dem gleichen Ergebnis. THALER (1970) korrelierte dagegen das Niveau von Antoingt unter Vorbehalt mit dem Chattium, weshalb hiernach das Oberoligozän mit dem Niveau von Antoingt einsetzen dürfte. Auch bei TOBIEN (1972) weist die stratigrafische Tabelle Montalban als einziges Säugerniveau im Mitteloligozän aus.

Unterschiedlich wurde bisher auch das Oligozän gegen das Miozän abgegrenzt.

Während für THALER (1966) das Oberoligozän (= oligocène terminal) noch mit dem Niveau von Coderet abschloß, stellt der gleiche Autor später (1970: 17, Tab. II) ein Niveau von Rickenbach (Rickenbach ist 1966 noch eine tiefere „sous-zone“, Küttigen eine höhere „sous-zone“ von Coderet) an die Stelle von Coderet. Dazu führt er folgendes aus:

„La zone de Coderet ayant été remplacée par celle de Rickenbach (zone 14) et la localité de Rickenbach étant plus ancienne que celle de Coderet, ceci a pour conséquence, suivant la nouvelle définition donnée aux zones, que l'ancienne sous-zone de Coderet se trouve transférée dans la zone de Paulhiac (zone 15). A l'intérieur de celle-ci il ne me paraît pas utile pour le moment de distinguer deux sous-zone.“

Dies bedeutet aber, daß die Lokalfauna von Coderet in das unterste Miozän gehören würde — was im Widerspruch zu den Ergebnissen anderer Autoren steht. So weist HUGUENEY (1969: 199, Fig. 116) Coderet mit den beiden stratigrafischen Untereinheiten Rickenbach und Küttigen dem Chattium zu, wobei klar auf die gegenüber dem

nächstjüngeren Niveau von Paulhiac bestehenden faunistischen Unterschiede hingewiesen wird. VIANEY-LIAUD (1972a) folgt in ihren Tabellen dem Vorgehen von HUGUENEY. Weiterhin findet man das Niveau von Coderet mit Rickenbach und Küttigen bei HUGUENEY & KISSLING (1972: 59, Fig. 2) — hier dem Stampium zugewiesen — gegen das Niveau von Paulhiac („Aquitanien“) klar abgegrenzt.

Schließlich erkennt auch die Table Ronde (1972) im obersten Abschnitt des Oligozäns wieder ein selbständiges Niveau von Coderet an.

Eine Übersicht der oben geschilderten Zusammenhänge vermittelt Tab. 11.

3.3. Die Säugerniveaus des Mittel- und Oberoligozäns

Vor einem Vergleich der Heimersheimer Nagerfauna mit anderen Faunen und damit einer stratigrafischen Einordnung dieser Fundstelle seien nachstehend die einzelnen Säugetierniveaus im westeuropäischen Mittel- und Oberoligozän mit ihrem faunistischen Inhalt kurz charakterisiert.

Aus Gründen der Vergleichbarkeit folgt Verf. dabei der durch die Table Ronde (1972, vgl. Abschn. 3.2) aufgestellten Abfolge. Bei diesen Niveaus, die im wesentlichen auf die Arbeiten von THALER und seiner Mitarbeiter zurückgehen, handelt es sich um Einheiten, deren Definition ausschließlich durch Nagerfaunen gegeben ist. Bis heute entscheidend ist hierbei die Entwicklung bestimmter Theridomyiden, deren einzelne Stadien u. a. von THALER (1966) und VIANEY-LIAUD (1972b) charakterisiert wurden.

Niveau von Hoogbutsel. — Dieses Niveau — ursprünglich von THALER (1966) als Niveau von Ronzon konzipiert — liegt nach TOBIEN (1972) im Top des Unteroligozäns, wird von anderen Autoren jedoch an die Basis des Mitteloligozäns gestellt. In jedem Fall folgen seine Säugerfaunen auf die „grande coupure“, welche sich z. B. auch im Quercy als „un phénomène brutal et rapide“ (Table Ronde 1972) bemerkbar macht. Das Niveau von Hoogbutsel ist im Hinblick auf seine Nagerfauna gekennzeichnet durch das erstmalige Auftreten von Cricetiden, Castoriden und Eomyiden. Gewisse Protrogomorpha und brachyodonte Theridomorpha sind verschwunden, Gliriden und Theridomyiden bleiben weiterhin präsent. Nach dieser tiefgreifenden Zäsur spielen sich dann in der Folgezeit noch verschiedene weitere Veränderungen ab (THALER 1966: 213ff.). Nach THALER (1966), VIANEY-LIAUD (1972b) und Ergebnissen der Table Ronde gehören die folgenden Lokalitäten mit Nagerfaunen in das Niveau von Hoogbutsel: Aubrelong 1, Fontaines-de-Vaucluse, Hoeleden, Hoogbutsel, Mazan, Ravet, Ronzon, Sainte-Marthe und Soumailles.

Typuslokalität — Hoogbutsel b. Boutersem, nahe Louvain/Belgien.

Theridomyiden-Leitform. — *Theridomys (Theridomys) aquatilis* AYMARD. Die übrige Nagerfauna setzt sich nach den Funden aus den vorgenannten Lokalitäten (s. hierzu auch MISONNE 1957) wie folgt zusammen:

?Apodontidae	<i>Sciurodon cf. cadurcensis</i> SCHLOSSER
Pseudosciuridae	<i>Adelomys palustris</i> MISONNE
	<i>Suevosciurus</i> sp.
Sciuridae	<i>Palaeosciurus</i> sp.
Eomyidae	<i>Eomys antiquus</i> (AYMARD)

Castoridae	<i>Steneofiber butselensis</i> MISONNE
Theridomyidae	<i>Theridomys (Blainvillimys) langei</i> VIANEY-LIAUD <i>Pseudoltinomys</i> cf. <i>gaillardi</i> (LAVOCAT) <i>Sciurromys</i> sp.
Cricetidae	<i>Eucricetodon atavus</i> (MISONNE)
Gliridae	<i>Gliravus</i> aff. <i>majori</i> STEHLIN & SCHAUB <i>Gliravus</i> sp. „ <i>Peridyromys</i> “ <i>micio</i> MISONNE

Niveau von Montalban. — Dem mittleren Abschnitt des Mitteloligozäns wurde von THALER (1966) ursprünglich ein Niveau von La Sauvetat zugeordnet. Diesen Namen findet man später noch bei VIANEY-LIAUD (1969), HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) und SCHMIDT-KITTLER (1971) in Verwendung. Schon 1970 ersetzte THALER dann La Sauvetat (der Überlieferung der von hier stammenden Funde haftet — ebenso wie bei den beiden anderen klassischen Auvergne-Lokalitäten Antoingt und Cournon — eine gewisse Unsicherheit an) durch das Niveau von Montalban.

Es handelt sich um das bisher am besten bekannte und untersuchte Säugerniveau, welches mit seinen verschiedenen Fundstellen rd. 65 diverse Spezies lieferte. Dem Niveau von Montalban sind nach THALER (1966, 1969, 1970), VIANEY-LIAUD (1969, 1972a, b) und Ergebnissen der Table Ronde (1972) die folgenden Lokalitäten zuzuordnen: Balm, Itardies 289, La Plante 2, La Nauze 2, La Sauvetat, Les Bories, Lovagny, Mas-de-Got, Mège, Montalban, Pech-Crabit, Roqueprune und Tarrega.

Typuslokalität. — Montalban, Aragon/Spanien.

Theridomyiden-Leitform. — *Theridomys (Blainvillimys) gregarius* SCHLOSSER.

Die Gesamtnagerfauna dieses Niveaus setzt sich folgendermaßen zusammen (Angaben nach den genannten Autoren unter Berücksichtigung von Ergebnissen der vorliegenden Arbeit):

?Paramyidae	<i>Plesispermophilus angustidens</i> FILHOL
Pseudosciuridae	<i>Suevosciurus</i> cf. <i>fraasi</i> (MAJOR)
Sciuridae	<i>Sciurus</i> sp.
Eomyidae	<i>Eomys</i> aff. <i>zitteli</i> SCHLOSSER
Castoridae	<i>Steneofiber</i> sp.
Theridomyidae	<i>Theridomys (Theridomys) major</i> GERVAIS <i>Pseudoltinomys nanus</i> THALER <i>Pseudoltinomys gaillardi</i> (STEHLIN & SCHAUB) <i>Pseudoltinomys</i> sp. <i>Sciurromys cayluxi</i> SCHLOSSER <i>Taeniodus curvistriatus</i> (POMEL) ? <i>Theridomys (Theridomys) lembronicus</i> BRAVARD
Cricetidae	<i>Eucricetodon atavus</i> (MISONNE) <i>Pseudocricetodon montalbanensis</i> THALER <i>Pseudocricetodon</i> aff. <i>philippi</i> HUGUENEY

	<i>Paracricetodon</i> cf. <i>walgeri</i> BAHLO
	<i>Eucricetodon</i> aff. <i>huerzeleri</i> VIANEY-LIAUD
Gliridae	<i>Gliravus</i> aff. <i>majori</i> STEHLIN & SCHAUB
	<i>Gliravus</i> aff. <i>tenuis</i> n. sp.
	<i>Gliravus</i> sp.
	„ <i>Dryomys</i> “ sp.
	<i>Oligodyromys</i> aff. <i>planus</i> n. g., n. sp.

Niveau von Les Chapelins. — Von VIANEY-LIAUD (1972a, b) eingeführt, wurde dieses Niveau durch die Ergebnisse der Table Ronde (1972) bestätigt. Nach diesen Arbeiten umfaßt es die folgenden Lokalitäten: Genebrières 1, Les Chapelins, Murs, St.-Martin-de-Briatexte.

Typuslokalität. — Les Chapelins, Vaucluse/Frankreich.

Theridomyiden-Leitform (nach VIANEY-LIAUD 1972b, Tab.). — *Theridomys* (*Blainvillimys*) *helmeri* VIANEY-LIAUD.

Die übrige — recht spärliche — Nagerfauna setzt nach VIANEY-LIAUD (1972a) und SCHAUB (1925) sich für dieses Niveau wie folgt zusammen:

Cricetidae	<i>Eucricetodon atavus</i> (MISONNE)
	<i>Eucricetodon incertus</i> (SCHLOSSER)
	<i>Pseudocricetodon montalbanensis</i> THALER
	<i>Pseudocricetodon</i> sp.
	<i>Paracricetodon spectabilis</i> (SCHLOSSER)

Niveau von Antoingt. — THALER (1966) hatte dieses Niveau mit den Unter-einheiten Mümliswyl (tieferer Abschnitt) und Oensingen (höherer Abschnitt) konzipiert. Zur Frage der Stellung von Antoingt innerhalb der Oligozänstratigraphie sei hier noch einmal auf Abschn. 3.2 verwiesen. Nach THALER (1966, 1970), VIANEY-LIAUD (1972a, b), HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) sowie der Table Ronde (1972) gehören die folgenden Lokalitäten dem Niveau von Antoingt an: Antoingt, Aubenas-les-Alpes, Espayrasse, Genebrières 2, Les Matelles, Mümliswyl, Oensingen, Perrier, Rigal-Jouet 1 u. 2, Saint-Martin-de-Castillon (Übergangsbereich zum Niveau von Les Chapelins) und Saint-Vincent-de-Barbeyrargues.

Typuslokalität. — Antoingt, Auvergne/Frankreich.

Theridomyiden-Leitform. — *Theridomys* (*Blainvillimys*) *blainvillei* GERVAIS⁷.

Die einzelnen, obengenannten Fundstellen ergeben im Hinblick auf die Nagerfauna die folgende Zusammensetzung:

⁷) Bei dieser Spezies handelt es sich um die für die „sous-zone“ von Mümliswyl bei THALER (1966) angegebene Leitform. Für Oensingen wird an gleicher Stelle *Theridomys* (*Blainvillimys*) *geminatus* THALER genannt, womit bereits ein Übergang zu dem nächstjüngeren Niveau von Boningen angezeigt ist. Im übrigen findet sich bei THALER (1970: 24) eine Tabelle, in welcher Oensingen dem ehemaligen Niveau von Cournon zugerechnet wird.

Eomyidae	<i>Eomys</i> cf. <i>antiquus</i> (AYMARD)
Theridomyidae	<i>Theridomys</i> (<i>Blainvillimys</i>) <i>geminatus</i> THALER
	? <i>Theridomys</i> (<i>Blainvillimys</i>) <i>gregarius</i> SCHLOSSER ⁸
	<i>Theridomys</i> (<i>Theridomys</i>) <i>lembronicus</i> BRAVARD
	<i>Issiodoromys minor</i> SCHLOSSER
	<i>Sciurromys quercyi</i> (STEHLIN & SCHAUB)
	<i>Archaeomys gervaisi</i> THALER
Cricetidae	? <i>Taeniodus curvistriatus</i> (POMEL)
	<i>Eucricetodon</i> „gr. <i>huberi-quercyi</i> “
	<i>Eucricetodon huerzeleri</i> VIANEY-LIAUD
	<i>Eucricetodon incertus</i> (SCHLOSSER)
	<i>Pseudocricetodon philippi</i> HUGUENEY
	<i>Pseudocricetodon</i> aff. <i>montalbanensis</i> THALER
	<i>Pseudocricetodon</i> sp.
	? <i>Paracricetodon dehmi</i> HRUBESCH
	<i>Paracricetodon spectabilis</i> (SCHLOSSER)
	<i>Melissiodon</i> sp.
Gliridae	<i>Heterocricetodon helbingi</i> STEHLIN & SCHAUB
	<i>Gliravus</i> aff. <i>majori</i> STEHLIN & SCHAUB
	<i>Pseudodryomys</i> aff. <i>fugax</i> HUGUENEY

Niveau von Boningen. — Bis zur Einführung dieser selbständigen stratigraphischen Einheit durch VIANEY-LIAUD (1972b) und die Arbeitsgruppe der Table Ronde (1972) war der gegenüber Coderet nächstältere Abschnitt im Oberoligozän Gegenstand verschiedener Vorstellungen. THALER (1966) hatte hier das Niveau von Cournon konzipiert mit Boningen als ältere und Aarwangen als jüngere Untereinheit, wobei er schon damals auf die um die Typuslokalität Cournon bestehende Unsicherheit hinwies. Dennoch wurde dieses Konzept von ihm noch 1970 wie auch von HUGUENEY (1969) beibehalten. VIANEY-LIAUD (1972b) unterschied später die beiden „niveaux-repères“ Boningen und Aarwangen. Schließlich steht Boningen als „gisement-repère“ im Oberoligozän neben Coderet allein (Table Ronde 1972). Das frühere Niveau von Aarwangen dürfte bei gleicher Theridomyiden-Leitform in das Niveau von Boningen dieser Definition einbezogen sein.

Typuslokalität. — Boningen, Solothurn/Schweiz.

Theridomyiden-Leitform. — *Theridomys* (*Blainvillimys*) *geminatus* THALER.

⁸) Diese Bestimmung ist unsicher. Die Form wurde von HUGUENEY, TRUC & PHILIPPE (1971) aus St.-Martin-de-Castillon als *Theridomys varians* THALER gemeldet (nach VIANEY-LIAUD 1972b: 1009 ist dieser Name mit dem obengenannten synonym). Die von letzterer Autorin 1972 erstellte Differentialdiagnose zwischen den Untergattungen *Blainvillimys* und *Theridomys* ist hier wohl noch nicht berücksichtigt, so daß eine Fehldeutung nicht ausgeschlossen werden kann.

Entsprechend muß auch die Bestimmung der beiden Spezies *Taeniodus curvistriatus* (POMEL) und *Paracricetodon dehmi* HRUBESCH noch einmal überprüft werden, da wegen der geringfügigen morphologischen Unterschiede durchaus auch an die beiden Heimersheimer Spezies *Taeniodus hexalophodus* BAHLO und *Paracricetodon walgeri* BAHLO bzw. mit diesen nahe verwandte Formen gedacht werden muß.

Nach VIANEY-LIAUD (1972a) und den Ergebnissen der Table Ronde (1972) dürften dem Niveau von Boningen die folgenden Lokalitäten angehören: ?Aarwangen, Boningen, Pech-du-Fraysse und Sarèle. Daraus ergibt sich die nachstehend aufgeführte übrige Nagerfauna:

Zapodidae	<i>Plesiosminthus</i> cf. <i>promyarion</i> SCHAUB
Sciuridae	<i>Heteroxerus</i> aff. <i>lavocati</i> HUGUENEY
Eomyidae	<i>Eomys</i> aff. <i>zitteli</i> SCHLOSSER <i>Eomys</i> sp.
Theridomyidae	<i>Issiodoromys pseudanaema</i> GERVAIS <i>Issiodoromys quercyi</i> (SCHLOSSER) <i>Issiodoromys</i> sp. <i>Archaeomys huerzeleri</i> THALER ? <i>Archaeomys laurillardii</i> GERVAIS
Cricetidae	<i>Eucricetodon huerzeleri</i> VIANEY-LIAUD <i>Eucricetodon quercyi</i> VIANEY-LIAUD <i>Eucricetodon incertus</i> (SCHLOSSER) <i>Pseudocricetodon</i> sp. <i>Heterocricetodon</i> cf. <i>helbingi</i> STEHLIN & SCHAUB <i>Melissiodon quercyi</i> SCHAUB
Gliridae	<i>Gliravus</i> aff. <i>bruijni</i> HUGUENEY <i>Glirudinus</i> aff. <i>praemurinus</i> (FREUDENBERG) <i>Peridyromys</i> sp.

Niveau von Coderet. — Auf die seit der Einführung dieses Niveaus durch THALER (1966) bestehenden unterschiedlichen Auffassungen hinsichtlich der Abgrenzung und Gliederung des jüngsten Oligozäns wurde weiter vorn (Abschn. 3.2) schon hingewiesen.

Zu den Fundlokalitäten dieses Niveaus gehören nach THALER (1966) und HUGUENEY & KISSLING (1972) Coderet, Gaimersheim, Küttigen, La Colombière, La Milloque, La Mine-des-Roys, La Fabrique, Massongy, Rances, Rickenbach, St.-Victor-la-Coste, Vaux und Vufflens-le-Château.

Typuslokalität. — Coderet-Bransat, Allier/Frankreich.

Theridomyiden-Leitform. — *Archaeomys laurillardii* GERVAIS.

Nach FREUDENBERG (1941), HUGUENEY (1969), HUGUENEY & KISSLING (1972) und THALER (1966) setzt sich die übrige Nagerfauna des Niveaus von Coderet wie folgt zusammen:

Apodontidae	<i>Allomys argoviensis</i> (STEHLIN & SCHAUB) <i>Allomys ernii</i> (STEHLIN & SCHAUB)
Zapodidae	<i>Plesiosminthus schaubi</i> VIRET
Sciuridae	<i>Heteroxerus lavocati</i> HUGUENEY <i>Heteroxerus paulhiacensis</i> BLACK „ <i>Sciurus</i> “ <i>solitarius</i> HUGUENEY ? <i>Palaeosciurus</i> sp. <i>taille feignouxi</i> POMEL

Eomyidae	<i>Eomys zitteli</i> SCHLOSSER <i>Eomys major</i> FREUDENBERG <i>Pseudotheridomys pusillus</i> FAHLBUSCH <i>Pseudotheridomys</i> aff. <i>schaubi</i> LAVOCAT bzw. aff. <i>parvulus</i> (SCHLOSSER) <i>Pseudotheridomys</i> sp. <i>Rhodanomys schlosseri transiens</i> HUGUENEY <i>Rhodanomys</i> sp.
Castoridae	<i>Steneofiber eseri antiquus</i> LAVOCAT <i>Chalicomys (Steneofiber) dehmi</i> FREUDENBERG
Rhizospalacidae	<i>Rhizospalax poirrieri</i> MILLER & GIDLEY
Theridomyidae	<i>Issiodoromys terminus</i> STEHLIN & SCHAUB <i>Issiodoromys pseudanaema</i> GERVAIS <i>Columbomys lavocati</i> THALER
Cricetidae	<i>Eucricetodon collatus longidens</i> HUGUENEY <i>Eucricetodon collatus</i> (SCHAUB) <i>Eucricetodon praecursor</i> (SCHAUB) <i>Eucricetodon incertus</i> (SCHLOSSER) <i>Pseudocricetodon montalbanensis</i> THALER <i>Pseudocricetodon thaleri</i> (HUGUENEY) <i>Adelomyarion vireti</i> HUGUENEY <i>Heterocricetodon gaimersheimensis</i> FREUDENBERG <i>Melissiodon</i> aff. <i>quercyi</i> SCHAUB <i>Melissiodon chatticus</i> FREUDENBERG
Gliridae	<i>Gliravus bruijni</i> HUGUENEY <i>Peridyromys murinus</i> (POMEL) <i>Glirudinus praemurinus</i> (FREUDENBERG) <i>Glirudinus glirulus</i> (DEHM) <i>Pseudodryomys fugax</i> HUGUENEY <i>Bransatoglis concavidens</i> HUGUENEY

3.4. Die Stellung von Heimersheim innerhalb der biostratigrafischen Abfolge des Mittel- und Oberoligozäns

THALER (1966: 215) war bei der Diskussion der Heimersheimer Nagerfauna — die er seinerzeit nicht selbst gesehen hatte — zunächst zu dem Ergebnis gekommen, daß Heimersheim dem Niveau von Cournon (Oberoligozän) angehören könnte. Es ist bekannt, daß diese Annahme auf der Fehlbestimmung von *Archaeomys laurillardii* beruht, der in dieser Fauna nicht vorkommt.

Dies wurde bei THALER (1969: 193, Fußnote 3) richtiggestellt, Heimersheim wurde nun dem Mitteloligozän zugerechnet, wobei wohl wegen *Taeniodus „curvistriatus“* an das Niveau von La Sauvetat gedacht war. Diese Einstufung erfolgte dann im gleichen

Jahr durch VIANEY-LIAUD (1969: 229, 237) — ohne daß jedoch eine nähere Begründung gegeben wurde — und behielt bis heute (VIANEY-LIAUD 1972a, b) ihre Gültigkeit, wenn auch inzwischen La Sauvetat durch Montalban ersetzt worden ist.

Weiter vorn wurde ausgeführt, daß Heimersheim nicht dem Niveau von Montalban angehört, sondern biostratigrafisch jünger ist. Diese Überlegungen seien für die einzelnen Nagerspezies im folgenden noch einmal nachvollzogen.

Theridomyidae. — *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n.sp. erlaubt keine ganz eindeutige Zuweisung zu der von VIANEY-LIAUD (1972b) definierten Entwicklungsreihe der Untergattung *Blainvillimys*. Weiter vorn (Abschn. 1.1.4.2.1.2) wurde gezeigt, daß diese Heimersheimer Form aufgrund der Häufigkeit von Synklinid I eine Zwischenstellung zwischen den Spezies *Th. (Blainvillimys) gregarius* und *Th. (Blainvillimys) helmeri* einnimmt, hinsichtlich der Kronenhöhe, der Relation K/L und des Taeniodontiegrades aber näher bei *Th. (Blainvillimys) langei* bzw. zwischen *langei* und *gregarius*, und in den Abmessungen schließlich im Bereich von *langei* steht. Angesichts dieser — im Sinne von VIANEY-LIAUD nicht ohne weiteres miteinander zu vereinbarenden — Kriterien hat Verf. die Auffassung vertreten, daß der Häufigkeit von Synklinid I vor den Größenverhältnissen und auch vor dem — sicher nicht völlig objektivierbaren — Ausmaß der Taeniodontie Priorität zuzuerkennen ist. In seiner Entwicklungshöhe würde *Theridomys (Bl.) heimersheimensis* damit zwischen den Spezies *gregarius* (Leitform des Niveaus von Montalban) und *helmeri* (Leitform des Niveaus von Les Chapelins) stehen.

Die sich daraus ergebende stratigrafische Folgerung für Heimersheim wird jedoch durch den Umstand eingeschränkt, daß die neue Spezies zwangsläufig einen Seitenzweig der *Blainvillimys*-Linie repräsentieren muß, dessen Entwicklungstempo vorerst noch nicht ermessen werden kann. Wenn auch mit einiger Wahrscheinlichkeit auszuschließen ist, daß *Theridomys (Bl.) heimersheimensis* noch mit der deutlich ursprünglicheren Spezies *langei* (Niveau von Hoogbutsel) etwa gleichzeitig lebte, ist es doch immerhin möglich, daß dieser Nager als konservative Form zeitgleich mit der etwas moderneren Art *helmeri* war, u. U. diese sogar noch überdauert hat.

Die zweite Theridomyiden-Gattung wird durch *Taeniodus hexalophodus* repräsentiert und ist bisher nur aus wenigen Fundstellen belegt (Quercy, Balm, La Sauvetat und St.-Martin-de-Castillon). Die letzteren drei Lokalitäten gehören dem Niveau von Montalban bzw. (St.-Martin-de-Castillon) dem Übergangsbereich zum nächstjüngeren Niveau von Antoingt an. Die Quercyfundstellen können sowohl älter als auch jünger sein.

In seiner Entwicklungshöhe geht *Taeniodus hexalophodus* sicherlich über die Spezies *T. curvistriatus* hinaus. Dies zeigt die Anlage einer 5. Außenbucht bei den Oberkieferzähnen — die weiter vorn als progressives Merkmal gedeutet ist — und die Ausbildung von Zement in den Kaufächenbuchten (Zement wird sonst erstmals bei evolvierteren Theridomyiden im Niveau von Coderet festgestellt). Unter der wahrscheinlichen Voraussetzung, daß *T. hexalophodus* sich von *T. curvistriatus* — und nicht unmittelbar von *T. avus* — herleiten läßt, spricht dieser Befund für ein gegenüber den Lokalitäten des Niveaus von Montalban jüngeres Alter. Dabei käme Les Chapelins oder ein höheres Niveau in Frage. Ein Abkömmling von *T. hexalophodus* ist bisher

nicht bekannt, so daß man über die Lebensdauer dieser Spezies nichts weiß. Entsprechend der wohl fast ausschließlich mitteloligozänen Verbreitung des Genus wird bis zum Beweis des Gegenteils angenommen, daß *T. hexalophodus* als verhältnismäßig evoluierte Form in den Übergangsbereich Mittel-/Oberoligozän gehört.

Geklärt werden muß im übrigen noch die spezifische Zugehörigkeit von *T. „curvistriatus“* aus St.-Martin-de-Castillon. Sollte diese Form sich als echter *curvistriatus* erweisen, würde Heimersheim noch jünger sein als diese Fundstelle (welche nach ihrer Gesamtfaua bisher etwa zeitgleich mit Heimersheim zu setzen ist) aus dem Übergangsbereich zum Niveau von Antoingt.

Cricetidae. — Die Heimersheimer Cricetidenfauna geht hinsichtlich ihrer Zusammensetzung mit vier Gattungen deutlich über die Verhältnisse im Niveau von Hoogbutsel (eine Gattung) hinaus. Dagegen kommt eine gleiche Anzahl gleicher Gattungen in den Niveaus von Montalban und Les Chapelins vor. Nicht erreicht wird die Vielfalt der noch jüngeren Niveaus, in denen zusätzlich *Melissiodon*, *Heterocricetodon* (Antoingt, Boningen, Coderet) und *Adelomyarion* (Coderet) angetroffen werden. Schon diese Tatsache legt einen Vergleich mit den Formen der Niveaus von Montalban und Les Chapelins nahe. Für *Eucricetodon moguntiacus* n.sp. wurde gezeigt, daß es sich um eine zu *E. huberi* aus Mümliswyl hinführende Form handeln dürfte (Abschn. 1.2.5.1.3). Stratigrafisch bedeutet dies, daß Heimersheim aus diesem Grunde etwas älter als Mümliswyl sein sollte (das Fehlen evoluierterer Theridomyiden, wie sie in Mümliswyl vorkommen, stützt diese Folgerung). Da Mümliswyl nun aber den tieferen Abschnitt des Niveaus von Antoingt vertritt, müßte Heimersheim einem etwas früheren Niveau angehören. Die Möglichkeit einer Einengung dieser Aussage zum Liegenden hin ist durch *Eucricetodon moguntiacus* nicht gegeben.

Hier gibt aber *Eucricetodon atavus* einige Anhaltspunkte. Diese Form ist im Gebiß progressiver als entsprechende Funde der gleichen Art aus den Niveaus von Hoogbutsel und Montalban (Abschn. 1.2.5.2.2). Sie dürfte auf einer ähnlichen Entwicklungsstufe stehen wie *E. cf. atavus* aus Les Chapelins, allenfalls noch ein um Nuancen moderneres Stadium vertreten. Nach diesem Befund ist Heimersheim mit Les Chapelins zu korrelieren bzw. um ein Weniges jünger.

?*Pseudocricetodon philippi* zeigt ausgezeichnete Übereinstimmung mit der Art aus St.-Martin-de-Castillon (Übergangsbereich zwischen den Niveaus von Montalban bzw. Les Chapelins und Antoingt). Eine entsprechende stratigrafische Korrelation liegt nahe und bestätigt eindrucksvoll die obigen Ergebnisse. Im Gegensatz zu den vorgenannten Formen erlaubt *Paracricetodon walgeri* keine Präzisierung der Altersstellung von Heimersheim. Das Genus wird zwar gehäuft im Mitteloligozän angetroffen, kommt vereinzelt aber auch in unter- und oberoligozänen Lokalitäten vor (Abschn. 1.2.4.1.2). Nur wenige Fundstellen sind dabei wirklich stratifiziert und der in dieser Arbeit diskutierten Abfolge einzugliedern. Erschwerend ist weiterhin die Tatsache, daß die insgesamt fünf verschiedenen Spezies aller Wahrscheinlichkeit nach fünf verschiedene Entwicklungszweige repräsentieren. Dadurch fehlt die Möglichkeit, innerhalb kontinuierlicher Formenfolgen evolutive Stadien zu bestimmen und zu einer relativen Altersfixierung zu kommen. Immerhin zeigt *Paracricetodon walgeri* jedoch eine gewisse Übereinstimmung mit einer etwas ursprünglicheren Form aus Balm, welche in die Vorfahrenschaft der neuen Spezies gestellt werden kann. Damit

erhält man einen vagen Anhaltspunkt dafür, daß Heimersheim gegenüber Balm (Niveau von Montalban) jünger sein muß.

Gliridae. — Mit drei Gattungen zeigt diese Familie in Heimersheim bereits eine Aufsplitterung, wie sie im Niveau von Hoogbutsel (2 Gattungen) noch nicht erreicht und erst im Niveau von Coderet (5 Gattungen) übertroffen wird. Besonders interessant erscheint dabei das Auftreten von *Glirudinus*, einem bisher erstmals im Niveau von Boningen, dann aber hauptsächlich im Niveau von Coderet, vorkommenden Genus sowie einer evoluierten Gattung *Oligodyromys*. Damit wirkt die Heimersheimer Gliridenfauna in ihrer Zusammensetzung bereits verhältnismäßig modern.

Gliravus tenuis n.sp. trägt als Repräsentant der ursprünglicheren Schläfer verhältnismäßig progressive Züge (Abschn. 1.3.3.1.2), welche diese Art als Ausgangsform des erstmals im Niveau von Boningen belegten *G. bruijni* bestimmen. Hieraus leitet sich zunächst einmal die Folgerung ab, daß Heimersheim älter als Boningen sein muß. Die relativ gute Übereinstimmung von *Gliravus tenuis* mit entsprechenden Funden aus Balm deutet andererseits darauf hin, daß Heimersheim auch dem Niveau von Montalban nicht allzuweit entfernt stehen dürfte. Diese Verhältnisse legen eine Einhängung von Heimersheim in die zwischenliegenden Niveaus von Les Chapelins oder Antoingt nahe.

Entsprechendes gilt für *Glirudinus* cf. *praemurinus*, der als Vorläufer der im Oberoligozän häufigen Spezies auf ein diesem Zeitabschnitt nahestehendes biostratigraphisches Niveau hindeutet. *Oligodyromys planus* n.g., n.sp. geht unmittelbar dem morphologisch sehr ähnlichen „*Peridyromys* nov. sp. B“ VOLLMAYRS aus dem Oberoligozän der süddeutschen Faltenmolasse voraus. Etwas ursprünglicher ist vielleicht eine Form aus Pech-Crabit (Niveau von Montalban), die Verf. als *O.* aff. *planus* angesprochen hat (Abschn. 1.3.4.1.2). Damit belegt auch *Oligodyromys planus* für Heimersheim eine Altersstellung zwischen dem Niveau von Montalban und der oberoligozänen Abfolge, wobei die gute Übereinstimmung mit der obengenannten Form aus Süddeutschland eine größere Nähe zum Oberoligozän wahrscheinlich macht. Dies würde am ehesten für eine Zuordnung der Heimersheimer Fauna in die Niveaus von Les Chapelins oder Antoingt sprechen.

Sciuridae. — Das Heimersheimer Fundgut beschränkt sich auf lediglich drei Molaren, die Verf. als zu „*Sciurus*“ sp. gehörig bestimmt hat. Nachdem Sciuridenreste nun bereits seit dem Niveau von Hoogbutsel bekannt sind und darüber hinaus im gesamten Oligozän vorkommen, haben diese spärlichen Funde keinerlei stratigraphische Aussagekraft.

Was besagt das Fehlen weiterer Gruppen? — Vergleicht man die Heimersheimer Faunenliste mit den weiter vorn (Abschn. 3.3) nach den verschiedenen anderen Lokalitäten zusammengestellten Übersichten, so vermißt man bestimmte, in diesen Fundstellen immer wiederkehrende Elemente. Hierher gehören die Eomyidae (Niveaus von Hoogbutsel, Montalban, Antoingt, Boningen, Coderet), Castoridae (Niveaus von Hoogbutsel, Montalban, Coderet), Zapodidae (Niveaus von Boningen, Coderet), Rhizospalacidae (Niveau von Coderet), ?Aplodontidae (Niveaus von Hoogbutsel, Antoingt, Quercylokalitäten), ?Paramyidae (Niveau von Montalban) und Pseudosciuridae (Niveaus von Hoogbutsel und Montalban). Bei den Pseudosciuridae handelt

es sich um eine nach der „grande coupure“ allmählich aussterbende Nagerfamilie. Eomyidae, Castoridae, Zapodidae und Rhizospalacidae sind im wesentlichen nach der „grande coupure“ neu erscheinende Familien, wohingegen ?Aplodontidae und ?Paramyidae alte Gruppen sind, welche mit bestimmten Formen auch nach dieser Zäsur fortbestehen.

Eine Deutung der Tatsache, daß Vertreter der einen oder anderen obengenannten Familie in Heimersheim nicht überliefert sind, ist in jedem Fall problematisch. Die Ursachen hierfür können biologischer, ökologischer und biostratonomischer Art sein und hier nur Gegenstand von Spekulationen bilden, die für eine Feinkorrelierung — wie sie anhand der überlieferten Fauna möglich ist — der Heimersheimer Fundstelle mit anderen Lokalitäten und den entsprechenden stratigrafischen Niveaus praktisch wertlos sind. Unter diesen Umständen wird auf eine Diskussion dieser Verhältnisse verzichtet.

Zusammenfassung. — Der Vergleich der Heimersheimer Nagerfauna mit den Formen anderer westeuropäischer Mittel- und Oberoligozänlokalitäten erlaubt eine verhältnismäßig enge biostratigrafische Eingrenzung dieser Fundstelle. Für die Korrelierung kommt teilweise das Niveau von Les Chapelins, teilweise auch das Niveau von Antoingt in Frage. Die Mehrzahl der Spezies deutet jedoch auf eine Mittelstellung zwischen beiden Niveaus hin.

3.5. Heimersheim als neues Säugerniveau

Die klar fixierte Stellung der Heimersheimer Nagerfauna sowohl innerhalb der mittel-/oberoligozänen biostratigrafischen Abfolge als auch im Rahmen der internationalen marinen Tertiärgliederung legt zusammen mit dem hier vertretenen Artenspektrum die Einführung eines neuen säugetierpaläontologischen Niveaus nahe.

Seine Definition beruht im Gegensatz zur Charakteristik aller weiter oben besprochenen Einheiten nicht auf dem Entwicklungsstand bestimmter Theridomyiden, sondern geht auf die Zusammensetzung der Gesamtnagerfauna und die evolutive Position ihrer einzelnen Komponenten zurück. Dabei ergibt sich eine gewisse Überlappung mit den liegenden und hangenden Niveaus, im wesentlichen aber eine Mittelstellung zwischen Les Chapelins und Antoingt.

Die Einschaltung des Niveaus von Heimersheim zwischen beide Einheiten bietet für die — vor allem auf französischen Faunen und Fundstellen basierende — westeuropäische Säugerstratigrafie den Vorteil einer weiteren Möglichkeit zur Korrelierung mit der marinen Gliederung des europäischen Tertiärs. Die Position der Heimersheimer Fundschichten liegt im Übergangsbereich Schleichsand/Cyrenenmergel der brackischen Schichtenfolge des Mainzer Beckens fest. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß HUCKRIEDE & GOMM (1972) eine Verzahnung von Cyrenenmergel- und Kasseler-Meeressand-Mollusken im nordhessischen Raum beschreiben konnten. Damit ist ein erster sicherer Beweis für die schon lange vermutete Zeitäquivalenz des Cyrenenmergels mit dem Kasseler Meeressand (= Chattium) erbracht.

Hiernach gehört die Säugerfauna von Heimersheim in den Übergangsbereich Rupelium/Chattium, vielleicht — nach dem lithologischen Profil der Fundschichten zu urteilen — noch in den tiefsten Teil des Chattiums (Abschnitt 0.4).

Dies hat für die mittel-/oberoligozäne Biostratigrafie folgende wichtige Konsequenzen:

Wenn Heimersheim im Grenzbereich Rupelium/Chattium (= Mittel-/Oberoligozän) steht, gehört das nächstältere Niveau von Les Chapelins dem obersten Rupelium (= Mitteloligozän), das nächstjüngere Niveau von Antoingt dem Chattium (= Oberoligozän) an. Somit kann die von der Table Ronde (1972) festgelegte Grenze mit dem Niveau von Antoingt im Top des Mitteloligozäns nicht länger aufrechterhalten werden. Gleichzeitig wird aber die Grenzziehung bestätigt, die THALER (1970) vorgenommen hatte und die sich auch in der Übersichtstabelle von TOBIEN (1972) findet.

4. Zusammenfassung

Mit der Lokalität Heimersheim wurde im Jahre 1951 die bisher bedeutendste Wirbeltierlagerstätte im Oligozän des Mainzer Beckens entdeckt. Die in blaugrauen Mergeln aus dem Übergangsbereich Schleichsand/Cyrenenmergel eingebetteten Reste sind in einem engen Größenbereich sortiert: es überwiegen kleine und kleinste Gebiß- und Skelettelemente.

Es handelt sich um Reste von Fischen, Reptilien und Säugetieren, wobei letztere den größten Teil des Materials ausmachen. Unter den Säugetieren wiederum entfallen — nach Gebißresten — 68% aller Funde auf die Gruppe der Nager. Die vergleichend-morphologische Untersuchung von 1121 Rodentia-Backenzähnen bildet die Grundlage für die vorliegende Arbeit. Sie lassen sich den folgenden vier Familien zuordnen: Theridomyidae, Cricetidae, Gliridae und Sciuridae.

Zu den Theridomyiden gehören *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n.sp. — ein Nager mit innerhalb des Subgenus mittlerer Entwicklungshöhe — und *Taeniodus hexalophodus* BAHLO, 1972, der bisher progressivste Vertreter dieser Gattung.

Die Cricetiden sind durch vier Arten belegt. *Eucricetodon moguntiacus* n.sp. zeigt als kleinster Angehöriger des Genus ein vergleichsweise kompliziertes Kauflächenbild und begründet zusammen mit anderen bereits bekannten Spezies eine neue phylogenetische Reihe. In etwas evoluerter Form repräsentiert *Eucricetodon atavus* (MISONNE, 1957) eine ursprüngliche, bereits im höheren Unteroligozän vorkommende Spezies. *Paracricetodon walgeri* BAHLO, 1972 ist kleiner als die früher beschriebenen Arten und vertritt bei verhältnismäßig ursprünglichem Kauflächengepräge wahrscheinlich einen weiteren Entwicklungszweig des immer noch recht lückenhaft bekannten und phylogenetisch stark aufgesplitteten Genus. *?Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY, 1971 ist durch sein einfaches Schmelzmuster und die winzigen Abmessungen seiner Zähne als Vertreter einer Gruppe sehr kleiner oligozäner Cricetiden gekennzeichnet.

Unter den drei Gliriden-Arten gehört lediglich *Gliravus tenuis* n.sp. einer archaischen Gattung an. Das Gebiß dieser Spezies trägt jedoch verhältnismäßig fortschrittliche Züge, welche direkt zu der jüngsten und progressivsten oberoligozänen Art *Gl. bruijnii* hinleiten.

Glirudinus cf. *praemurinus* (FREUDENBERG, 1941) ist der bisher früheste Repräsentant dieses evoluerteren, hauptsächlich erst im Oberoligozän vorkommenden Genus.

Als dritte Spezies steht *Oligodyromys planus* n.g., n.sp. für eine frühe, bereits im unteren Mitteloligozän, eventuell sogar noch eher auftretende Gruppe modernerer Gliriden.

Die spärlichen Seiuridenreste erlauben lediglich die Bestimmung von „*Sciurus*“ sp., wobei auf nähere Vergleiche mit Formen anderer Lokalitäten verzichtet werden muß.

Hinsichtlich der paläoökologischen Verhältnisse ergibt sich unter Berücksichtigung auch der übrigen Säugergruppen, daß man im Hinterland des seinerzeitigen Sedimentationsraumes im wesentlichen drei verschiedene Lebensräume annehmen muß. Für eine Steppenregion spricht die Cricetiden- und teilweise wohl auch die Theridomyidenfauna. Gliriden und Seiuriden, aber auch die Musteliden, Erinaceiden und Cainotheriden belegen die Existenz einer Busch- und Waldregion. Eine Uferregion in der Nachbarschaft von Bächen oder Flüssen dürfte der Lebensraum von Didelphiden und Talpiden, wahrscheinlich auch von Soriciden gewesen sein.

Biostratonomisch wird die Wirbeltierlagerstätte dem in Brackwassersedimenten ausgebildeten Typus „Größere Becken“ zugeordnet. Die Feinkörnigkeit der Fundschichten und die geringe Größe der Fossilreste weisen auf ausgesprochen ruhige Strömungsverhältnisse hin. Es ist anzunehmen, daß die einzelnen Skelettelemente bald nach ihrem endgültigen Zerfall im Sediment konserviert wurden, ohne daß vorher noch nennenswerte Transportvorgänge zu einer weiteren Sonderung geführt haben. Die Anreicherung der Kleinsäugerreste kann durch die Tätigkeit von Greifvögeln erklärt werden, die an ihren Horst- oder Rastplätzen Gewölle abgegeben haben, welche dann in den benachbarten Sedimentationsraum verfrachtet wurden.

Sowohl nach ihrem Artenspektrum als auch der Entwicklungshöhe der einzelnen Spezies kommt der Heimersheimer Nagerfauna biostratigrafisch im wesentlichen eine Mittelstellung zwischen den Niveaus von Les Chapelins und Antoingt zu. Dieses Ergebnis veranlaßt zur Einführung eines neuen, selbständigen Säugerniveaus in die bestehende Gliederung, dessen Besonderheit darin besteht, daß auch die Position in der marinen Stratigraphie klar definiert ist: Die Fundschichten gehören dem geologischen Profil zufolge in den Grenzbereich Rupelium/Chattium, d.h. an die Wende Mittel-/Oberoligozän.

Résumé

Le plus important groupement de vertébrés fossiles apparu jusqu'alors dans l'Oligocène du bassin de Mayence fut découvert en 1951 avec le gisement de Heimersheim. Les restes, encadrés dans des marnes gris-bleutées de la période de transition Schleichsand/Cyrenenmergel sont composés principalement de petits et très petits éléments de squelette ou de dentition.

Il s'agit de restes de poissons, de reptiles et de mammifères parmi lesquels ces derniers tiennent la place la plus importante. Parmi les mammifères, d'après les restes de dentition, 68% de tous les éléments passent dans le groupe des rongeurs. L'analyse comparative et morphologique de 1121 prémolaires et molaires prouvent l'existence de quatre familles de rongeurs: Theridomyidae, Cricetidae, Gliridae et Seiuridae.

Aux Theridomyidés appartiennent *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n.sp., rongeur d'un stade intermédiaire d'évolution dans le sous-genre — et *Taeniodus hexalophodus* BAHLO, 1972, jusqu' à présent le représentant le plus avancé de ce genre.

Les Cricétidés sont représentés par quatre espèces différentes: *Eucricetodon moguntiacus* n.sp., le plus petit de ce genre laisse apparaître un dessin de couronne relativement compliqué et fonde avec d'autres espèces déjà connues une nouvelle lignée phylogénétique. *Eucricetodon atavus* (MISONNE, 1957) un peu plus évolué, espèce primitive existant déjà dans l'Oligocène inférieur plus élevé. *Paracricetodon walgeri* BAHLO, 1972 est plus petit que les espèces décrites jusqu'alors. Il représente certainement, comparativement à l'ensemble originaire des faces occlusales, une autre branche d'évolution de ce genre encore très peu connu et phylogénétiquement très dispersé. ?*Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY, 1971 est de part le dessin de la surface occlusale et ses dents extrêmement petites, le représentant d'un groupe de très petits Cricétidés oligocènes.

Parmi les trois formes de Gliridés seul *Gliravus tenuis* n.sp. appartient à un genre archaïque. La dentition de cette espèce comporte cependant des caractéristiques relativement avancées, qui conduisent directement à *Gl. bruijni*, l'espèce la plus évoluée de l'Oligocène supérieur.

Glirudinus cf. *praemurinus* (FREUDENBERG, 1941) est jusqu'à présent le plus ancien représentant de ce genre évolué apparaissant surtout à partir de l'Oligocène supérieur. *Oligodyromys planus* n.g., n.sp., la troisième espèce, représente un groupe de Gliridés modernes, apparu déjà dans la partie inférieure de l'Oligocène moyen, éventuellement encore plus tôt.

Les rares restes de „*Sciurus*“ sp. ne permettent pas une identification spécifique, dans ce cas une comparaison plus étroite avec d'autres formes de gisement n'est pas possible.

D'après les relations paléocologiques, et si l'on prend également en considération les autres groupes de mammifères, on doit supposer l'existence de trois régions différentes dans le voisinage du bassin de sédimentation d'alors. Les Cricétidés et parfois aussi les Theridomyidés laissent supposer une région de steppes. Les Gliridés et les Sciuridés mais aussi les Mustelidés, Erinacéidés et Cainotheriidés prouvent l'existence d'une région de buissons et de forêts. Des Didelphidés et des Talpidés ainsi que probablement des Soricidés doivent avoir vécu dans une région à proximité de ruisseaux ou de fleuves.

D'après ses caractéristiques, le gisement des vertébrés est attribué au type de sédimentation «Größere Becken» développé dans des couches saumâtres. Ces sédiments et la petitesse des restes de fossiles prouvent que les eaux étaient relativement calmes. On suppose que les différents éléments de squelette furent conservés dans le sédiment aussitôt après leur désagrégation définitive, et cela sans avoir subi auparavant d'autres changements suite à des formes de transports notables. Les restes des petits mammifères ont pu être enrichis par des oiseaux de proie, ceux-ci ont rejeté des pelotes qui furent ensuite transportées dans les endroits de sédimentation voisins.

D'après l'association des espèces, comme d'après leur stade d'évolution, la faune des rongeurs de Heimersheim est placée essentiellement entre le niveau de Les Chapelins

et celui d'Antoingt. Ce résultat conduit à introduire dans l'ordre établi un autre niveau de mammifères sa spécialité étant, qu'également la position dans la stratigraphie marine est nettement définie: les couches fossilifères se situent suivant le profil géologique à la limite du Rupelium/Chattium, c'est-à-dire dans une position transitoire entre l'Oligocène moyen et l'Oligocène supérieur.

Summary

With the discovery of the Heimersheim locality in 1951 the hitherto most important fossil vertebrate locality of Oligocene age in the Mainz Basin was brought to notice. In the bluish gray marls, transitional beds of the Schleichsand to the Cyrenenmergel, fossils are to be found, which are sorted out in a narrow size-range: small and minute jaw and skeletal elements predominate.

Fossil remains are from fishes, reptiles and mammals, the latter contributing the greatest bulk of the material. Among the mammals 68% of all the dental remains falls into the group of the rodents. The comparative-morphologic analysis of 1121 rodent molars and premolars is the basis of the submitted paper. The samples can be distributed among four families, i. e.: Theridomyidae, Cricetidae, Gliridae and Sciuridae.

Attributed to the Theridomyids is *Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis* n. sp.—a rodent with a medium degree of differentiation among this subgenus—and *Taeniodus hexalophodus* BAHLO, 1972, the hitherto most progressive representative of this genus.

The Cricetids are represented by four species. *Eucricetodon moguntiacus* n. sp. shows as the smallest representative of this genus, a comparatively complicated molar pattern and establishes with other already known species a new phylogenetic line. In a somewhat higher evolutionized form *Eucricetodon atavus* (MISONNE, 1957) represents a primordial species already known in the higher Lower Oligocene. *Paracricetodon walgeri* BAHLO, 1972 is smaller than the prior described species and represents with its relative primordial molar pattern most probably still another phylogenetic line of this meagre known and phylogenetic strongly splintered up genus. *?Pseudocricetodon philippi* HUGUENEY, 1971 is characterized by a simple enamel-pattern and the minute size of its teeth as a representative of a group of very small oligocene Cricetids.

From the three Glirid genera only *Gliravus tenuis* n. sp. belongs to an archaic genus. However the dentition of this species shows relatively progressive features, which lead directly to the youngest and most progressive genus *Gl. bruijni* from the Upper Oligocene. *Glirudinus* cf. *praemurinus* (FREUDENBERG, 1941) is the up to now earliest representative of this evolved and mainly just in the Upper Oligocene occurring genus. The third species *Oligodyromys planus* n. g., n. sp. stands for an early, already in the lower Middle Oligocene, may be even earlier occurring group of modern Glirids.

The scarce Sciurid remains permit merely the determination of „*Sciurus*“ sp. A closer comparison with forms from other localities had to be omitted.

Concerning the paleoecological situation with consideration to the other occurring mammalian groups, there must have been mainly three different biotopes. Cricetids and partially the Theridomyids speak for a savannah. Glirids and Sciurids,

but also the Mustelids, Erinaceids and Cainotheriids postulate the existence of a brushwood and forest region. Bank-regions of rivers and brooks must have been the biotope of Didelphids and Talpids, and most probably also of the Soricids.

Biostratonomically the fossil vertebrate locality of Heimersheim can be typed as deposited in brackish sediments of the type "greater basins". The fine grain-size and the small size of the fossil remains indicate a pronounced quiet sedimentational environment. It is strongly assumed, that the detached skeletal elements were sedimented soon after the skeleton's disintegration without remarkable transportational processes which led to still further separations. The concentration of the micro-mammalian fossils can be explained by the activity of bird of prey. These carnivorous birds regurgitated gastric pellets at their aeries and resting places which in turn were transported to the close-by site of sedimentation.

Biostratigraphically the rodent fauna of Heimersheim takes a mid-position between the level of Les Chapelins and Antoingt. This can be deduced by the assemblage of species and the degree of differentiation of the single species in this fauna. These results demand for a new and autonomous mammalian level within the existing classification, the remarkability of which is, that the position in the marine stratigraphy is clearly defined. In the geological profile the position of the fossil bearing beds, falls in the transitional beds of the Rupelium to Chattium, i.e. the turn of Middle to Upper Oligocene.

5. Schriftenverzeichnis

- BAHLO, E. (1972): *Taeniodus hexalophodus* und *Paracricetodon walgeri*, zwei neue Nagerpezies (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän von Heimersheim bei Alzey (Rhein-hessen, Westdeutschland). — Mainzer geowiss. Mitt., 1, S. 17—23, 2 Abb., Mainz.
- BAUDELLOT, S. (1972): Etude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). — Thèse. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, S. 1—364, 89 Abb., 32 Taf., 16 Taf., Toulouse.
- BERGGREN, W. (1972): A Cenozoic time-scale—some implications for regional geology and paleobiogeography. — Lethaia, 5, S. 195—215, 9 Abb., Oslo.
- BONIS, L. DE (1970): Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. — Thèse (unveröff.). Faculté des Sciences de Paris, S. 1—224, 10 Textfig., 32 Taf., Paris.
- BONIS, L. DE et al. (1972): Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy (prétirage). — Table Ronde du Centre National de la Recherche Scientifique sur „Le renouveau des recherches sur les Vertébrés fossiles des phosphorites du Quercy“, 15.—16. Dez. 1972 in Montauban, 12 S., 1 Abb., 7 Taf., (unveröff.).
- BOSMA, A. & INSOLE, A. (1972): Theridomyinae (Rodentia, Mammalia) from the Osborne Beds (late Eocene), Isle of Wight, England — Proc. Kon. Akad. Wetenschappen, Ser. B, 75, 2, S. 133—143, 5 Abb., 1 Taf., Amsterdam.
- BOSMA, A. & SCHMIDT-KITTLER, N. (1972): *Ectropomys exiguus* n.gen., n.sp., member of the Oltinomyinae n. subfam. (Theridomyinae, Rodentia), from Paleogene deposits of the Isle of Wight (England) and Southern Germany. — Proc. Kon. Akad. Wetenschappen, Ser. B, 75, 3, S. 181—191, 4 Abb., 1 Taf., Amsterdam.
- BRUIJN, H. DE (1966): Some new Miocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Calatayud area (prov. Zaragoza, Spain). — Proc. Kon. Akad. Wetenschappen, Ser. B, 69, 1, S. 1—21, 1 Abb., 2 Taf., Amsterdam.

- (1966): On the Mammalian fauna of the *Hipparion*-beds in the Calatayud-Teruel Basin (prov. Zaragoza, Spain). — Proc. Kon. Akad. Wetenschappen, Ser. B, **69**, 3, S. 1–21, 2 Taf., Amsterdam.
- BRUIJN, H. DE, DAWSON, M. & MEIN, P. (1970): Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the Isle of Rhodes (Greece). I, II and III. — Proc. Kon. Akad. Wetenschappen, Ser. B, **73**, 5, S. 535–584, 5 Abb., 11 Taf., Amsterdam.
- DEHM, R. (1935): Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. — Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., N.F., **29**, S. 1–86, 10 Abb., 5 Taf., 1 Kte., München.
- (1950): Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. — N. Jb. Miner., etc., Abt. B, **91**, S. 321–428, 137 Abb., 6 Tab., Stuttgart.
- ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). — Tätigk. ber. naturf. Ges. Baselland, **28**, S. 37–363, 134 Abb., 38 Diagr., 8 Tab., Liestal.
- FAHLBUSCH, V. (1964): Die Cricetiden der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. — Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N.F., **118**, S. 1–136, 67 Abb., 7 Taf., München.
- FRANZEN, J. L. (1968): Revision der Gattung *Palaeotherium* CUVIER 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). — Diss. Univ. Freiburg, Bd. 1 und 2, S. 1–181, 20 Abb., 35 Taf., 15 Tab., Freiburg.
- FREUDENBERG, H. (1941): Die oberoligozänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. — Palaeontographica, A, **92**, S. 99–164, 70 Abb., 4 Taf., Stuttgart.
- HARTENBERGER, J.-L. (1965): *Gliravus robiacensis* n.sp., nouveau Rongeur (Gliridae) de l'Eocène supérieur du Languedoc. — C. R. somm. Soc. géol. France, **10**, S. 326–327, 2 Abb., Paris.
- (1966): Les Rongeurs du Vallésien (Miocène supérieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne): Gliridae et Eomyidae. — Bull. Soc. Géol. France, Sér. 7, 8, S. 596–604, 5 Abb., 2 Tab.
- (1967): Contributions à l'étude de l'anatomie crânienne des Rongeurs. I. — Principaux types de Cricétodontinés. — Palaeovertebrata, **1**, 2, S. 47–64, 2 Abb., 1 Tab., 4 Taf., Montpellier.
- (1971): Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Eocène d'Europe. — Palaeovertebrata, **4**, 4, S. 97–135, 18 Abb., 2 Tab., 5 Taf., Montpellier.
- HEDBERG, H. D. (1972, Herausgeber): Introduction to an International Guide to Stratigraphic Classification, Terminology, and Usage. — Lethaia, **5**, S. 283–295, Oslo.
- (1972, Herausgeber): Summary of an International Guide to Stratigraphic Classification, Terminology, and Usage. — Lethaia, **5**, S. 297–323, 2 Tab., Oslo.
- HELMER, D. & VIANEY-LIAUD, M. (1970): Nouveaux gisements de Rongeurs dans l'Oligocène moyen de Provence. — C. R. somm. Soc. Géol. France, **2**, S. 45–46, Paris.
- HRUBESCH, K. (1957): *Paracricetodon dehmi* n.sp., ein neuer Nager aus dem Oligozän Mitteleuropas. — N. Jb. Geol. Paläontol., Abh., **105**, 3, S. 250–271, 2 Abb., 1 Taf., Stuttgart.
- HUCKRIEDE, R. & GOMM, K. (1972): Verzahnt sich Cyrenenmergel mit Kasseler Meeres-sand? Ein bedeutsames Vorkommen im Amöneburger Becken (Hessen). — Geologica et Palaeontologica, **6**, S. 157–167, 1 Abb., Marburg.
- HUGUENEY, M. (1967): Les Gliridés (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). — C. R. somm. Soc. Géol. France, **3**, S. 91–92, 3 Abb., Paris.
- (1968): Les Gliridés (Rodentia) de l'Oligocène supérieur de St.-Victor-la-Coste (Gard). — Palaeovertebrata, **2**, 1, S. 1–16, 3 Taf., Montpellier.
- (1969): Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). — Docum. Labo. Geol. Lyon., **34**, S. 1–227, 116 Abb., 5 Taf., Lyon.
- (1971): *Pseudocricetodon philippi*, nouvelle espèce de Cricétidé (Rodentia, Mammalia) de l'Oligocène moyen de Saint-Martin-de-Castillon (Vaucluse). — C. R. Acad. Sc. Paris, **272**, Sér. D, S. 2533–2535, 6 Abb., Paris.

- & KISSLING, D. (1972): Nouveaux gisements de Mammifères de l'Oligocène supérieur de Suisse occidentale. — *Geobios*, **5**, 1, S. 55–66, 3 Abb., Lyon.
- TRUC, G. & PHILIPPE, M. (1971): Nouveaux gisements à Micromammifères et Mollusques continentaux dans l'Oligocène moyen du synclinal d'Apt (Vaucluse, Sud-Est de la France). — *C. R. Acad. Sc. Paris*, **272**, Sér. D, S. 2430–2433, Paris.
- KOENIGSWALD, W. VON (1970): *Peratherium* (Marsupialia) im Ober-Oligozän und Miozän von Europa. — *Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N.F.*, **144**, S. 1–79, 63 Abb., 1 Taf., München.
- LARTET, E. (1851): Notice sur la colline de Sansan. Récapitulation des diverses espèces d'animaux vertébrés fossiles. — *Annuaire du Département du Gers*, 45 S., 1 Taf., Auch.
- LAVOCAT, R. (1951): Révision de la faune des Mammifères Oligocènes d'Auvergne et du Velay. — *Science & Avenir*, S. 1–153, 26 Taf., Paris.
- MEIN, P. (1970): Les Sciuroptères (Mammalia, Rodentia) néogènes d'Europe occidentale. — *Geobios*, **3**, 3, S. 7–77, 85 Abb., Lyon.
- & FREUDENTHAL, M. (1971): Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. — *Scripta Geologica*, **2**, S. 1–37, 1 Abb., 2 Taf., Leiden.
- MISONNE, X. (1957): Mammifères Oligocènes de Hoogbutsel et de Hoeleden. I. - Rongeurs et Ongulés. — *Inst. royal Sci. Nat. Belgique, Bull.*, **33**, 51, S. 1–16, 2 Taf., Brüssel.
- POMEL, A. (1853): Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal l'Allier. — *Ann. Sci. Litt. Indust. Auvergne*, **26**, S. 81–229, Paris.
- ROTHAUSEN, K. (1969): Zonierung und Konnexen einer Abfolge oberer Oligozän Land-Ökosysteme. — *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **97**, S. 81–97, 1 Abb., 1 Tab., Wiesbaden.
- SCHAUB, S. (1925): Die Hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. — *Abh. schweiz. paläontol. Ges.*, **45**, S. 1–110, 15 Abb., 5 Taf., Basel.
- (1958): *Simplicidentata* (in PIVETEAU, J., 1958). — *Traité de Paléontologie*, Masson et Cie édit., **4**, 2, S. 659–818, 282 Abb., Paris.
- SCHLOSSER, M. (1884): Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. — *Palaeontographica*, **31** oder 3. Folge, **7**, S. 1–143, 8 Taf., Kassel.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1971): Odontologische Untersuchungen an Pseudosciuriden (Rodentia, Mammalia) des Alttertiärs. — *Abh. bayer. Akad. Wiss. math.-naturwiss. Kl., N.F.*, **150**, S. 1–133, 46 Abb., 8 Tab., 2 Taf., München.
- SIMPSON, G. G. (1945): Principles of Classification and a Classification of Mammals. — *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **85**, S. 1–350, New York.
- SONNE, V. (1969): Das Mainzer Becken. — Sonderdruck aus: *Führer zur Oligozän-Exkursion 1969*, S. 84–113, Marburg.
- STEHLIN, H. G. (1941): Fossilinhalt und Alter der Tertiärschichten am S-Fuss der Balmfluh (in ERNI, A., 1941). — *Basel. Ecl. geol. Helv.*, **34**, S. 212–214, Basel.
- & SCHAUB, S. (1951): Die Trigonodontie der *Simplicidentata* Nager. — *Schweiz. paläontol. Abh.*, **67**, S. 1–385, 620 Abb., Basel.
- STEPHAN-HARTL, R. (1972): Die altmiozäne Säugetierfauna des Nordbassin und der Niederräder Schleusenammer (Frankfurt/M., Hessen) und ihre stratigrafische Stellung. — *Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **64**, S. 1–97, 16 Abb., 11 Tab., 24 Taf., Wiesbaden.
- THALER, L. (1964): Sur l'utilisation des Mammifères dans la zonation du Paléogène de France (in: *Coll. sur le Paléogène*). — *Mém. B.R.G.M.*, **28**, S. 985–989, Paris.
- (1965): Une échelle de zones biochronologiques pour les Mammifères du Tertiaire d'Europe. — *C. R. somm. Soc. Géol. France*, S. 118, Paris.
- (1966): Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. — *Mém. Mus. Hist. natur.*, **C 27**, S. 1–284, 25 Abb., 27 Taf., 15 Tab., Paris.

- (1969): Rongeurs nouveaux de l'Oligocène moyen d'Espagne. — *Palaeovertebrata*, **2**, 5, S. 191—207, 9 Abb., Montpellier.
- (1970): Datation, Zonation et Mammifères (prétirage). — Colloque d'Orsay, Oktober 1970, S. 1—24, (unveröff.).
- TOBIEN, H. (1954): Eine stampische Kleinsäugerfauna aus der Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel von Heimersheim bei Alzey (Rheinhessen). — *Z. deutsch. geol. Ges.*, **106**, S. 565—566, Hannover.
- (1960): Säugetierreste aus dem älteren Miozän von Ravolzhausen (Kreis Hanau, Hessen). — *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **88**, S. 7—19, 2 Taf., Wiesbaden.
- (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. — *Eclogae geol. Helv.*, **61**, 2, S. 549—575, 2 Abb., Basel.
- (1970): Lagomorpha (Mammalia) im Unter-Miozän des Mainzer Beckens und die Altersstellung der Fundschichten. — *Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **56**, S. 13—36, 5 Abb., 3 Tab., Wiesbaden.
- (1972): Mikromammalier aus dem alttertiären Melanienton von Nordhessen. Teil 2: Rodentia, Biostratigraphie, Biostratonomie. — *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **100**, S. 7—40, 7 Abb., 4 Tab., 3 Taf., Wiesbaden.
- VIANEY-LIAUD, M. (1969): Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les phosphorites du Quercy. — *Palaeovertebrata*, **2**, 5, S. 209—239, 16 Abb., Montpellier.
- (1972a): Contribution à l'étude des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. — *Palaeovertebrata*, **5**, 1, S. 1—44, 12 Abb., 8 Tab., 5 Taf., Montpellier.
- (1972b): Un cas de parallélisme intragénérique: l'évolution du genre *Theridomys* (Rodentia, Theridomyidae) à l'Oligocène moyen. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, **274**, S. 1007—1010, 2 Abb., 1 Tab., Paris.
- (1974): L'anatomie crânienne des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia); essai de systématique des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. — *Géol. méditerran.*, **1**, 3, S. 111—132, 20 Abb., 1 Taf.
- (1974): *Palaeosiurus goti* nov. sp., écureuil terrestre de l'Oligocène moyen du Quercy. Données nouvelles sur l'apparition des Sciuridés en Europe. — *Ann. Paléontol. (Vert.)*, **60**, 1, S. 103—122, 15 Abb., 1 Taf., Paris.
- VOLLMAYR, TH. (1966): Oberoligozäne Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus der süddeutschen Faltenmolasse. — *Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.* **6**, S. 65—107, 1 Abb., 1 Tab., 9 Taf., München.
- WALGER, E. (1953): Ein Beitrag zur geologischen Spezialkartierung des Blattes Alzey (Rhh.). — Unveröff. Diplomarbeit, Geol.-Paläontol. Inst. TH Darmstadt, S. 1—75, 7 Abb., 1 Kte., Darmstadt.

6. Anhang

Die nachstehende Zusammenstellung vermittelt eine Übersicht der in den Sammlungen des Hessischen Landesmuseums Darmstadt, Geologisch-Paläontologische Abteilung (Inv.-Nr. HLM/Hhm.) und des Paläontologischen Instituts der Universität Mainz (Inv.-Nr. PIM/P) aufbewahrten und in der vorliegenden Arbeit untersuchten Gebißreste der Heimersheimer Nagetiere.

Taeniodus hexalophodus BAHLO, 1972

HLM/Hhm.

PIM/P

D₄. — 158—159, 161, 174, 177, 182—183, 189, 203,
216, 425, 430, 437, 440, 501—504.

D₄. — 48, 129, 131, 179—180.

- P_4 . — 108, 113, 120—121, 191—192, 196—197, 209, 217, 220, 222, 500, 511, 517—518. P_4 . — 4, 9, 10, 12, 28, 29, 35, 38, 59, 73, 128, 188.
 $M_{1/2}$. — 111, 114—119, 122—129, 131—136, 141, 143, 152, 163, 168, 173, 190, 201, 221, 419, 438, 505—510, 513—516, 519—524, 530—532. $M_{1/2}$. — 13—27, 33—34, 36—37, 82, 126.
 M_3 . — 110, 112, 162, 165, 169, 171, 181, 185, 199, 512. M_3 . — 1—3, 5—8, 11, 30, 32, 76, 130, 181.
M inf. indet. — 421, 436, 443, 445.
 D^4 . — 142, 144, 151, 153—154, 166, 170, 175, 178, 194, 207, 212—213, 423, 428, 433—434, 439, 444, 447, 455, 463, 464, 467. D^4 . — 39—42.
 P^4 . — 130, 195, 206, 214, 281—282, 291, 319, 325, 458, 462, 528—529. P^4 . — 43—47, 83.
 $M^{1/2}$. — 180, 187, 202, 204—205, 218, 277—280, 282, 284—285, 288—290, 292, 295, 297—301, 303—306, 308—309, 311, 313—314, 316—318, 320—323, 327, 426—427, 448—449, 451—454, 456—457, 460—461, 465, 469—470, 525, 527, 533, 535. $M^{1/2}$. — 49—52, 54—57, 60—71, 81, 133, 136, 182.
 M^3 . — 109, 283, 286—287, 293—294, 296, 302, 310, 312, 324, 326, 446, 456, 466, 526. M^3 . — 53, 58, 74—75, 77—80, 193.

Theridomys (Blainvillimys) heimersheimensis n. sp.

HLM/Hhm.

PIM/P

- D_4 . — 105, 138, 172, 184, 198, 200, 208, 210, 420, 422, 429, 441, 442, 497, 744, 759—760, 765, 768. D_4 . — 84—87, 127, 402.
 P_4 . — 148, 179, 307, 424, 494. P_4 . — 88—90, 115—117, 121—122, 124, 132, 186.
 $M_{1/2}$. — 100—103, 139, 156—157, 164, 176, 186, 193, 233, 256, 263—264, 266, 268, 270, 273, 315, 431, 475—477, 479, 481, 490, 495, 499, 761—764, 766—767, 769, 771, 774, 776—778. $M_{1/2}$. — 91—104, 123, 135, 178.
 M_3 . — 106, 167, 211, 471, 480, 493, 758, 770, 772—773, 775, 779. M_3 . — 105—114, 118.
M inf. indet. — 432.
Mand.-Fragm. sin. — 534
 D^4 . — 90, 137, 140, 145—147, 149—150, 155, 215, 272, 435, 483, 492. D^4 . — 119, 138, 139, 140, 141, 196.
 P^4 . — 98, 107, 160, 227—228, 230, 267, 489, 498. P^4 . — 142—149.
 $M^{1/2}$. — 92, 94, 96—97, 99, 104, 219, 223—226, 229, 231—232, 234—236, 239—247, 249—252, 254—255, 261, 265, 269, 271, 468, 482, 484—485, 487—488, 491, 496. $M^{1/2}$. — 72, 150—172, 183, 185, 187, 189—192, 194, 197.
 M^3 . — 93, 95, 237—238, 248, 250, 253, 257—259, 260, 262, 274—276, 472—474, 486, 478. M^3 . — 173—177, 184, 195.

Eucricetodon moguntiacus n.sp.

HLM/Hhm.

M₁. — 412, 416, 652, 657, 660, 695, 697, 703, 706—709, 714—717, 719—721, 726, 728, 732—735, 739, 741, 749, 752—753, 756, 790—791, 794, 796, 798, 801—802, 805—806, 808, 816, 880, 882, 886.

M₂. — 542—543, 545, 556, 590—591, 597—598, 601, 612, 614—615, 617, 622—623, 625—626, 631, 633, 643—644, 646—649, 651, 654, 656, 693, 696, 711, 742—743, 747, 781, 783, 810—815, 817, 819, 821—823, 825, 838—829, 831, 833, 835, 837, 839, 855—857, 860, 885, 887, 1007.

M₃. — 413, 537—538, 540, 544, 599—600, 602, 640—641, 645, 655, 705, 710, 718, 737, 757, 841, 849—854.

M inf. indet. — 746, 750, 883.

M¹. — 560, 606, 608, 627—628, 659, 663, 665—666, 669—685, 687—688, 690, 692, 700, 704, 712, 722, 738, 748, 785, 793, 795, 797, 799—800, 803—804, 807, 809, 858, 881, 884.

M². — 539, 594—596, 603—605, 607, 609, 611, 613, 616, 618—619, 621, 624, 629, 639, 642, 659, 745, 818, 820, 824, 826, 827, 830, 832, 834, 836, 838, 840, 842, 859.

M³. — 349, 353, 355—360, 365, 415, 541, 843—848, 1001.

PIM/P

M₁. — 239—250, 338, 340—341, 347, 350, 426—428.

M₂. — 225, 232—238, 252—262, 181, 353, 660, 429.

M₃. — 267—275.

M inf. indet. — 231.

M¹. — 201—216, 314—315, 318, 342—344, 348—349.

M². — 134, 198—200, 217—224, 226—230, 328, 343, 352.

M³. — 263—266, 329—332, 334, 336—337, 430—432.

Eucricetodon atavus (MISONNE, 1957)

HLM/Hhm.

M₂. — 632, 638, 658.

M¹. — 780, 792.

M². — 620, 782.

PIM/P

M₁. — 339.

M₂. — 281, 319—321.

M₃. — 322—323.

M¹. — 316—317.

M². — 324—327.

Paracricetodon walgeri BAHLO, 1972

HLM/Hhm.

M₁. — 372, 546, 585, 694, 701, 724, 727, 731, 869, 872, 893.

M₂. — 592—593, 630, 634—637, 661, 729—730, 740, 755, 864—865, 867—868, 870, 873, 889.

M₃. — 661—662, 650, 698, 723, 725, 736, 751, 861—863, 888.

PIM/P

M₁. — 276—277, 408, 433.

M₂. — 278—280, 282—283, 294—295, 406.

M₃. — 233, 284—285.

M¹. — 583, 691, 754, 866, 877—879, 891.
 M². — 409, 713, 871, 874—875, 892, 894.
 M³. — 350—352, 699, 876, 890.

M¹. — 286, 296.
 M². — 287—289, 291—292.
 M³. — 290, 407, 410.

?Pseudocricetodon philippi HUGUENEY, 1971

HLM/Hhm.

M₁. — 668, 1006.
 M₂. — 610, 798.

M¹. — 576, 653, 664, 667, 686, 689.
 M². — 786—787.
 M³. — 354, 398, 411, 784, 788.

PIM/P

M₁. — 300, 302—303.
 M₂. — 304, 307—309, 312,
 345—346.
 M₃. — 297—299.
 M¹. — 301, 305.
 M². — 306, 313.
 M³. — 333, 335.

Gliravus tenuis n. sp.

HLM/Hhm.

P₄. — 361, 364.
 M₁. — 329, 333.
 M₂. — 330, 336—337, 339, 344, 382, 384—385,
 387, 409.
 M₃. — 343, 345, 383, 386, 410.
 M inf. indet. — 334, 374.
 P⁴. — 375—377, 380—381, 388—389, 940.
 M^{1/2}. — 332, 340—341, 366—367, 369—371, 378—379,
 390, 394—397, 400, 406, 408.
 M³. — 348, 368, 399, 407.
 M sup. indet. — 373, 392.

PIM/P

P₄. — 354, 356, 359, 412—413, 434.
 M₁. — 358, 361, 374—375,
 378—381, 385.
 M₂. — 357, 373, 377, 382—384,
 386, 388.
 M₃. — 360, 387.
 M inf. indet. — 376, 435.
 D⁴. — 367.
 P⁴. — 351, 369, 436.
 M^{1/2}. — 368, 370, 372, 389—391,
 393—399.
 M³. — 400.
 M sup. indet. — 371, 392.

Oligodyromys planus n. g., n. sp.

HLM/Hhm.

M_{1/2}. — 328, 342, 404—405.
 M₃. — 402.
 P⁴. — 362, 393.
 M^{1/2}. — 331, 346—347.
 M³. — 363.

PIM/P

M_{1/2}. — 362.
 P⁴. — 365.
 M^{1/2}. — 366, 411.

Glirudinus cf. *praemurinus* (FREUDENBERG, 1941)

HLM/Hhm.

PIM/P

P₄. — 355.

M_{1/2}. — 335, 338, 401.

M^{1/2}. — 403.

M^{1/2}. — 363.

„*Sciurus*“ sp.

HLM/Hhm.

M₁. — 414.

M₂. — 417.

M³. — 418.

7. Register

- Adelomyarion* 42, 92, 165
Adelomys 158
aegercii Miodryomys 135, 138
Allomys 162
angustidens Plesispermophilus 159
anciensis Eucricetodon 74—75
Anthracootherium 152
antiquus Eomys 158, 161
 — *Theridomys* 30
aquatilis Theridomys 30—31, 38—40, 158
aquitanicus Eucricetodon 64, 74—86
Archaeomys 7, 13—14, 19, 26, 28
argoviensis Allomys 162
atavus Eucricetodon 63, 74—103, 150—171
auberyi Theridomys 30
avus Taeniodus 7, 19, 27, 29, 164
aymardi Eucricetodon 74—75
- Blainvillimys* 13—14, 30—41, 161, 164
blainvillei Theridomys 26—40, 85, 160
bonduelli Theridomys 30—31, 38, 40
bouziguensis Glirudinus 139—146
 — *Muscardinus* 144
brailloni Peridyromys 129—138
Bransatoglis 104, 124
breviceps Theridomys 30
bruijni Gliravus 106—122, 162—171
butselensis Steneofiber 159
- cadurensis Paracricetodon* 7, 45—63, 102
Caenotherium 7
 — *Sciurodon* 158
cayluxi Sciuromys 159
chalaniati Sciurus 7
Chalicomys 163
chatticus Melissiodon 163
collatus Eucricetodon 63—64, 73—90, 163
Columbomys 13
concauidens Bransatoglis 163
confluens Paracricetodon 46, 53—62
cournonensis Eucricetodon 74—76, 78, 80
Cricetodon 7, 41, 45, 63, 74, 86, 102
crusafonti Theridomys 31
curvistriatus Taeniodus 7, 19, 27—29,
 159—165
- dehmi Chalicomys* 163
 — *Paracricetodon* 46, 53, 56—62, 91, 161
 — *Peridyromys* 129—134, 138, 146
Dryomys 103, 160
dubius Theridomys 30
- *Eucricetodon* 74—76, 78
Dryomys 139—140
- Ectropomys* 14
Eliomys 103
Eoglivavus 104, 113, 123
Eomuscardinus 124
Eomys 162
ernii Allomys 162
eseri antiquus Steneofiber 163
Eucricetodon 41—42, 63—64, 73—103
euzetensis Theridomys 31
- feignouxii Palaeosciurus* 162
fraasi Suevosciurus 159
frequens Peratherium 149
fugax Pseudodryomys 161, 163
- gaillardi Pseudoltinomys* 159
gaimersheimensis Heterocricetodon 163
 — *Peratherium* 149
geminatus Theridomys 26—40, 160—161
gerandianus Eucricetodon 64, 74—83
gergovianus Eucricetodon 74—85
gervaisi Archaeomys 85, 161
Gliravus 103—140, 159—160
Glirudinus 103—106, 123—146, 166
Glirulus 103, 138, 144
glirulus Glirudinus 139—146, 163
Glis 103
goti Palaeosciurus 146
gracilis Glirulus 139, 142—146
Graphiurus 103
gregarius Dryomys 129, 135—136, 138
 — *Theridomys* 31, 38—41, 159, 161, 164
- hammeli Eoglivavus* 107, 113, 115
haslachensis Eucricetodon 64, 74—75, 84, 86
heimersheimensis Theridomys 16, 31—41,
 150—171
helbingi Heterocricetodon 91—92, 161—162
helmeri Theridomys 31, 38—40, 160, 164
Heterocricetodon 42, 63, 91—92, 165
Heteromyoxus 124, 137, 145—146
Heteroxerus 162
hexalophodus Taeniodus 15—30, 46,
 150—171
hochheimensis Eucricetodon 74—75, 84, 86
huberi Eucricetodon 63, 74—90, 161, 165
huerzeleri Archaeomys 162
 — *Eucricetodon* 64, 74—90, 160—161

- incertus* *Eucricetodon* 74–79, 85–90,
 160–163
infralactorensis *Eucricetodon* 64, 74–86
Isoptychus 13–14, 30
Issiodoromys 13, 162

jourdani *Theridomys* 30

koenigswaldi *Microdyromys* 145–146

langei *Theridomys* 31, 38–40, 159, 164
laurillardi *Archaeomys* 7, 19, 26–30,
 162–163
lavocati *Columbomys* 163
 – *Heteroxerus* 162
lembronicus *Theridomys* 19, 30, 38–40,
 159, 161
longidens *Eucricetodon* 64, 74

major *Eomys* 163
 – *Theridomys* 31, 38, 40, 159
majori *Gliravus* 7, 106–122, 159–161
Melissiodon 42, 92, 161, 165
meridionalis *Gliravus* 106–122
micio *Peridyromys* 104, 113, 129–138, 159
Microdyromys 104, 123, 145
Microparamys 139
minor *Issiodoromys* 161
Miodyromys 123, 135, 137–138
modestus *Glirudinus* 139, 142–146
moguntiacus *Eucricetodon* 64–103, 150–171
montalbanensis *Pseudocricetodon* 91–102,
 159–163
multicrestatus *Peridyromys* 129–133, 135,
 138
murinus *Dryomys* 129–130, 135, 139
 – *Dryomys* 139–140, 142
 – *Eucricetodon* 74–76, 78, 86–87
 – *Myoxus* 137
 – *Peridyromys* 129–138, 144, 146, 163
Muscardinus 103, 138
Myarion 74
Myoglis 124
Myomimus 103, 129
Myoxus 144

nanus *Pseudoltinomys* 159
nitedula *Dryomys* 139

occitanus *Peridyromys* 130–132, 134, 138
Ophisaurus 7, 149
Oligodyromys 103–106, 122–141, 166
Oltinomys 14

Pairomys 14
Palaeosciurus 146, 158
palustris *Adelomys* 158
Paracricetodon 10, 41–71, 87–103
Paraglis 124
Pararchaeomys 27–28
parisiensis *Myoxus* 115
parvulus *Pseudotheridomys* 163
paulhiacensis *Heteroxerus* 162
Pentaglis 124
Peratherium 7, 149, 154
Peridyromys 7, 104, 123–146, 162, 166
philippi *Pseudocricetodon* 73, 93–103,
 150–171
planus *Oligodyromys* 122–171
platyceps *Oltinomys* 61
Plesictis 7, 150
Plesiosminthus 162
Plesispermophilus 159
poirrieri *Rhizospalax* 163
praecursor *Eucricetodon* 63, 74–90, 163
praemurinus *Dryomys* 139–140, 142
 – *Glirudinus* 139–171
 – *Peridyromys* 133, 139, 142
priscus *Gliravus* 106–122
promyarion *Plesiosminthus* 162
prosper *Peridyromys* 129, 132, 135
pseudanaema *Issiodoromys* 162–163
Pseudocricetodon 41–42, 63, 73–75,
 87–103, 160–162
Pseudodryomys 104, 123
Pseudoltinomys 13, 159
Pseudosciurus 13
Pseudotheridomys 163
pusillus *Pseudotheridomys* 163

quercinus *Theridomys* 31
quercyi *Eucricetodon* 64, 74–86, 161–162
 – *Issiodoromys* 162
 – *Melissiodon* 162–163
 – *Sciurumys* 161
Quercymys 13

Remys 14
Rhizospalax 163
Rhodanomys 163
robiacensis *Gliravus* 106–122
robustus *Taeniodus* 27
rotundidens *Theridomys* 31

sansaniensis *Cricetodon* 63
schaubi *Plesiosminthus* 162
 – *Pseudotheridomys* 163
schlosseri *transiens* *Rhodanomys* 163
Sciurodon 158

- Sciurromys* 13, 159
Sciurus 7, 146–159, 166–171
Selevinia 103
siderolithicus Theridomys 31
solitarius Sciurus 162
spectabilis Paracricetodon 45–62, 91,
 160–161
spelaeus Myoxus 115
stehlini Heterocricetodon 92
Steneofiber 159
stromeri Miodyromys 135, 138
Suevosciurus 158

Taeniodus 13–18, 26–29, 38
tenuis Gliravus 106–122, 140, 150–171
terminus Issiodoromys 163

thaleri Pseudocricetodon 93, 99–102, 163
Thalerimys 14, 19, 28
Theridomys 13–41, 161
Trechomys 13–14, 30

varians Theridomys 31, 161
vassoni Theridomys 30
vireti Adelomyarion 163
vulgaris Sciurus 106, 149

walgeri Paracricetodon 19, 46–71, 91–103,
 150–171
wildi Eogliravus 113, 115

Xerus 146

zitteli Eomys 159, 162–163

Manuskript eingegangen am 16. 4. 1974
 Anschrift des Autors:
 Dr. EKKEHARD BAHLO
 D-2000 Hamburg 71
 Sandstraße 24

- 29: BAUER, G., u. a.: Beitrag zur Geologie der Mittleren Siegener Schichten. 1960. 363 S., 85 Abb., 10 Tab., 22 Taf., DM 36,-.
- 30: BURRE, O.: Untersuchungen über die Berechnung der dem Grundwasser von den Niederschlägen zugehenden Wassermengen aus den Bewegungen des Grundwasserspiegels. 1960. 68 S., 1 Abb., 8 Tab., 5 Taf., DM 8,60.
- 31: RÖDER, D. H.: Ulmen-Gruppe in sandiger Fazies (Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge). 1960. 66 S., 4 Abb., 1 Tab., 7 Taf., DM 8,-.
- 32: ZAKOSEK, H.: Durchlässigkeitsuntersuchungen an Böden unter besonderer Berücksichtigung der Pseudogleye. 1960. 63 S., 12 Abb., 1 Tab., 2 Taf., DM 11,-.
- 33: KREBS, W.: Stratigraphie, Vulkanismus und Fazies des Oberdevons zwischen Donsbach und Hirzenhain (Rheinisches Schiefergebirge, Dill-Mulde). 1960. 119 S., 21 Abb., 7 Tab., 11 Taf., DM 14,80.
- 34: STOPPEL, D.: Geologie des südlichen Kellerwaldgebirges. 1961. 114 S., 21 Abb., 2 Tab., 4 Taf., DM 14,-.
- 35: MATTHES, G.: Die Herkunft der Sulfat-Ionen im Grundwasser. 1961. 85 S., 3 Abb., 31 Tab., DM 7,60.
- 36: STENGER, B.: Stratigraphische und gefügetektonische Untersuchungen in der metamorphen Taunus-Südrand-Zone (Rheinisches Schiefergebirge). 1961. 68 S., 20 Abb., 4 Tab., 3 Taf., DM 9,-.
- 37: ZAKOSEK, H.: Zur Genese und Gliederung der Steppenböden im nördlichen Oberrheintal. 1962. 46 S., 1 Abb., 19 Tab., DM 6,80.
- 38: ZIEGLER, W.: Taxonomie und Phylogenie Oberdevonischer Conodonten und ihre stratigraphische Bedeutung. 1962. 166 S., 18 Abb., 11 Tab., 14 Taf., DM 22,60.
- 39: MEISCHNER, KL.-D.: Rhenar Kalk und Posidonienkalk im Kulm des nordöstlichen Rheinischen Schiefergebirges und der Kohlenkalk von Schreufa (Eder). 1962. 47 S., 15 Abb., 2 Tab., 7 Taf., DM 11,60.
- 40: HOLTZ, S.: Sporen-stratigraphische Untersuchungen im Oligozän von Hessen. 1962. 46 S., 1 Abb., 6 Taf., DM 9,-.
- 41: WALLISER, O. H.: Conodonten des Silurs. 1964. 106 S., 10 Abb., 2 Tab., 32 Taf., DM 12,-.
- 42: KUTSCHER, F.: Register für die Notizblatt-Bände der 5. Folge, Hefte 1—20, erschienen 1916—1939. 1963. 58 S., 1 Taf., DM 7,60.
- 43: EINSELE, G.: Über Art und Richtung der Sedimentation im klastischen rheinischen Oberdevon (Faunenne). 1963. 60 S., 8 Abb., 7 Tab., 5 Taf., DM 7,60.
- 44: JACOBSHAGEN, E., HUCKRIEDE, R. & JACOBSHAGEN, V.: Eine Faunenfolge aus dem jungpleistozänen Löß bei Bad Wildungen. 1963. 105 S., 9 Abb., 2 Tab., 14 Taf., DM 12,-.
- 45: KÜMMERLE, E.: Die Foraminiferenfauna des Kasseler Meeressandes (Oberoligozän) im Ahnetal bei Kassel (Bl. Nr. 4622 Kassel-West). 1963. 72 S., 1 Abb., 2 Tab., 11 Taf., DM 9,40.
- 46: SCHENK, E.: Die geologischen Erscheinungen der Subfufion des Basaltes. 1964. 31 S., 6 Abb., 2 Tab., 16 Taf., DM 7,60.
- 47: HÖLTING, B. & STENGER, W.: Beiträge zur Tektonik des nordwestlichen Vorlandes des basaltischen Vogelsberges, insbesondere des Amöneburger Beckens. 1964. 37 S., 2 Taf., DM 5,60.
- 48: DIEDERICH, G., LAEMMLEN, M. & VILLWOCK, R.: Das obere Biebental im Nordspessart. Neugliederung des Unteren Buntsandstein, Exkursionsführer und geologische Karte. 1964. 34 S., 2 Abb., 5 Tab., 4 Taf., 1 Kte., DM 7,20.
- 49: KUTSCHER, F.: Register für die Notizblatt-Bände der 4. Folge, Hefte 1—35, erschienen 1880—1914. 1965. 56 S., 1 Taf., DM 6,60.
- 50: ZAKOSEK, H., u. a.: Die Standortkartierung der hessischen Weinbaugebiete. 1967. 82 S., 1 Abb., 17 Tab., 1 Atlas, DM 10,-.
- 51: MATTHES, G.: Zur Geologie des Ölschiefervorkommens von Messel bei Darmstadt. 1966. 87 S., 11 Abb., 10 Tab., DM 10,-.
- 52: BERG, D. E.: Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. 1966. 105 S., 11 Abb., 6 Taf., DM 11,20.
- 53: HÖLTING, B.: Die Mineralquellen in Bad Wildungen und Kleinern (Landkreis Waldeck, Hessen). 1966. 59 S., 7 Abb., 9 Tab., DM 7,-.
- 54: SOLLE, G.: Hederelloidea (Cyclostomata) und einige ctenostome Bryozoen aus dem Rheinischen Devon. 1968. 40 S., 1 Tab., 5 Taf., DM 5,-.
- 55: SCHNEIDER, J.: Das Ober-Devon des nördlichen Kellerwaldes (Rheinisches Schiefergebirge). 1969. 124 S., 24 Abb., 1 Taf., DM 15,-.
- 56: HORST-FALKE-Festschrift. 1970. 228 S., 71 Abb., 10 Tab., 23 Taf., 1 Bild, DM 14,-.
- 57: MEISL, S.: Petrologische Studien im Grenzbereich Diagenese-Metamorphose. 1970. 93 S., 70 Abb., 2 Tab., DM 11,-.

- 58: MATTHES, G.: Beziehungen zwischen geologischem Bau und Grundwasserbewegung in Festgesteinen. 1970. 105 S., 20 Abb., 18 Tab., 4 Taf., DM 12,-.
- 59: SOLLE, G.: *Brachyspirifer* und *Paraspirifer* im Rheinischen Devon. 1971. 163 S., 1 Diagr., 20 Taf., DM 30,-.
- 60: HEINZ-TOBIEN-Festschrift. 1971. 308 S., 58 Abb., 12 Tab., 32 Taf., 1 Bild, DM 24,-.
- 61: WIRTZ, R.: Beitrag zur Kenntnis der Paläosole im Vogelsberg. 1972. 159 S., 2 Abb., 21 Tab., DM 19,-.
- 62: BUGGISCH, W.: Zur Geologie und Geochemie der Kellwasserkalke und ihrer begleitenden Sedimente (Unteres Oberdevon). 1972. 68 S., 19 Abb., 6 Tab., 13 Taf., DM 16,-.
- 63: THEWS, J.-D.: Zur Typologie der Grundwasserbeschaffenheit im Taunus und Taunusvorland. 1972. 42 S., 27 Abb., 7 Tab., 2 Taf., DM 12,-.
- 64: STEPHAN-HARTL, R.: Die altmiozäne Säugetierfauna des Nordbassin und der Niederräder Schleusen-kammer (Frankfurt/M., Hessen) und ihre stratigraphische Stellung. 1972. 97 S., 16 Abb., 11 Tab., 24 Taf., DM 21,-.
- 65: BOY, J. A.: Die Branchiosaurier (Amphibia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Perm, SW-Deutschland). 1972. 137 S., 70 Abb., 2 Tab., 2 Taf., DM 17,-.
- 66: BARTH, H.: Petrologische Untersuchungen im Felsberg-Zug (Bergsträßer Odenwald). 1972. 85 S., 16 Abb., 11 Tab., 8 Taf., DM 12,-.
- 67: KUSTER-WENDENBURG, E.: Die Gastropoden aus dem Meeressand (Rupelium) des Mainzer Tertiärbeckens. 1973. 170 S., 8 Taf., DM 21,-.
- 68: NEUFFER, FR. O.: Die Bivalven des Unteren Meeressandes (Rupelium) im Mainzer Becken. 1973. 113 S., 13 Taf., DM 25,-.
- 69: WALTER, H.: Hydrogeologie und Wasserhaushalt im oberen Horlofftal (westlicher Vogelsberg). 1974. 104 S., 13 Abb., 17 Tab., 2 Taf., DM 25,-.
- 70: AZIMI, M. A., HILALI, E.-A., HUSCHMAND, A., KRÜGER, H., PICKEL, H.-J., SCHARFFF, H.-J., SCHEWE, L., WAGNER, H.-R.: Beiträge zur Hydrogeologie von Hessen. 1974. 198 S., 60 Abb., 37 Tab., 2 Taf., DM 35,-.