

BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

ABHANDLUNGEN · NEUE FOLGE, HEFT 167

Zahnmorphologische und schädelanatomische
Untersuchungen an Nagetieren
aus dem Oberoligozän von Gaimersheim
(Süddeutschland)

von

ANDOR KRISTKOIZ

vorgelegt von Dietrich Herm
in der Sitzung am 12. Juli 1991

MÜNCHEN 1992

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KOMMISSION BEI DER C.H. BECK'SCHEN VERLAGSBUCHHANDLUNG MÜNCHEN

Mit 87 Abbildungen, 11 Tabellen, 3 Tafeln

ISSN 0005-6995

(Abhandlungen – Bayerische Akademie der Wissenschaften,
Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse)

ISBN 3 7696 2557 9

© Bayerische Akademie der Wissenschaften München, 1992

Druck der C.H. Beck'schen Buchdruckerei Nördlingen

Printed in Germany

Für meine Eltern

DANKSAGUNG

Die vorliegende Arbeit entstand auf Anregung und unter Leitung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. V. Fahlbusch. Für sein großes Interesse, das er während des gesamten Fortganges der Arbeit entgegenbrachte, für wertvolle Ratschläge und für die Hilfestellung bei vielen Problemen gilt ihm mein besonderer Dank.

Herrn Prof. Dr. D. Herm danke ich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und für die Möglichkeit, alle Einrichtungen des Institutes und der Sammlung benutzen zu dürfen.

Für die gründliche Einführung in die Osteologie bin ich Herrn Prof. Dr. K. Heißig zu großem Dank verpflichtet. Er nahm sich bereitwillig Zeit für Diskussionen und Erörterungen verschiedener Problemstellungen.

Weiterhin gebührt den Damen und Herren außerhalb Münchens mein Dank, die mir ihr Vergleichsmaterial zugänglich machten, teilweise ausliehen und anstehende Probleme diskutierten: Frau Dr. M. Hugueney (Lyon) und Herrn Dr. H. de Bruijn (Utrecht). Besonders dankbar bin ich Herrn Dr. B. Engesser, der mir darüber hinaus für die Technik zur Anfertigung und Reproduktion der Zeichnungen sehr wertvolle Hinweise gab. Frau Dr. M. Vianey-Liaud (Montpellier) danke ich für die gewährte Einsichtnahme in wichtiges Vergleichsmaterial. Den Herren Prof. Dr. H. Tobien und Dr. P. Schrenk danke ich für das Überlassen von Vergleichsmaterial aus den Sammlungen Mainz bzw. Darmstadt, den Herren Prof. Dr. N. Schmidt-Kittler und C. Mödden aus Mainz für die Übermittlung einiger Daten bezüglich der Theridomyiden.

Herzlichen Dank für fruchtbare Diskussionen schulde ich Herrn Dr. O. Fejfar aus Prag und Herrn Dr. H. Mayr aus München.

Entscheidend beigetragen zum Gelingen der Arbeit hat Frau E. Boon durch den regen Gedankenaustausch, den wir in manch kritischem Stadium der Arbeit führten. Dafür danke ich ihr sehr herzlich.

Für die Anfertigung einiger Photoarbeiten danke ich Frau R. Liebreich und Herrn F. Höck. Die notwendigen Ätz-, Schlamm- und Auslesearbeiten wurden von Frau G. Rößner und Herrn H. Müller durchgeführt.

Mit der finanziellen Förderung des Forschungsprojektes durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft wurde die vorliegende Arbeit überhaupt erst ermöglicht.

Besonders danke ich meinen Eltern für deren moralische und finanzielle Unterstützung, die sie mir während des gesamten Verlaufes der Arbeit gewährten. Mein Vater war eine überaus große und geduldige Hilfe bei der Beratung in vielen technischen Fragen.

München, im Januar 1991.

INHALTSVERZEICHNIS

Zusammenfassung	9
1. Allgemeiner Teil	11
1.1 Einleitung	11
Erforschungsgeschichte	11
Zielsetzungen	12
1.2 Material und Arbeitsmethoden	13
Abbildungen	13
Terminologie (Zähne, Schädel)	13
Meßtechnik	14
Statistische Methoden	14
Morphologische Analysen	15
Abkürzungen	16
2. Spezieller Teil	17
2.1 Systematik	17
Familie Aplodontidae	17
<i>Plesispermophilus</i>	17
<i>Plesispermophilus macrodon</i>	17
Familie Theridomyidae	17
Familie Sciuridae	18
<i>Heteroxerus</i>	19
<i>Heteroxerus costatus</i>	20
Familie Castoridae	37
<i>Steneofiber</i>	37
<i>Steneofiber dehmi</i>	37
Familie Gliridae	37
Subfamilie Gliravinae	39
<i>Gliravus</i>	39
<i>Gliravus</i> aff. <i>bruijni</i>	40
Subfamilie Dryomyinae	43
<i>Bransatoglis</i>	43
<i>Bransatoglis</i> aff. <i>planus</i>	43
<i>Microdyromys</i>	49
<i>Microdyromys praemurinus</i>	49
Familie Eomyidae	56
Familie Cricetidae	57
<i>Eucricetodon</i>	59
<i>Eucricetodon dubius</i>	59
<i>Pseudocricetodon</i>	59

<i>Pseudocricetodon montalbanensis</i>	59
<i>Pseudocricetodon? incertus</i>	60
<i>Heterocricetodon</i>	62
<i>Heterocricetodon gaimersheimensis</i>	63
Familie Melissiodontidae	91
<i>Melissiodon</i>	93
<i>Melissiodon chatticus</i>	93
Familie Dipodidae	105
<i>Plesiosminthus</i>	107
<i>Plesiosminthus promyarion</i>	108
3. Biostratonomie	122
Die Zusammensetzung der Nagetierfauna von Gaimersheim	122
Zur Ökologie der Fundstelle	122
4. Altersstellung der Fauna von Gaimersheim	125
Zur Homogenität des Materials	125
Zeitliche Einordnung der Fundstelle	127
Literaturverzeichnis	130
Anhang	134
Tafeln I–III	

ZUSAMMENFASSUNG

Die oberoligozäne Spaltenfüllung Gaimersheim ist eine der reichsten und zugleich wichtigsten Lokalitäten Süddeutschlands. FREUDENBERG bearbeitete erstmalig 1941 die Nagetiere dieser Fundstelle. Im Rahmen seiner Bearbeitung wurde Gaimersheim zur Typuslokalität einiger von ihm neu beschriebener Arten. Umfangreiche Präparationsarbeiten ermöglichten es, das neue Material gemeinsam mit dem alten hinsichtlich der Nagetiere nach neuesten Gesichtspunkten zu untersuchen.

Bei den bereits bearbeiteten Aplodontiden (SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD 1979) und Eomyiden (FAHLBUSCH 1970), sowie den Gattungen *Euricetodon*, *Pseudocricetodon* und *Melissiodon* genügte neben der Zusammenfassung der bereits bekannten Ergebnisse das Hinzufügen einiger neuerer Erkenntnisse. Eingehender wurden die Sciuriden, Gliriden, Dipodiden und die Gattung *Heterocricetodon* bearbeitet.

Die anhand der Zähne gewonnenen Erkenntnisse konnten durch Material von Maxillar- und Mandibularfragmenten teilweise erweitert werden (Sciuriden, Cricetiden, Dipodiden und *Melissiodon*).

Da von dem sehr seltenen Gaimersheimer Aplodontiden *Plesispermophilus macrodon* keine weiteren Funde im neubearbeiteten Material auftraten, war der Bearbeitung von SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD nichts hinzuzufügen.

Die Theridomyiden werden derzeit in Mainz und Basel bearbeitet. Um den daraus zu erwartenden Ergebnissen nicht vorzugreifen, wurde diese Gruppe hier aus der Bearbeitung ausgeklammert.

An Sciuriden konnte in Gaimersheim nur die Art *costatus* nachgewiesen und deren Berechtigung bestätigt werden. Sie ist zur Gattung *Heteroxerus* zu stellen. Einige Schädelfragmente wurden abgebildet, beschrieben und mit fossilen und rezenten Sciuriden verglichen.

Zu dem von FREUDENBERG beschriebenen Castoridenmaterial von *Steneofiber dehmi* ist nur wenig Material hinzugekommen. Dieses wurde aus der Bearbeitung ausgeschlossen.

Bei den Gliriden konnten die Taxa *Gliravus* aff. *bruijini* und *Bransatoglis* aff. *planus* unterschieden werden. Der von FREUDENBERG (1941) aufgestellte *Microdyromys praemurinus* wurde eingehend bearbeitet.

Aus der Familie der Eomyiden existieren in Gaimersheim nach Erkenntnissen (neben FREUDENBERG 1941) von FAHLBUSCH (1970) und ENGESSER (1987) die beiden kleineren Arten *Eomyodon volkeri* und *Eomyodon pusillus* sowie die größeren Arten *Eomys zitteli* und *Eomys major*.

Die Cricetiden verteilen sich auf vier Taxa. Wie von DIENEMANN (1987) beschrieben, konnten *Euricetodon dubius* und *Pseudocricetodon montalbanensis* bestätigt werden. Für die Art *incertus* wird hier vorgeschlagen, sie aus zahnmorphologischen und schädelanatomischen Gründen zur Gattung *Pseudocricetodon* zu stellen. Die Eigenständigkeit von *Heterocricetodon gaimersheimensis* konnte bestätigt werden. Ein mit beiden Mandibelästen nahezu vollständig erhaltener Schädel dieser Art wurde abgebildet, beschrieben und mit fossilen und rezenten Cricetiden verglichen. Das für diese Gattung ungewöhnlich reichhaltige Vorkommen (123 Einzelzähne, 46 Mandibel- und Maxillarfragmente) gestattete erstmals eine ausführliche Beschreibung der Variabilität. Der Zusammenfassung der Gattungen *Pseudocricetodon* und *Heterocricetodon* zur Subfamilie der Pseudocricetodontinae (ENGESSER 1987) konnte aus zahnmorphologischen und vor allem craniologischen Gründen nicht zugestimmt werden.

Zu den ausführlichen Beschreibungen von HRUBESCH (1957) zur Zahnvariabilität bei *Melissiodon chatticus* aus Gaimersheim konnten noch einige Beobachtungen zur Zahnmorphologie und zur Morphologie des Unterkiefers hinzugefügt werden. Dadurch bestätigte sich die Eigenständigkeit von *Melissiodon chatticus*. Die Familie der Melissiodontidae mit der Gattung *Melissiodon* (und wahrscheinlich auch *Edirnella* ÜNAY-BAYRAKTAR 1988) ist beizubehalten.

Der einzige, in Gaimersheim vorkommende Dipodide gehört zu *Plesiosminthus promyaron*, die von FREUDENBERG aufgestellte Art *Plesiosminthus bavaricus* kann nicht aufrecht erhalten werden.

Die quantitative Zusammensetzung der Gaimersheimer Nagetierfauna wurde auf der Grundlage der M1 und M2 erstellt. Ein zahlenmäßiger Vergleich mit dem Material von FREUDENBERG mußte entfallen, da von diesem Material keine Zahlenangaben vorliegen.

Die Rekonstruktion der ökologischen Situation zur Entstehungszeit der Spaltenfüllung von Gaimersheim ergab einen relativ breiten Rahmen: von steppenartigem, waldfreiem Gelände bis hin zu Nadel- und Laubwald mit Büschen. Das Klima wird als gemäßigt bis kühl angenommen.

Bei den Cainotherien fand BERGER (1959) eindeutige Hinweise auf eine gewisse Inhomogenität des Materials. FAHLBUSCH (1970) stellte auch bei dem Eomyiden-Material Hinweise auf eine Inhomogenität fest. Für die beiden Spalten von Gaimersheim muß anhand dieser Ergebnisse auf jeden Fall ein gewisser Altersunterschied angenommen werden. Dieser ist jedoch nach den Untersuchungsergebnissen an einigen anderen Gruppen der Fundstelle Gaimersheim sicherlich nicht sehr groß: bei den im Rahmen der vorliegenden Bearbeitung untersuchten Gruppen fanden sich keine vergleichbaren Hinweise auf eine Inhomogenität. Auch LAGALLY (1978: *Eucricetodon*) und DIENEMANN (1987: *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon*) beschrieben die zum Teil relativ hohe Variabilität, fanden aber keine Anzeichen von Inhomogenität.

Stratigraphisch ist Gaimersheim innerhalb des Oberoligozäns in das Säugetierniveau MP 28 in die Nähe von Pech du Fraysse (Pech Desse) zu stellen. Hierbei ist jedoch der große geographische Abstand dieser Fundstellen zu berücksichtigen. Der Vergleich zu den stratifizierten Fundstellen der Schweizer Molasse und Savoyen ist aufgrund der abweichenden Faunenzusammensetzungen nur bedingt möglich, die Lagomorphen treten dort im Gegensatz zu Gaimersheim erst später (MP 30) auf.

1. ALLGEMEINER TEIL

1.1 Einleitung

Erforschungsgeschichte

Die Spaltenfüllung von Gaimersheim ist eine der klassischen oberoligozänen Lokalitäten aus dem süddeutschen Raum und besitzt eine der reichsten Faunen dieses Zeitabschnittes. Die Fundstelle ist heute nicht mehr zugänglich. Sie befand sich an der Ostwand des Gemeindesteinbruches der Ortschaft Gaimersheim, ca. 1,5 km nordnordöstlich des Ortes an der Straße nach Rackertshofen (Grababt.-Bl. 7134, r 4445 600, h 5409 300). Die Fundstelle war durch zwei Spalten im Abstand von etwa 10 m aufgeschlossen. Das Sediment der Spaltenfüllung setzte sich aus gelbbrauner, toniger Dolomitasche mit rotem (bohnerzreichem), gelbbraunen und untergeordnet hellgrauem, pyritführenden Karstkalk (D. MÜLLER, 1972: 57) zusammen. Von der nördlicheren der beiden Spalten der Fundstelle ist bekannt, daß sie zum Zeitpunkt der Grabungen von 1937 bis 1939 eine ungefähre Breite von 1,5 m und eine ungefähre Mächtigkeit von 3 m besaß (FREUDENBERG, 1941: 100). In der gelblichbraunen „Dolomitasche befand sich ein roter, harter, lehmiger Kalk mit Bohnerzeinschlüssen, welcher von der Dolomitasche scharf absetzte. Diese Grenze ging oft mitten über Schädel und Knochen, welche halb im roten, halb im gelbbraunen Material steckten“ (FREUDENBERG, 1941: 100). Bei dem die Spaltenfüllungen umgebenden Gestein handelt es sich um schlecht gebankten Dolomit des oberen Weißjura. Bei dessen Abbau war die Fundstelle freigelegt worden.

Eine erste Übermittlung (1936) von Proben aus dieser knochenführenden Fundstelle geschah durch REICHART (vom Schloßmuseum in Ingolstadt) an die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München. Im Anschluß daran wurden umfangreichere Grabungen durchgeführt. Eine erste Veröffentlichung einer Faunenliste der Wirbeltierfunde erfolgte durch DEHM (1937). Einigen Taxa, die in Gaimersheim nebeneinander vorkommen, schrieb man (wegen der noch geringen Kenntnis über das Alter der sogenannten Quercyfundstellen) unterschiedliches Alter zu (z. B. *Archaeomys arvernensis*, *Heterocricetodon schlosseri* und *Heterocricetodon stehlini*). Als zeitliche Einordnung gab DEHM (1937: 35) älteres Oberoligozän an.

Weitere Grabungen (1937 bis 1939) in der nördlicheren Spalte erbrachten größere Materialmengen, die dann in der Münchener Sammlung unter der Sammelnummer 1939 XI inventarisiert wurden. FREUDENBERG (1941) bearbeitete aus diesem Material die Nagetiere und die Lagomorphen. Er kam zu dem Schluß, daß es sich bei den von ihm untersuchten Stücken um Material oberoligozänen Alters (chattisch, stampisch) handelte. Der überwiegende Teil dieser Stücke ist 1944 in München verbrannt, ein großer Teil der abgebildeten Originale jedoch in der Münchener Sammlung noch vorhanden.

Umfangreiches neues Material wurde in den Jahren 1949 bis 1952 gesammelt und unter der Sammelnummer 1952 II der Münchener Sammlung zusammengefaßt. HRUBESCH (1957) revidierte monographisch die Gattung *Melissiodon* und bearbeitete dabei auch *Melissiodon chatticus* aus Gaimersheim. Er ordnete die Fundstelle Gaimersheim anhand phylogenetischer Ergebnisse in das jüngere Unterchattium (tieferes Oberstampium) ein. BERGER (1959) äußerte im Rahmen seiner Bearbeitung der Cainotheriiden aus Gaimersheim den begründeten Verdacht, daß die zwei Spalten sich im Alter geringfügig unterscheiden. Er betrachtete die südlichere Spalte als

etwas älter. Bei seiner Untersuchung der Stammesgeschichte der Dimyliden bearbeitete A. MÜLLER (1967) auch die Funde aus Gaimersheim. HEISSIG untersuchte 1969 die Rhinocerothiden von Gaimersheim und deren phylogenetische Stellung. Im Vergleich mit vor allem französischen und schweizer Fundstellen konnte er die Stellung von Gaimersheim in das untere Chattium bestätigen. FAHLBUSCH (1970) fand bei dem von ihm bearbeiteten Eomyidenmaterial (überwiegend 1952 II), daß es eine etwas andere Artenzusammensetzung hatte als das von FREUDENBERG (1941) untersuchte Eomyidenmaterial (1939 XI). Dies forderte jedenfalls den Schluß, daß die Faunen der beiden Spalten etwas unterschiedlich zusammengesetzt sein mußten. FAHLBUSCH vermutete (1970: 20), daß sein Eomyidenmaterial (im Gegensatz zu dem von FREUDENBERG) überwiegend oder sogar ausschließlich aus der Nordspalte stammte. Zum erstenmal wurde von DEHM & FAHLBUSCH (1970) für die nördlichere Spalte die Bezeichnung Gaimersheim 2, für die südlichere Spalte die Bezeichnung Gaimersheim 1 eingeführt. D. MÜLLER (1972) bearbeitete die Oligozänablagerungen im Gebiet des Nördlinger Rieses und in diesem Rahmen auch die Gastropoden aus Gaimersheim. Er erwähnte, daß sein Gastropodenmaterial wie auch die von FREUDENBERG (1941) mitbearbeiteten Gastropodenarten aus der etwas jüngeren, nördlicheren Spalte stammten. ENGESSER, MAYO & WEIDMANN nahmen dann viel später (1984) für die beiden Spalten von Gaimersheim eine Altersspanne an, die von Wynau 1 (MP 27) oder älter bis Fornant 6 (MP 28) reiche. Beim 'Internationalen Symposium über Säugetier-Biostratigraphie und Palökologie des Europäischen Paläogen' (1987, Mainz) wurde Gaimersheim 2 als älter (MP 27) und Gaimersheim 1 als jünger (MP 28) angesprochen (SCHMIDT-KITTLER, Hrsg., 1987: 18). LAGALLY (1978) stellte im Rahmen von umfangreichen morphologisch-biostatistischen Untersuchungen an *Eucricetodon* aus Gaimersheim eine relativ hohe Variabilität, jedoch keinerlei Inhomogenität fest (1978: 177). DIENEMANN (1987) untersuchte die Gattungen *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* aus dem Oligozän Süddeutschlands und in diesem Rahmen fast 600 Einzelzähne dieser Gattungen aus Gaimersheim. Er konnte trotz dieses reichhaltigen Materials keinerlei Inhomogenität feststellen. Er stellte Gaimersheim in die jüngeren Bereiche des Niveaus von Boningen (MP 27).

Im Rahmen der Faunenbearbeitungen und der Bemühungen, das Alter der Fundstelle Gaimersheim einzugrenzen, taucht also immer wieder der Verdacht auf, daß die beiden Spalten unterschiedliches Alter besitzen könnten. Die Klärung dieser Frage wurde und wird sehr erschwert, da das aus beiden Spalten geborgene Material nicht getrennt gehalten worden ist. Weitere Erkenntnisse zur Altersfestlegung und Systematik versprach umfangreiches, noch unbearbeitetes Material aus den Aufsammlungen von 1949 bis 1953. Dieses Material bildet die Grundlage für die vorliegende Arbeit.

Zielsetzungen

Aus Gaimersheim liegt eine der reichhaltigsten Nagetierfaunen (neben vielen anderen Tiergruppen) aus dem Oberoligozän von Süddeutschland vor. Seit der letzten umfangreichen Bearbeitung der gesamten Nagetierfauna von FREUDENBERG (1941) sind bereits einige Gruppen zum Teil monographisch bearbeitet worden: Eomyiden (FAHLBUSCH, 1970), Aplodontiden (VIANEY-LIAUD & SCHMIDT-KITTLER, 1979) und Cricetiden (*Eucricetodon* und *Pseudocricetodon*, DIENEMANN, 1987). Die Theridomyiden sind derzeit in Mainz und Basel in Bearbeitung.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sollen ausgewählte Gruppen der Nagetiere nach modernen Gesichtspunkten neu bearbeitet werden: Sciuriden, Gliriden, Dipodiden und *Heterocricetodon*. Von *Heterocricetodon* und von den Sciuriden liegt Schädelmaterial vor, welches neue Erkenntnisse über die Phylogenie dieser Taxa zu vermitteln versprach. Gaimersheim ist für einige Nagetierarten Typuslokalität. Die Berechtigung dieser Arten soll nachgeprüft werden und für die Holotypen Neubeschreibungen und detaillierte Abbildungen gegeben werden. Für die be-

reits bearbeiteten Eomyiden und Cricetiden (außer *Heterocricetodon*) sollen kritische Zusammenfassungen erstellt werden. Der Bearbeitung von *Melissiodon chaticus* von HRUBESCH (1957, im Rahmen seiner monographischen Bearbeitung dieser Gattung) sollen auf der Basis des neu hinzugekommenen Materials einige Ergänzungen hinzugefügt werden.

Ein Vergleich des neuen Materials (1952 II) mit dem alten (1939 XI) soll Aufschluß geben über eventuelle Unterschiede in der Faunenzusammensetzung und im Alter der beiden Spalten der Fundstelle Gaimersheim.

Variationsstatistische Untersuchungen sollen weitere Aussagen über eventuelle Inhomogenitäten zulassen. Weiterhin soll der Vergleich mit anderen wichtigen Fundstellen (z. B. in Frankreich und der Schweiz) eine engere stratigraphische Eingrenzung ermöglichen. Aus dem Vergleich der Faunenzusammensetzungen lassen sich eventuell Aussagen über mögliche Faunenprovinzen ableiten.

1.2 Material und Arbeitsmethoden

Abbildungen

Ein Teil der bearbeiteten Stücke wird im Text in Form von Zeichnungen wiedergegeben. Alle im Text erwähnten Stücke sind abgebildet worden. Hierbei handelt es sich um Stücke aus Gaimersheim, aber auch von anderen Fundstellen. Die zahlenmäßig bei weitem überwiegenden Gaimersheimer Stücke der neueren Aufsammlung (1952 II) tragen bei den Abbildungen nur die Einzelnummer (z. B. 4124). Die wenigen Gaimersheimer Stücke der älteren Aufsammlung (1939 XI) tragen, wie auch die angesprochenen Stücke aller anderen Fundstellen, die vollständige Inventarnummer (z. B. 1939 XI 27, Chr. 797 = Chavroche). In Anlehnung an einige modernere Veröffentlichungen (z. B. ZIEGLER & FAHLBUSCH, 1986) erfolgt die Orientierung der abgebildeten Zähne so, daß der vordere Zahnrand zum oberen Blattrand gerichtet ist. Die Anzahl der Abbildungen ist abhängig von der Variabilität der Merkmale. Zur Anfertigung der Zeichnungen diente ein Zeichenspiegel als Hilfsmittel.

Abgebildet werden Zähne, Mandibel- und Schädelfragmente; für beide kommen unterschiedliche Zeichentechniken zur Anwendung. Bei einigen Gruppen genügt für den Vergleich der Merkmale die Darstellung der Zähne in schematischen Skizzen. Bei anderen Gruppen hat es sich als nützlich erwiesen, die Zähne zur besseren Wiedergabe feiner nuancierter Merkmale in Halbtontechnik darzustellen.

Um den direkten Vergleich zu erleichtern, werden bei den schematischen Abbildungen die Zähne einer Zahnposition, je nach Häufigkeit, nur als rechte oder linke Zähne abgebildet. Die spiegelbildlich umgekehrten Zähne tragen hinter der Inventarnummer den Zusatz: inv. (= invers).

Terminologie (Zähne, Schädel)

Um Mißverständnisse auszuschließen, wird bei jeder Gruppe eine Darstellung und Erläuterung der für die einzelnen Zahnkronenelemente verwendeten Begriffe gegeben. Dies erfolgt, je nach Gruppe, zum Teil in Anlehnung an frühere Bearbeiter, teilweise ist die verwendete Terminologie modernisiert worden. Die im einzelnen gewählten Begriffe stellen keine Homologisierungen in stammesgeschichtlichem Sinne dar. Grundlage für die Terminologie bei allen Gruppen sind im wesentlichen die von WOOD & WILSON (1936) und von MEIN & FREUDENTHAL (1971) gegebenen Begriffsvorschläge. Zur Beschreibung des Gratverlaufes sind hier nicht mehr die

Begriffe „nach vorn“ oder „nach hinten“ verwendet worden, da dies eine Wachstumsrichtung der Grate andeutet.

Grate des Occlusalmusters, die den Zahn vorn oder hinten begrenzen, sollten nicht mehr mit Vorder- bzw. Schlußcingulum, sondern als Antero- bzw. Posterolophid bezeichnet werden. Die transversalen Hauptgrate tragen, falls sie einfach auftreten, die Endungen -loph bzw. -lophid, und die Endungen -lophulus I/II bzw. -lophulid I/II, wenn sie doppelt ausgebildet sind.

Die Terminologie für die einzelnen Elemente des Schädels und der Mandibel mit den Muskelansatzpunkten sind hier nach NIETHAMMER & KRAPP (1978) und nach MORLOK (1983) gewählt worden. Von den meisten Autoren werden diese Begriffe weitgehend einheitlich verwendet. Eine Ausnahme hierbei bilden einige Öffnungen der Ventralseite des Schädels: die kleinen, häufig doppelt auftretenden Öffnungen des Palatinums heißen Foramen palatinum anterius und posterius, das langgestreckte Foramen in Praemaxillare und Maxillare (caudal vom Incisiven) trägt die Bezeichnung Foramen incisivum.

Meßtechnik

Die Längen sämtlicher gemessenen Strecken wurden mit einem elektronischen Distanzmeßgerät der Marke WILD/CENSOR ermittelt. Alle Maßangaben erfolgen in Millimetern. Bei der für alle Zahnmessungen vorgewählten 25-fachen Vergrößerung liegt der (durch die Stärke des Messbalkens vorgegebene) Fehler bei etwa $\frac{2}{100}$ Millimetern. Als Zahnlänge wird immer die größte Erstreckung in Sagittalrichtung, die (größte) Breite senkrecht zur Länge gemessen. Ausdrücklich sei hier darauf hingewiesen, daß die Länge nicht immer identisch mit der größten Erstreckung ist, da die größte Erstreckung zum Teil einer Diagonalen (siehe z. B. *Melissiodon*, S. 91) entspricht.

Die Darstellung der gemessenen Werte der Zahnängen und Zahnbreiten erfolgt in Punktediagrammen. Zum besseren Vergleich werden teilweise mehrere Taxa in einem Diagramm wiedergegeben, wofür dann vereinfachte Darstellungsformen gewählt worden sind. Je nach der Größe der Variabilität sind weiterhin die Längen- oder Breitenwerte in Histogrammen abgebildet.

Statistische Methoden

Um Aussagen über die metrische Variabilität treffen zu können, sind für die Zahnängen und -breiten einige statistische Größen ermittelt worden. Diese Größen werden für sämtliche bearbeiteten Populationen wiedergegeben. Es ist jedoch zu beachten, daß sich deren Aussagekraft bei niedrigeren Stückzahlen entsprechend verringert.

Arithmetisches Mittel: Da es sich bei den bearbeiteten Populationen nur um Stichproben handelt, ist dieser Mittelwert ($\bar{x}$) ein Stichprobenmittelwert.

$$\bar{x} = \frac{x_1 + x_2 + \dots + x_n}{n}$$

Standardabweichung (= S): (auch Streuung genannt) Sie errechnet sich durch die Formel:

$$S = \sqrt{\frac{\text{Summe der Abweichungsquadrate}}{\text{Anzahl der Freiheitsgrade}}}$$

$$S = \sqrt{\frac{(x_1 - \bar{x})^2 + (x_2 - \bar{x})^2 + \dots + (x_n - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

Varianz: Die Varianz (S^2) ergibt sich durch Quadrieren der Standardabweichung:

$$S^2 = \frac{(x_1 - \bar{x})^2 + (x_2 - \bar{x})^2 + \dots + (x_n - \bar{x})^2}{n - 1}$$

Variabilitätskoeffizient (= V): Diese statistische Größe bietet die Möglichkeit, die Variabilität verschieden großer Objekte direkt vergleichen zu können.

$$V = \frac{S \star 100}{\bar{x}}$$

Standardfehler: Bei allen bearbeiteten Populationen kann es sich nur um Stichproben der Gesamtpopulationen handeln. Für den Mittelwert, die Standardabweichung und den Variabilitätskoeffizient sind daher die Standardfehler errechnet worden. Diese Werte sind in den Meßwert-Tabellen der einzelnen Gruppen angegeben. Bei der Bewertung der Standardfehler ist zu beachten, daß diese mit abnehmendem „n“ entsprechend an Aussagekraft verlieren.

Standardfehler des Mittelwertes:

$$s_{\bar{x}} = \frac{S}{\sqrt{n}}$$

Standardfehler der Standardabweichung:

$$s_s = \frac{S}{\sqrt{2n}}$$

Standardfehler des Variabilitätskoeffizienten:

$$s_v = \frac{V}{\sqrt{2n}}$$

Vertrauensintervall (für 95% Wahrscheinlichkeit): Weiterhin sind die Intervalle errechnet worden, innerhalb derer sich die Mittelwerte mit 95%iger Wahrscheinlichkeit befinden.

$$s_{\bar{x}} = t \star \frac{s}{\sqrt{n}}$$

Diese Intervalle sind in den Punktegraphiken in Form von Rechtecken dargestellt. Weitere Erläuterungen dazu finden sich beispielsweise bei SIMPSON, ROE & LEWONTIN (1960: 169f.). Die Werte für „t“ sind ebenfalls aus SIMPSON, ROE & LEWONTIN (1960: 422) entnommen. Für $n \geq 20$ besitzt „t“ ungefähr den Wert 2.

Morphologische Analysen

Zur Erfassung der zahnmorphologischen Merkmale werden die Merkmale der Zähne beschrieben und die beschriebenen Zähne daneben abgebildet. Nachfolgende Bearbeiter können bei dieser Art der Merkmalsauswertung die beschriebenen Attribute wie beispielsweise „schwach konkav gebogen“ oder „Mesoloph nur angedeutet“ direkt vergleichen und bewerten. Die Zahnbeschreibungen sind in Stichworten wiedergegeben. Beschrieben und bewertet werden diejenigen morphologischen Merkmale, die nach dem derzeit gültigen Wissensstand für die Variabilität der jeweiligen Art und für deren Abgrenzung zu anderen Taxa als relevant gelten.

Abkürzungen

Nachfolgend sind die Abkürzungen erklärt, die bei den Beschreibungen und bei den Abbildungen für die Aufbewahrungsorte des Untersuchungsmaterials verwendet worden sind.

B. M.	= British Museum (Natural History), London
BSP	= Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie
FSL	= Faculté des Sciences de Lyon
HLM/Hhm	= Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Geologisch-Paläontologische Abteilung
LPVM	= Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Montpellier
MCNM	= Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid
NMBS	= Naturhistorisches Museum Basel
PIM/P	= Paläontologisches Institut der Universität Mainz

2. SPEZIELLER TEIL

2.1 Systematik

Familie APLODONTIDAE TROUESSART, 1897

Gattung *Plesispermophilus* FILHOL, 1882

Plesispermophilus macrodon SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1979

Die Familie der Aplodontiden wird im Rahmen der vorliegenden Bearbeitung der Fundstelle Gaimersheim nicht berücksichtigt, da weitere Präparationsarbeiten kein neues Material erbracht haben. SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD konnten im Rahmen ihrer Untersuchungen zur Evolution der Aplodontidae (1979) aus dem Oligozän Europas das Taxon *Plesiospermophilus macrodon* aus Gaimersheim neu beschreiben. Der bisher einzige Beleg aus Gaimersheim ist ein Schädelfragment (1952 II 3421). Es trägt beidseitig die M^{1-3} ; P^3 und P^4 sind nur von der linken Zahnreihe erhalten.

Dieses Schädelfragment sowie auch die Zähne sind bei SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD abgebildet (1979: Textabb. 1, Taf. 1: Abb. e und Taf. 3: Abb. j) und ausführlich beschrieben (1979: 38–40 und 47).

An Unterkieferzähnen ist nur ein M_1 oder M_2 aus Pech du Fraysse bekannt, der zu *Plesispermophilus macrodon* gestellt werden kann. Er wird ebenfalls bei SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD beschrieben (1979: 48) und abgebildet (1979, Taf. 3: Abb. i). *Plesispermophilus macrodon* kann in der Größe und in der Zahnmorphologie von *Plesispermophilus ernii* aus Coderet unterschieden werden und bildet jedenfalls eine eigene Art. Als gemeinsamer Vorläufer dieser beiden Taxa wurde von SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD (1979: 74) *Plesispermophilus angustidens* genannt.

Familie THERIDOMYIDAE ALSTON, 1876

Bemerkung

Auf eine Bearbeitung der Theridomyiden wurde hier verzichtet, da diese Familie und deren Vertreter aus Gaimersheim derzeit in Mainz und Basel bearbeitet werden.

Familie SCIURIDAE BAIRD, 1857

Einleitung

DEHM machte (1937: 351) in einer vorläufigen Faunenliste von Gaimersheim die Sciuriden-Art *Sciurus* aff. *chalanati* bekannt. In einer Kurzcharakteristik beschrieb er dieses Taxon als „noch kleiner als *Sciurus chalanati* aus dem Untermiocän (Aquitanium) von St. Gérard-le-Puy“ (1937: 351). FREUDENBERG unterschied in seiner ausführlicheren Bearbeitung (1941) von (umfangreichem) Material aus weiteren Aufsammlungen (1937–1939) dann zwei Sciuriden-Arten: *Sciurus chalanati* und den von ihm beschriebenen *Sciurus costatus*.

Von dem als *Sciurus chalanati* bestimmten Material existiert heute nur noch ein Unterkieferfragment (1939 XI 29) mit P₄-M₂, welches jedoch zur Gliriden-Gattung *Gliravus* (siehe S. 40) gestellt werden muß.

Weitere Grabungen (1949–1953) in Gaimersheim lieferten mit über 250 Einzelzähnen, mehr als zehn Unterkieferfragmenten, drei Maxillarfragmenten und drei mäßig erhaltenen Schädelresten neues Sciuridenmaterial.

HUGUENEY (1969) fand bereits einige Merkmale zur Unterscheidung der M1 und M2 von Sciuriden. In den Meßwerttabellen führte sie diese Zahnpositionen jedoch gemeinsam auf, da die Unterscheidung nicht immer eindeutig durchführbar war. In den Zahnbeschreibungen behandelte sie diese Zähne ebenfalls weitgehend gemeinsam. BESCOS (1988: 17f.) fand bei ihrem Material Merkmale, mit denen die M1 von den M2 zu unterscheiden waren. Bei den Gaimersheimer Sciuriden ließ sich diese Trennung bei etlichen Molaren durchführen. Da jedoch einige Zähne trotzdem nicht sicher zugeordnet werden konnten, wurden die M1 und M2 gemeinsam besprochen.

Nomenklatur der Zahnkronenelemente von Sciuridenzähnen

Die in den zahnmorphologischen Beschreibungen verwendeten Bezeichnungen für die Hügel und Grate der Sciuridenzähne sind in Abbildung 1 dargestellt. Sie gelten für Milchzähne (dP),

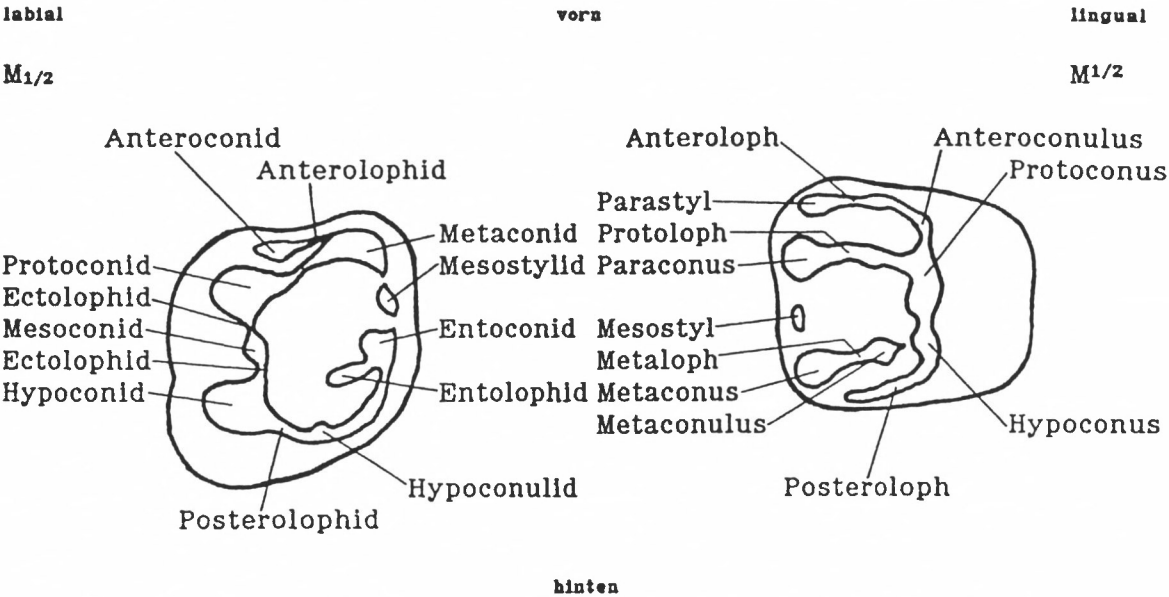


Abb. 1: Nomenklatur von Sciuridenzähnen (in Anlehnung an DE BRUIJN, 1967).

Prämolaren (P) und Molaren (M) und entsprechen im wesentlichen der von DE BRUIJN (1967) und von BESCOS (1988) gegebenen Nomenklatur.

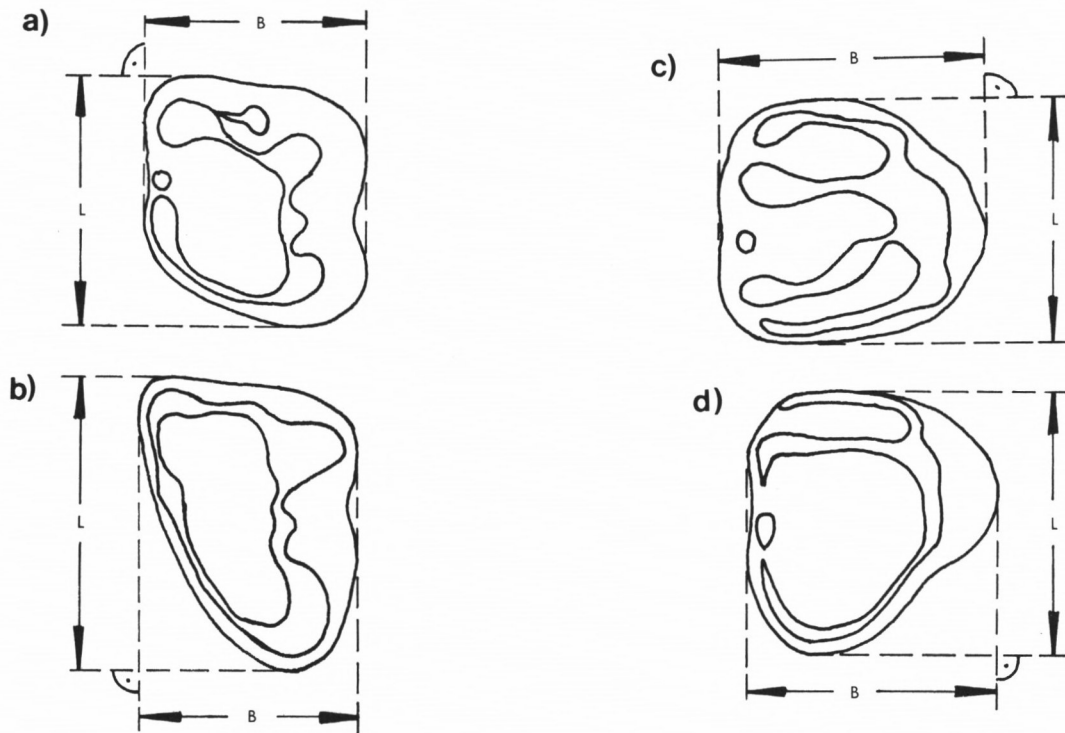


Abb. 2: Lage der Meßlinien bei Sciuriden; L = Länge, B = Breite, a = M_2 , b = M_3 , c = M^1 , d = M^3 .

Biometrie

Gemessen wurde die Länge (= L) als größte Erstreckung in der Sagittalrichtung und die Breite (= B) als größte Erstreckung senkrecht zur Länge. Die genaue Lage der Meßlinien ist der Abbildung 2 zu entnehmen.

Gattung *Heteroxerus* STEHLIN & SCHAUB, 1951

Vorbemerkung

MAJOR stellte 1893 zur Gattung *Xerus* die neue Art *grivensis* aus La Grive-St. Alban auf. Er bemerkte ausdrücklich (1893: 191), daß an den Incisiven keine Längsleisten zu erkennen sind.

STEHLIN & SCHAUB trennten 1951 aufgrund einiger Molarenmerkmale die Gattung *Heteroxerus* (Diagnose 1951: 358) von *Xerus* ab. Die Incisiven blieben bei dieser Abtrennung unberücksichtigt. Das Taxon *grivensis* wurde von STEHLIN & SCHAUB zur Typusart von *Heteroxerus* gemacht.

BLACK gab 1965 eine erweiterte Diagnose für *Heteroxerus* (S. 186), ging jedoch ebenfalls nicht auf die Incisiven und deren Merkmale ein. Er betrachtete „*Sciurus*“ *costatus* aus Gaimersheim bereits als ältestes Glied einer möglichen Entwicklungsreihe von *Heteroxerus*. Weiterhin synonymisierte er (1966) den Sciuriden aus Coderet, von STEHLIN & SCHAUB als „*Sciurus*“ *chalanati* angesprochen, mit „*Sciurus*“ *costatus* von Gaimersheim.

HUGUENEY (1969) betrachtete die Kostulation der unteren Incisiven als gattungsspezifisches Merkmal (1969: 147) für *Heteroxerus*. Sie sah in der Art *costatus* aus Gaimersheim einen Vorläufer des größeren Sciuriden aus Coderet; für letzteren gab sie eine Neubeschreibung und nannte ihn *Heteroxerus lavocati*.

BESCOS (1988: 32) gab eine erweiterte Diagnose für *Heteroxerus*, in die auch die Kostulation der Incisiven einging.

Um zur Frage der Gattungszugehörigkeit der Art *costatus* weitere Argumente zu finden, werden neben dem Vergleich der Zahnmuster vor allem auch die vorhandenen Schädelfragmente beschrieben und verglichen. Der Vergleich mit fossilem Schädelmaterial beschränkt sich auf *Palaeosciurus goti* (von Mas de Got, MP 22), den zeitlich näher stehenden *Heteroxerus lavocati* (von Coderet, MP 30) und auf *Palaeosciurus feignouxi* (von Montaigu-le-Blin, MN 2a). Zum Rezentvergleich werden Schädel von *Sciurus* und *Xerus* herangezogen.

Originaldiagnose: STEHLIN & SCHAUB, 1951: 358 f.,

erweiterte Diagnose: BLACK, 1965: 186, DE BRUIJN, 1967: 317, BESCOS, 1988: 32,

Typusart: *Heteroxerus grivensis* (MAJOR, 1893),

weitere Arten: *H. huerzeleri* STEHLIN & SCHAUB, 1951 (= *H. grivensis* fide BESCOS, 1988),

H. costatus (FREUDENBERG, 1941),

H. rubricati CRUSAFONT, DE VILLALTA & TRUYOLS, 1955,

H. vireti BLACK, 1965 (= *H. rubricati* fide BESCOS, 1988),

H. paulhiacensis BLACK, 1965,

H. lavocati HUGUENEY, 1969,

H. molinensis LACOMBA, 1984,

H. ignis CUENCA, 1986.

***Heteroxerus costatus* (FREUDENBERG, 1941)**

(Abb. 3, 6, 7, 8 a–c, 9 a–e, 11, Taf. I d, e)

Vorbemerkung:

Da von FREUDENBERG kein Holotypus angegeben worden ist, wird hier der Unterkiefer 1939 XI 27 mit dP₄-M₁ festgelegt.

Synonymie:

v – 1941: „*Sciurus*“ *costatus* – FREUDENBERG: Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt: S. 117 f., Taf. XII: Abb. 11, 12.

Lectotypus: linke Mandibel mit dP₄-M₁: 1939 XI 27 (siehe Abb. 3), Originaldiagnose: FREUDENBERG, 1941: 117 f.,

erweiterte Diagnose: Die unteren Zähne länger als breit. Metaconid deutlich höher als die übrigen Hügel, immer ein Anteroconid vor dem Protoconid ausgebildet; Anteroconid und Metaconid durch Anterolophid verbunden. Bei den M_{inf.} oft ein Mesoconid und ein Mesostylid vorhanden. Zum Teil ein schwaches Entolophid angedeutet. Kräftige, konische Hügel, Grate von untergeordneter Bedeutung. Die unteren Incisiven immer mit 6–8 deutlichen Rillen auf der Lateralpartie des Schmelzbandes.

Die M^{1/2} generell mit einem schwach gebogenen Protoloph und mit einem deutlicher gebogenen, häufig in Protoconus-Nähe unterbrochenen Metaloph; diese Unterbrechung kann auch nur angedeutet sein. Häufig ein Metaconulus und ein Mesostyl vorhanden. Beim M³ als Transversalgrat nur der Protoloph ausgebildet.

Neubeschreibung des Lectotypus (1939 XI 27, dP₄-M₁): Hügel deutlich konisch, Grate schwach ausgebildet, große zentrale Grube (siehe Abb. 3).

dP₄. Grundriß oval, mesial etwas schmaler. Anteroconid mesial vom Protoconid, kein deutlicher Verbindungsgrat vom Anteroconid zum Protoconid oder zum Metaconid. Metaconid kräftigster, Entoconid schwächster Haupthügel. Entoconid etwas weiter mesial als Hypoconid, Metaconid weiter mesial als Protoconid. Kurzes, breites Metalophid als höchster Grat des

Occlusalmusters ausgebildet, niedrigster Punkt des Metalophid in der Mitte zwischen Protoconid und Metaconid. Mesostylid durch schwachen, wulstartigen Grat mit dem Metaconid verbunden, Mesoconid nahe beim Hypoconid. Mesoconid und Mesostylid deutlich schwächer als die Haupthügel, kein Ectolophid ausgebildet. Undeutliches, in die Breite gezogenes Hypoconulid, integriert in schwaches Posterolophid.

M₁. Zahn deutlich breiter, Mesialrand stärker abgeflacht als beim dP₄. Metaconid etwas höher als Protoconid. Anordnung der Hügel ähnlich wie beim dP₄, Innenhügel weiter mesial als Außenhügel.

Anteroconid durch schwaches linguales Anterolophid mit dem Metaconid verbunden, kein labiales Anterolophid ausgebildet. Metalophid schwächer als bei dP₄, besitzt niedrigsten Punkt in der Mitte zwischen Protoconid und Metaconid. Mesoconid etwa in der Mitte zwischen Protoconid und Hypoconid, leicht transversal gestreckt, fällt labial relativ steil ab. Kein Ectolophid vorhanden.

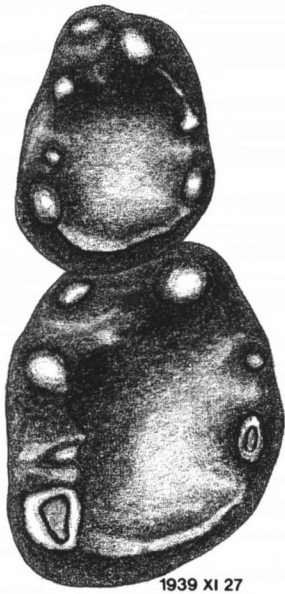


Abb. 3: *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim, Lectotypus: dP₄-M₁, BSP 1939 XI 27 (ca. 25-fach).

Freistehendes Mesostylid zwischen Metaconid und Entoconid, kein Hypoconulid ausgebildet.

		dP ₄	P ₄	M _{1/2}	M ₃
L	n	16	24	51	39
	min.	1,21	1,35	1,46	1,69
	mittl.	1,33 ⁺ / _{-0,019}	1,50 ⁺ / _{-0,014}	1,73 ⁺ / _{-0,018}	1,92 ⁺ / _{-0,018}
	max.	1,47	1,62	2,10	2,12
	S	0,075 ⁺ / _{-0,013}	0,066 ⁺ / _{-0,010}	0,129 ⁺ / _{-0,013}	0,110 ⁺ / _{-0,013}
	V	5,67 ⁺ / _{-1,002}	4,41 ⁺ / _{-0,637}	7,44 ⁺ / _{-0,737}	5,74 ⁺ / _{-0,650}
		dP ₄	P ₄	M _{1/2}	M ₃
B	n	18	25	51	40
	min.	0,91	1,06	1,31	1,43
	mittl.	1,02 ⁺ / _{-0,015}	1,21 ⁺ / _{-0,015}	1,53 ⁺ / _{-0,016}	1,54 ⁺ / _{-0,012}
	max.	1,15	1,40	1,78	1,73
	S	0,064 ⁺ / _{-0,011}	0,076 ⁺ / _{-0,0107}	0,113 ⁺ / _{-0,011}	0,076 ⁺ / _{-0,009}
	V	6,31 ⁺ / _{-1,052}	6,28 ⁺ / _{-0,888}	7,40 ⁺ / _{-0,733}	4,90 ⁺ / _{-0,548}

Tabelle 1a: Statistische Werte von *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim, untere Backenzähne,

		dP ⁴	P ⁴	M ^{1/2}	M ³
L	n	21	18	67	19
	min.	1,21	1,11	1,40	1,60
	mittl.	1,33 ⁺ /-0,015	1,27 ⁺ /-0,018	1,52 ⁺ /-0,008	1,72 ⁺ /-0,020
	max.	1,51	1,37	1,69	1,89
	S	0,068 ⁺ /-0,011	0,077 ⁺ /-0,013	0,064 ⁺ /-0,006	0,087 ⁺ /-0,014
	V	5,14 ⁺ /-0,794	6,05 ⁺ /-1,007	4,17 ⁺ /-0,360	5,06 ⁺ /-0,821
		dP ⁴	P ⁴	M ^{1/2}	M ³
B	n	21	18	74	22
	min.	1,14	1,32	1,55	1,50
	mittl.	1,30 ⁺ /-0,021	1,49 ⁺ /-0,018	1,72 ⁺ /-0,009	1,65 ⁺ /-0,019
	max.	1,46	1,64	1,95	1,89
	S	0,097 ⁺ /-0,015	0,078 ⁺ /-0,013	0,081 ⁺ /-0,007	0,091 ⁺ /-0,014
	V	7,43 ⁺ /-1,147	5,20 ⁺ /-0,867	4,71 ⁺ /-0,387	5,54 ⁺ /-0,836

Tabelle 1b: Statistische Werte von *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim, obere Backenzähne.

Materialnachweis: siehe Anhang.

Zahnbeschreibungen und Variabilität

Mandibularbezahnung (siehe Abb. 6):

dP₄. Grundriß des Zahnes annähernd oval, vorn etwas schmaler, insgesamt kleiner als P₄. Hügel kleiner, jedoch im frischen Zustand spitzer als beim P₄. Grate bis auf das Posterolophid fast bedeutungslos, Ectolophid fehlend oder sehr niedrig.

Anteroconid niedriger und schwächer als die vier Haupthügel (z. B. 4302) oder fehlend (z. B. 4297); Hypoconid, Mesoconid, Protoconid und Anteroconid (falls letzteres vorhanden) fast in einer Linie. Protoconid, Hypoconid und Entoconid meist gleich kräftig, Metaconid auch im fortgeschrittenen Usurstadium höher als alle anderen Hügel. Metaconid dichter am Protoconid als bei allen anderen Zahnpositionen; kein eigentliches Metalophid ausgebildet.

Caudal vom Metaconid vereinzelt ein schwaches Mesostyloid (z. B. 1939 XI 27), beide Hügel mit schwachem Grat verbunden, zum Entoconid kein Verbindungsgrat.

Häufig ein niedriges, langgestrecktes und ins Posterolophid integriertes Hypoconulid (z. B. 4297) ausgebildet.

P₄. Größer als dP₄, vor allem caudal breiter. Hügel konisch und kräftig.

Anteroconid (falls vorhanden) deutlich schwächer als die Haupthügel, dichter am Protoconid als am Metaconid (z. B. 4291). Protoconid, Metaconid und Hypoconid etwa gleich groß, Entoconid mit schwach ovaler Grundfläche, Metaconid am höchsten. Protoconid mit Hypoconid durch niedriges Ectolophid verbunden.

Mesoconid (in Ectolophid integriert) meist als transversal zum Labialrand abfallende Wulst (z. B. 4281), selten als deutlicher Konus ausgebildet (angedeutet bei 4291). Metaconid meist mit feinem Verbindungsgrat zu einem kleinen Mesostyloid, keine Verbindung zum Entoconid.

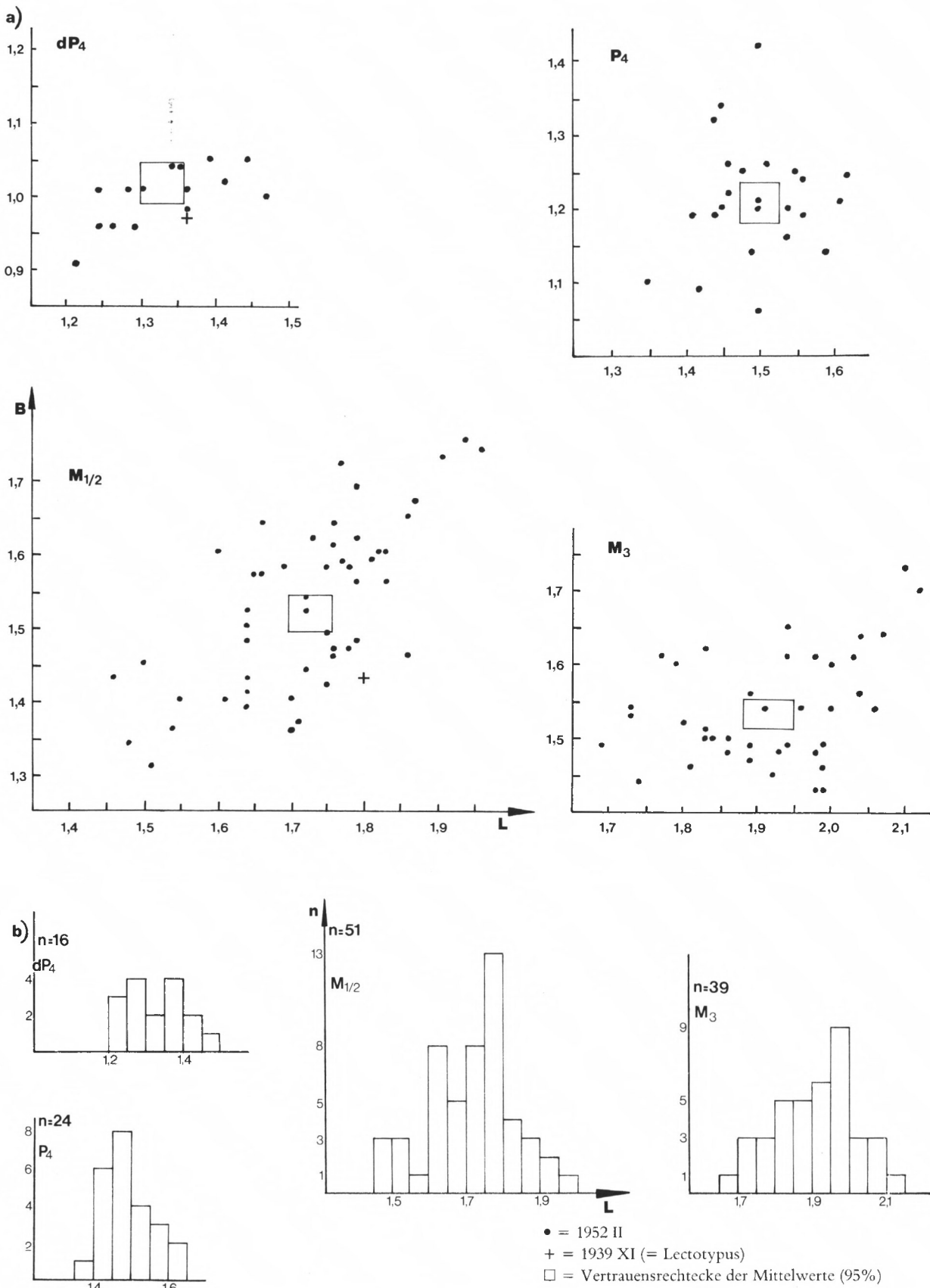
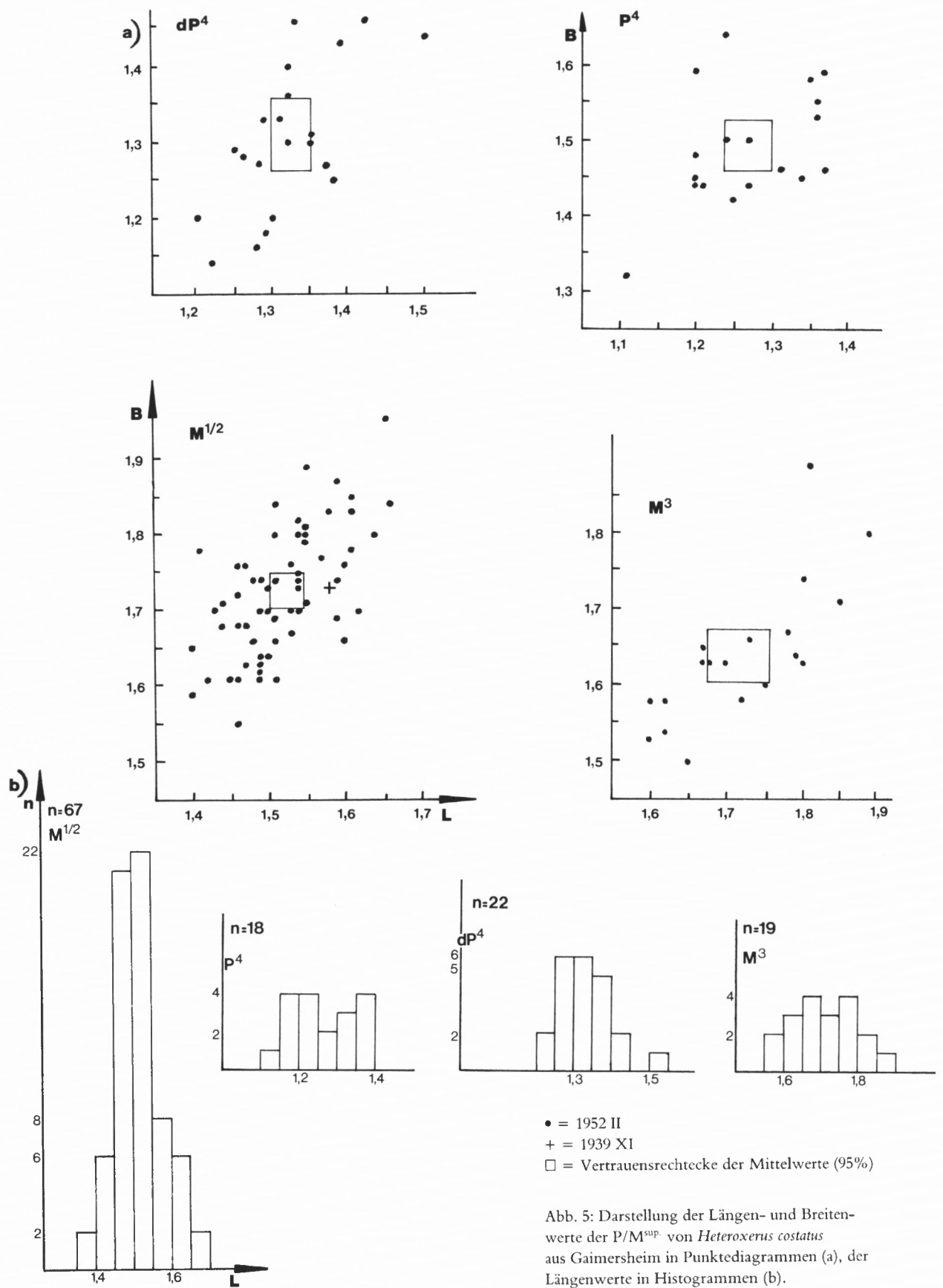


Abb. 4: Darstellung der Längen- und Breitenwerte der P/M_{inf} von *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim in Punktediagrammen (a), der Längenwerte in Histogrammen (b).



In das Posterolophid vereinzelt ein Hypoconulid integriert (angedeutet bei 4281), dieses jedoch nur schwach erhaben oder in die Länge gestreckt.

M_{1/2}. Umriß subrectangular; größer als P₄, im Occlusalmuster jedoch ähnlich.

Anteroconid dichter am Protoconid als am Metaconid, Anteroconid mit lingualem Anterolophid, erreicht fast das Metaconid; kein labiales Anterolophid. Metaconid und Entoconid etwas mesial verschoben im Vergleich zu Protoconid und Hypoconid.

Metaconid wiederum höchste Erhebung. Protoconid, Hypoconid und Entoconid etwa gleich kräftig, Entoconid mit schwach ovalem Grundriß. Protoconid und Metaconid weiter auseinander als bei P₄.

Metalophid in der Mitte zwischen Protoconid und Metaconid am niedrigsten; Metalophid unvollständig bzw. das Metaconid nicht erreichend bei sieben Zähnen (z. B. 4242).

Mesoconid wulstartig transversal gestreckt, deutlich niedriger als Protoconid und Hypoconid, fällt zum labialen Zahnrand ab.

Zum Teil ein kurzes, transversal vom Entoconid ausgehendes Entolophid (z. B. 4246) angedeutet.

Zentrale Zahngrube nimmt größten Teil der Kaufläche ein, im frischen Zustand manchmal schwach gerunzelt.

M₃. Mesialer Zahnbereich ähnlich M_{1/2}, caudal deutlich verlängert.

Anteroconid überwiegend als länglicher, kleiner Hügel dicht beim Protoconid ausgebildet, selten fehlend (z. B. 4222). Anteroconid labial frei, lingual mit Anterolophid angebunden an Metaconid.

Metaconid höchste Erhebung, gegenüber Protoconid geringfügig mesial versetzt. Protoconid bei zwölf Zähnen mit kurzem, intern gerichtetem Sporn: als kurzer Grat ausgebildet (z. B. 4213) oder nur als feine Wulst angedeutet (z. B. 4239).

Verbindung vom Hypoconid zum Protoconid über ein niedriges, gebogenes Ectolophid; darin integriert ein wulstartiges, transversales Mesoconid (ähnlich wie bei M_{1/2}), zum labialen Zahnrand hinabreichend (z. B. 4239).

Entoconid meist schwächer als die übrigen Haupthügel, Grundriß des Hügels etwas in die Länge gestreckt (z. B. 4239). Entoconid zum Teil mit kurzem, angedeutetem Entolophid (z. B. 4222). Zwischen Metaconid und Entoconid häufig ein kleines Mesostylid, annähernd separat stehend (z. B. 4222) oder über schwachen Grat verbunden mit Metaconid und Entoconid (z. B. 4213).

Zentrale Zahngrube nimmt den weitaus größten Teil des Zahnes ein, hier zum Teil im frischen Zustand schwache Runzeln erkennbar (z. B. 4239).

Posterolophid bildet caudale Zahnbegrenzung vom Hypoconid zum etwas mesial verschobenen Entoconid, kann in Entoconidnähe abgetrennt sein (z. B. 4222).

Maxillarbezahnung (siehe Abb. 7)

dP⁴. Mit deutlich vergrößertem, transversal gestrecktem Parastyl, verlängert den Zahn vor allem im antero-labialen Bereich. Anteroloph nahezu fehlend (z. B. 4394), oder lingual aus dem Parastyl kommend (z. B. 4644), selten schwach verbunden mit dem Protoconus (z. B. 4644).

Paraconus höchste labiale Erhebung, grundsätzlich mit transversalem Protoloph. Meist schwaches Mesostyl.

In die Länge gezogener Protoconus mit großer Grundfläche im Vergleich zu Paraconus und Metaconus, caudal davon der deutlich schwächere Hypoconus.

Metaloph vom Metaconus auf Hypoconus gerichtet, jedoch in Zahnmitte leicht mesial umgebogen (z. B. 4384); dadurch Protoloph und Metaloph nicht parallel. Metaloph häufig vom Protoconus isoliert (z. B. 4394), oft mit Metaconuli (z. B. 4388). Vom Metaconus zum Hypoco-

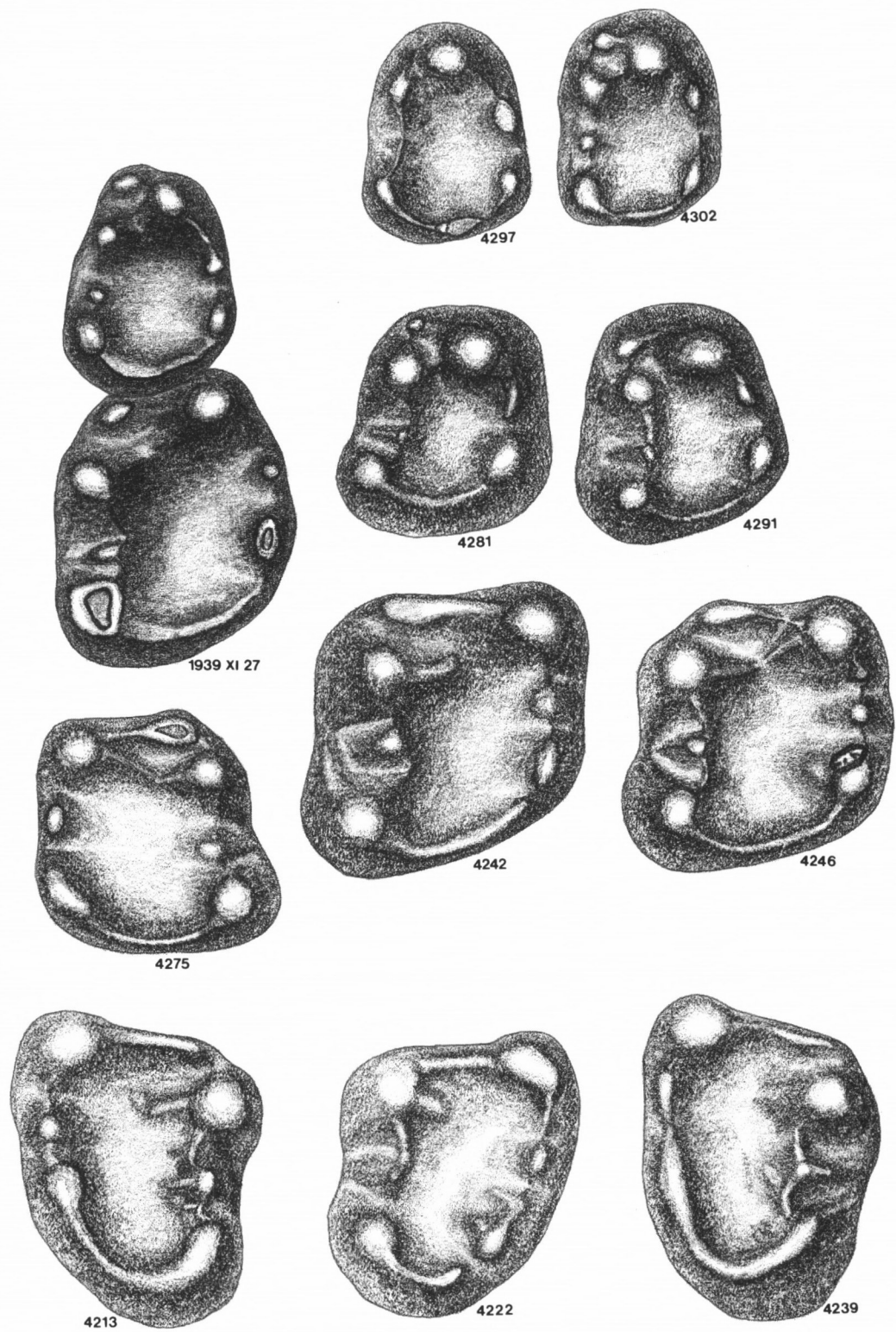


Abb. 6: *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim (BSP): untere Zähne (dp_4 = 4297, 4302, 1939 XI 27; P_4 = 4281, 4291; $M_{1/2}$ = 4242, 4246, 4275, 1939 XI 27; M_3 = 4213, 4222, 4239) (ca. 25-fach).

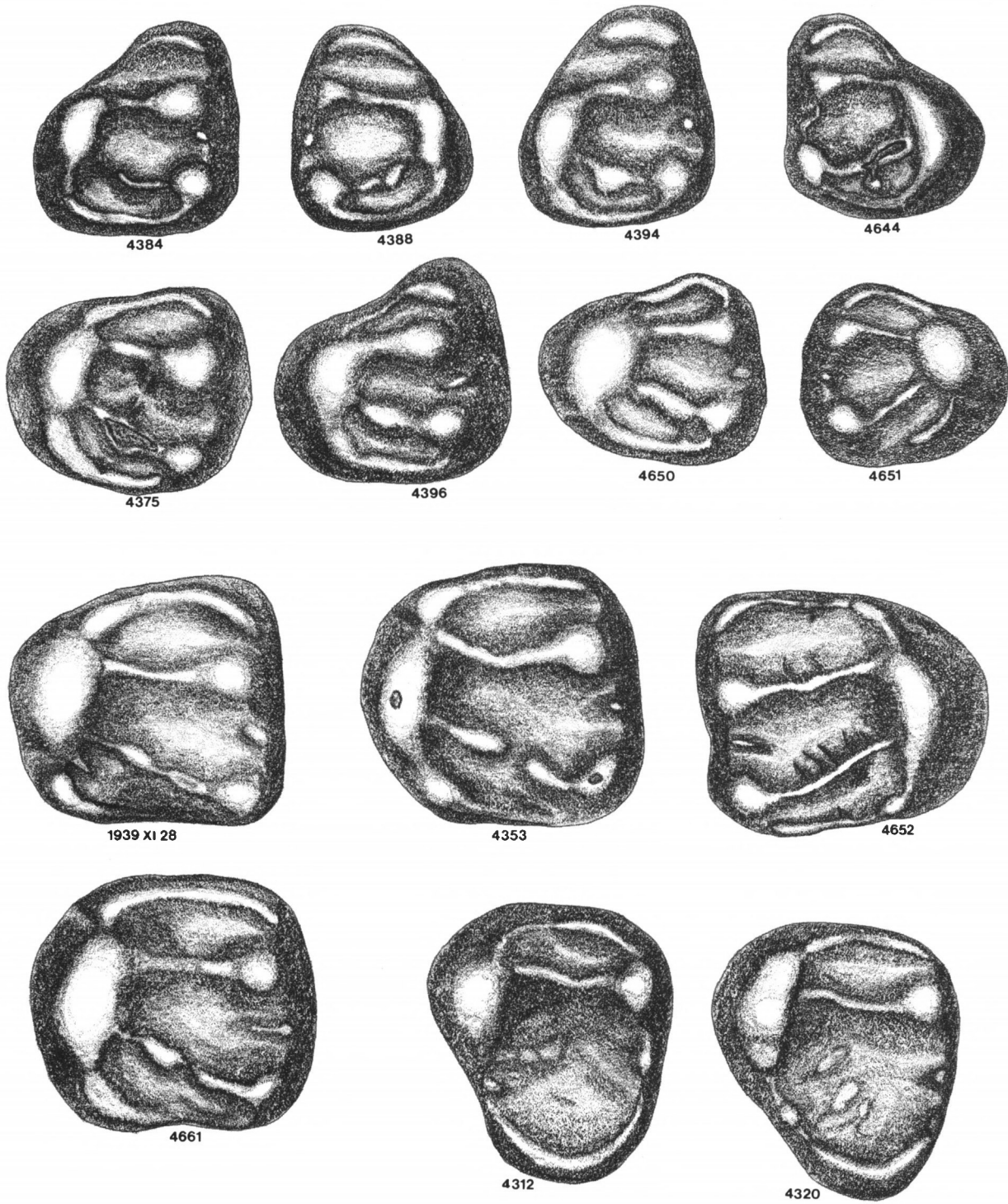


Abb. 7: *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim (BSP): obere Zähne (dP^4 = 4384, 4388, 4394, 4644; P^4 = 4375, 4396, 4650, 4651; $M^{1/2}$ = 4353, 4652, 4661, 1939 XI 28; M^3 = 4312, 4320) (ca. 25-fach).

nus ein niedriger Posteroloph, bereits nach kurzer Usur auf das Niveau des Tales zwischen Posteroloph und Metaloph abgekauft.

P⁴. Lingualseite deutlich gerundet gemäß der Form des kräftigen Protoconus. Verlängerung des Zahnes im antero-labialen Bereich durch ein Parastyl (z. B. 4396), jedoch schwächer als bei dP⁴. Parastyl mit lingualem Anteroloph, dieser erreicht den Protoconus bei einigen Zähnen nicht ganz (z. B. 4650). Parastyl und Paraconus meist ohne Verbindungsgrat, eine eventuell vorhandene Verbindung nur ganz schwach, nicht als Grat im eigentlichen Sinne ausgebildet (z. B. 4650).

Paraconus kräftigster labialer Hügel, Metaconus nur geringfügig schwächer. Teilweise ein meist schwaches Mesostyl (z. B. 4396, 4651).

Protoloph transversal zwischen Paraconus und Protoconus. Metaloph aus Metaconus, schwach diagonal (z. B. 4651) auf caudalen Bereich des Protoconus gerichtet. Metaloph zum Teil in Protoconusnähe abgeschnürt (z. B. 4650), wie bei dP⁴ sind Metaconuli (z. B. 4375) möglich.

Metaloph häufig kräftiger als Protoloph. Hypoconus dicht am Protoconus, jedoch schwächer als dieser, beide Hügel häufig deutlich separiert.

Schwacher Posteroloph aus dem Hypoconus entspringend, kann nur kurz ausgebildet sein (z. B. 4651), erreicht den Metaconus zum Teil nicht.

M^{1/2}. Zahnumriß subrectangular mit schwach gerundetem Lingualrand. Die Täler vereinzelt leicht gerunzelt (z. B. 4652).

Anteroloph bildet mesiale Zahnbegrenzung, durchgehend vom Parastyl bis zum Protoconus. Längliches Parastyl deutlich schwächer als Paraconus und Metaconus. In Protoconusnähe meist ein schwacher Anteroconulus in den Anteroloph integriert.

Protoconus höchste und kräftigste Erhebung des Zahnes, ein daran caudal sich anschließender Hypoconus niedriger und schwächer ausgebildet, zum Teil nur undeutlich vom Protoconus separiert.

Protoloph kräftiger als Anteroloph, meist geradlinig und etwa transversal, reicht vom Paraconus zum mesialen Bereich des Protoconus, kann auch nach mesial schwach umbiegen (z. B. 4353). Metaloph schwach diagonal orientiert, häufig in Protoconusnähe unterbrochen. Vereinzelt mit feinen Metaconuli (z. B. 1939 XI 28). Metaloph bildet mit dem Protoloph und dem Protoconus eine U-Form.

Zwischen Paraconus und Metaconus, mehr in Paraconusnähe, meist ein Mesostyl ausgebildet.

Posteroloph dem Hypoconus entspringend, begrenzt den Zahn caudal, erreicht den Metaconus meistens nicht; schon im frischen Zustand sehr niedrig (insgesamt niedrigster Grat).

M³. Umriß gerundet dreieckig, caudal verlängert (deutlich länger als M^{1/2}). Lingualseite im Bereich des Protoconus deutlich gerundet.

Anteroloph bildet vordere Zahnbegrenzung; lingual an Protoconus angebunden, labial mit schwächerem (als bei M^{1/2}) Parastyl, nicht oder nur schwach angebunden an Paraconus.

Protoloph grundsätzlich ausgebildet, selten leicht abgeschnürt in Protoconusnähe (z. B. 4312). Metaloph als Grat im eigentlichen Sinne nicht vorhanden, häufig nur schwach angedeutet (z. B. 4312).

Caudal vom Protoconus und vom Paraconus kleine Hügelchen (Mesoconus? und Mesostyl?) ausgebildet. Große subzentrale Zahngrube: glatt, leicht gerieft oder gerunzelt (z. B. 4320). Grube wird begrenzt vom transversalen Protoloph und vom Posteroloph, der caudale Begrenzung des rückwärtig verlängerten Zahnbereiches bildet.

Cranialfragmente von *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim

Vorbemerkung

Der Schwerpunkt der Bearbeitung dieser Schädelreste von *Heteroxerus costatus* liegt vor allem in der Beschreibung der Merkmale sowie deren Darstellung, da zum Vergleich mit anderen Sciuriden bisher erst einige wenige fossile Schädelfragmente der folgenden Taxa vorliegen: *Palaeosciurus goti* (aus Mas de Got, MP 22), *Palaeosciurus feignouxii* (aus Montaigu-le-Blin, MN 2a) und *Heteroxerus lavocati* (aus Coderet, MP 30) vor. Weiterhin werden die Schädelreste von *Heteroxerus costatus* mit den rezenten Sciuriden *Xerus (erythropus)* und *Sciurus (vulgaris)* verglichen. Um eine bessere Vergleichbarkeit und Übersichtlichkeit bei den Abbildungen zu erzielen, sind für einzelne Taxa wegen der unterschiedlichen absoluten Größen geringfügig abweichende Vergrößerungsfaktoren gewählt.

Erhaltungszustand

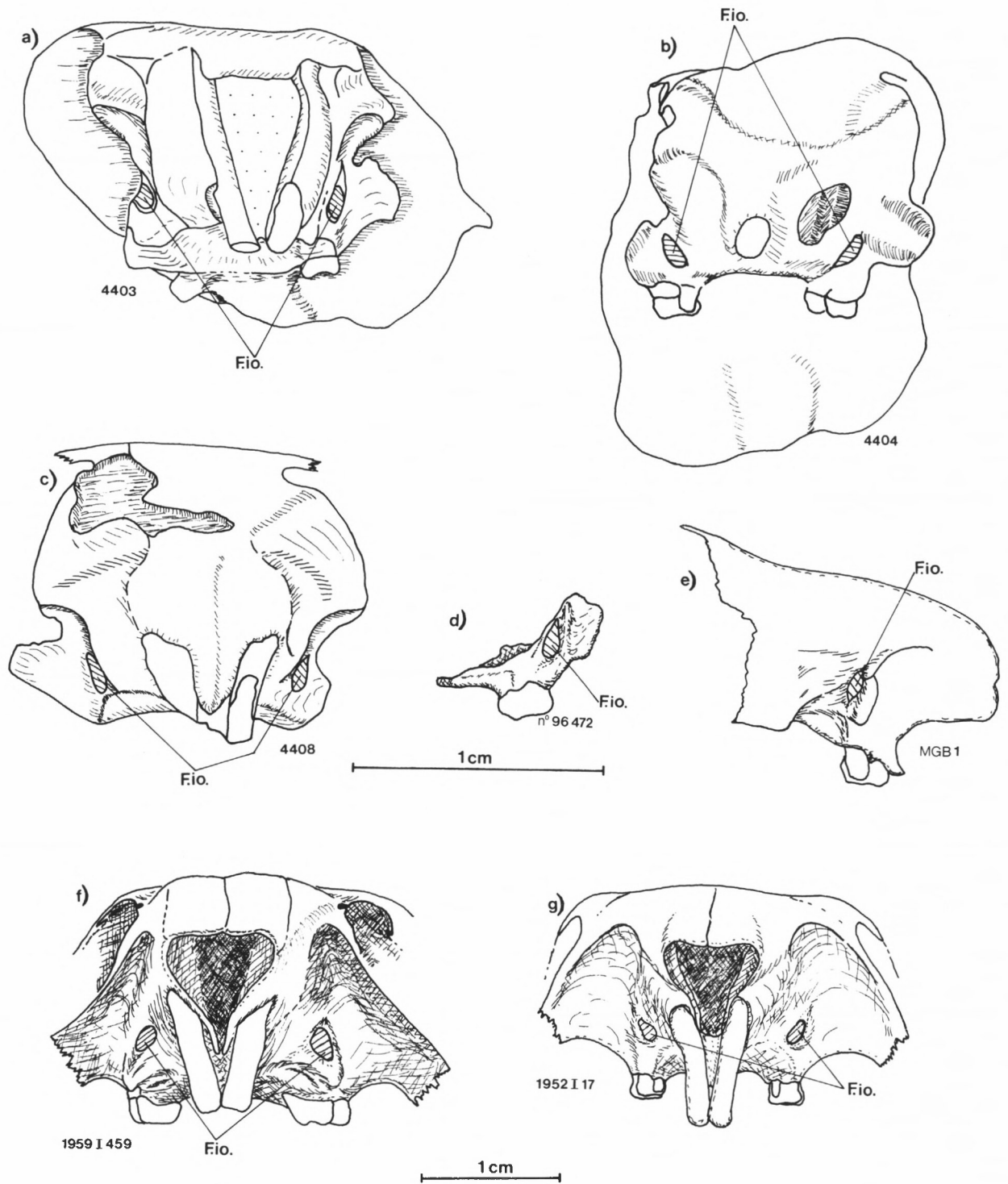
Das Gaimersheimer Sciuridenmaterial beinhaltet sechs Schädelfragmente von *Heteroxerus costatus*. Der Erhaltungszustand dieser Individuen ist unterschiedlich gut. Drei dieser Schädel (4403, 4404, 4408) sind relativ vollständig mit Rostrum, Orbital- und Cerebralregion erhalten und zum Teil noch bezahnt. Der vollständigste (4404) dieser drei Schädel ist zwar relativ stark verdrückt, besitzt aber beide Bullae tympanicae. Bei 4401 existiert fragmentarisch noch die linke Rostrumhälfte mit Bereichen der Maxilla, Praemaxilla und der Orbitalregion. Von dem Schädelrest 4405 liegen Teile der rechten Maxilla, Praemaxilla und des Incisiven vor. Das sechste Maxillarfragment (4406) besteht nur aus einem geringfügigen Rest der Maxilla im Bereich des M¹ und des Processus zygomaticus maxillaris. Wegen des zum Teil relativ schlechten Erhaltungszustandes der vorliegenden Schädelbruchstücke müssen die Aussagen über die Schädelöffnungen, Suturen und deren Entfernungen mit gewissen Vorbehalten betrachtet werden.

Beschreibungen und Vergleiche

Frontalansicht. Das Foramen infraorbitale (= F.io.) von *H. costatus* ist relativ klein und besitzt einen länglich-ovalen Querschnitt (Abb. 8 a–c). Der Dorsalrand ist etwas zugespitzt, der Ventralrand leicht abgerundet. Es öffnet sich bald (etwa eine Eigenlänge) über dem Niveau der P/M^{sup}. Die beiden F.io. stehen ventral etwas dichter zusammen als dorsal, deren Längsachsen jeweils annähernd parallel zum Incisiven. Eine sehr ähnliche Ausbildung zeigt das F.io. bei dem Maxillarfragment von *H. lavocati* (Abb. 8 d). Das Maxillarfragment von *Palaeosciurus goti* (Abb. 8 e) ist vor allem im rechten Schädelbereich verdrückt, das relativ wenig verdrückte linke F.io. zeigt ebenfalls einen ähnlichen Querschnitt wie *H. costatus*, ist nur ventral etwas stärker zugespitzt.

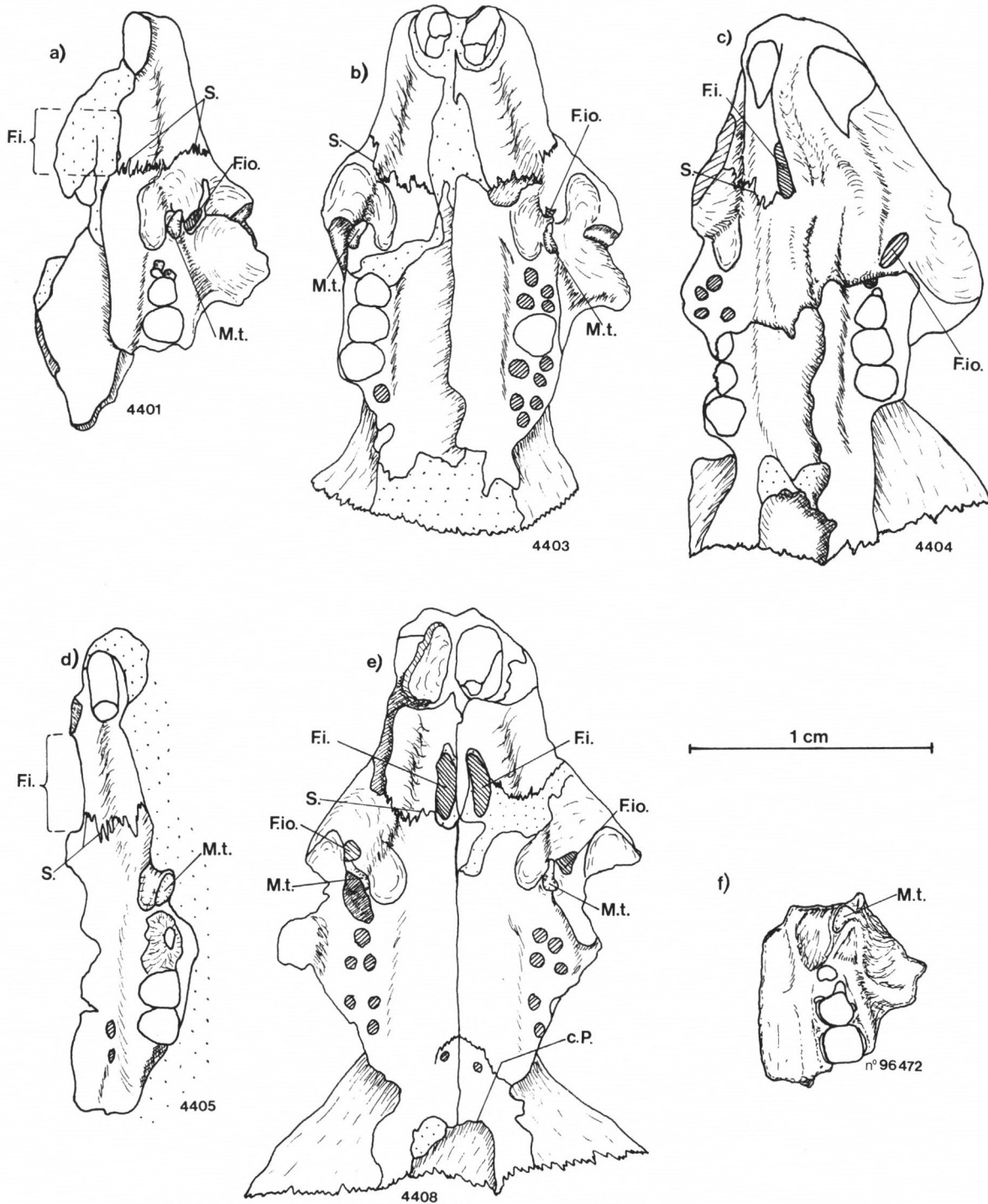
Auch der Querschnitt der F.io. von *Sciurus* (siehe Abb. 8 g) ist ähnlich zu dem von *Heteroxerus*. Die F.io. von *Xerus* (siehe Abb. 8 f) sind in der Länge vergleichbar mit *Heteroxerus*, jedoch deutlich breiter und ventral weiter auseinander als dorsal.

Ventralansicht. Die Massetertuberkel (= M.t.) von *H. costatus* (Abb. 9 a–e) befinden sich antero-extern vom vorderen Prämolaren, etwa in der Verlängerungslinie der labialen Wurzeln von P⁴-M³. Die M.t. sind länglich und meistens etwas aus der Longitudinalrichtung (z. B. 4403 antero-intern, 4405 antero-extern) gedreht. Die Entfernung zwischen M.t. und P³ variiert: bei 4405 ist die Entfernung kleiner als bei 4408. Bei dem einzigen Maxillarfragment von *H. lavocati* (Abb. 9 f) ist diese Entfernung vergleichbar mit *H. costatus*. Bei *P. goti* (Abb. 10 a) liegen M.t. und P³ in etwas größerer Entfernung als bei *H. costatus*. Die M.t. von *Xerus* (Abb. 10 c) befinden sich antero-labial vom P³/P⁴ und sind relativ deutlich erhabene (abgerundete) Spitzen. Die M.t. von *Sciurus* (Abb. 10 b) sind nur als rudimentäre Wülste ausgebildet und ähnlich weit von den Prämolaren entfernt wie bei *P. goti*.



F.io. = Foramen infraorbitale

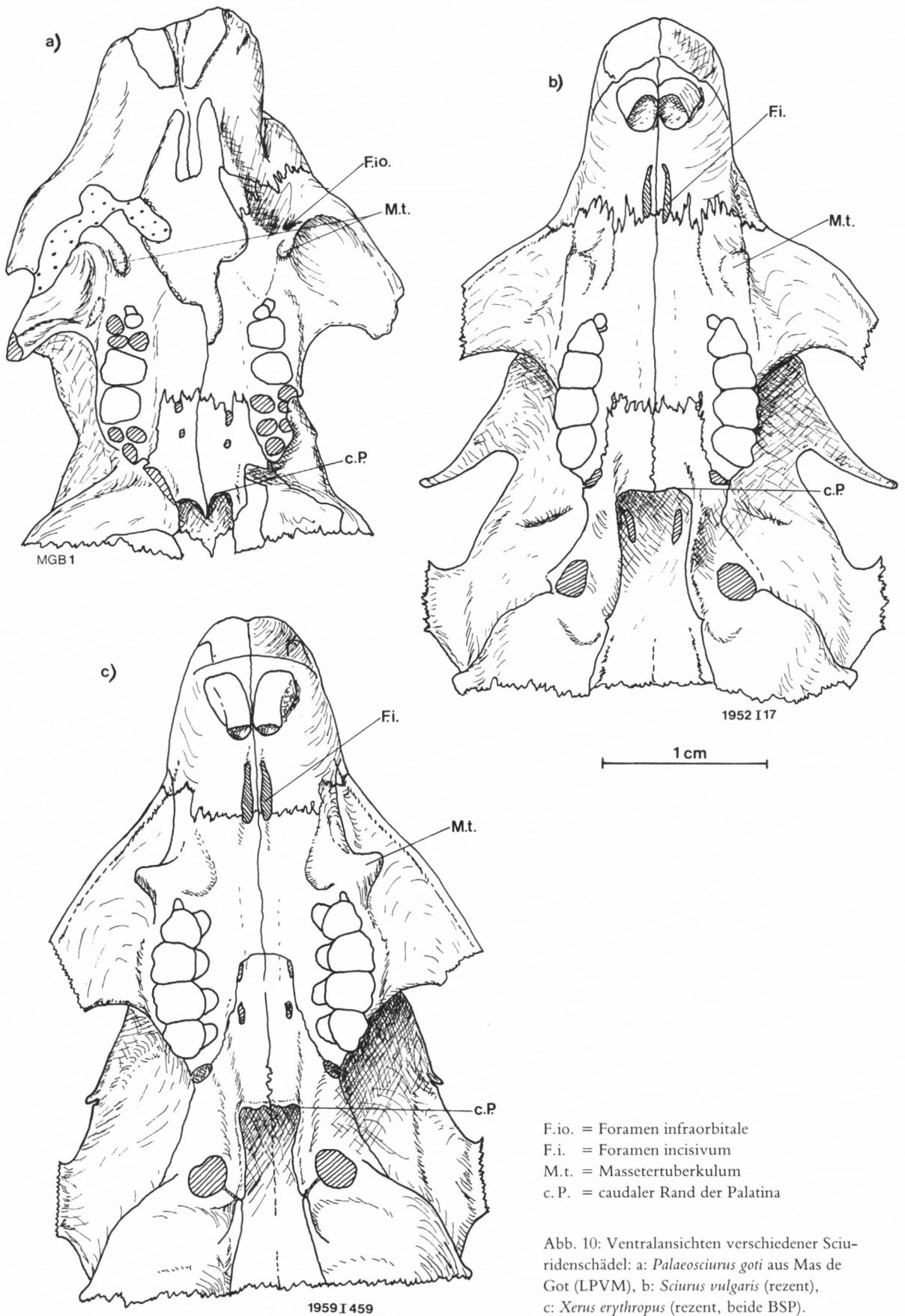
Abb. 8: Frontalansichten verschiedener Sciuridenschädel: a–c: *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim (BSP), d: *Heteroxerus lavocati* aus Coderet (FSL), e: linke Schädelpartie von *Palaeosciurus goti* aus Mas de Got (LPVM), f: *Xerus erythropus* (rezent), g: *Sciurus vulgaris* (rezent, beide BSP).



F.io. = Foramen infraorbitale
 M.t. = Massetertuberkulum
 S. = Sutura Praemaxillare/Maxillare

F.i. = Foramen incisivum
 c. P. = caudaler Rand der Palatina

Abb. 9: Ventralansichten verschiedener Sciuridenschädel: a–c: *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim (BSP), f: *Heteroxerus lavocati* aus Coderet (FSL).



F.io. = Foramen infraorbitale
 F.i. = Foramen incisivum
 M.t. = Massetertuberkulum
 c.P. = caudaler Rand der Palatina

Abb. 10: Ventralansichten verschiedener Sciuridenschädel: a: *Palaeosciurus goti* aus Mas de Got (LPVM), b: *Sciurus vulgaris* (rezent), c: *Xerus erythropus* (rezent, beide BSP).

Bei dem Schädelfragment 4404 von *H. costatus* sind Lage und Erstreckung des rechten Foramen incisivum (= F.i.) erkennbar. Die umgebenden Maxillar- und Praemaxillarteile sind bei diesem Stück zum Teil nicht mehr erhalten. Das F.i. ist relativ kurz und schließt sich mesial etwa so weit hinter dem Incisiven, wie die eigene Länge des F.i. ausmacht. Die Entfernung des caudalen Endes des F.i. von der Höhe des P^3 beträgt ungefähr das Anderthalb- bis Zweifache der eigenen Länge des F.i. Die Maxillarfragmente 4401, 4404, 4405 und 4408 zeigen, daß der Caudalrand des F.i. dicht hinter der Sutura (= S.) Praemaxilla-Maxilla endet. Die Entfernung der mesialen Enden der F.i. von den Incisiven schwankt geringfügig (z. B. 4405 und 4408). Der Erhaltungszustand der Schädelfragmente von *H. costatus* gestattet nur die Aussage, daß sich deren F.i. von den rezenten Vertretern nicht wesentlich unterscheiden. Die F.i. von *Sciurus* (Abb. 10 b) und *Xerus* (Abb. 10 c) ähneln sich in Lage und Ausbildung, die F.i. von *Xerus* sind nur unwesentlich länger und breiter. Bei *P. goti* (Abb. 10 a) sind die F.i. nicht erhalten.

Die caudalen Ränder der Palatina (= c. P.) sind nur bei einem Schädelfragment von *H. costatus* (4408) eindeutig erkennbar. Sie befinden sich hier weit hinter der Höhe der Caudalränder der M^3 . Bei *Xerus* (Abb. 10 c) ist die Lage der c. P. ähnlich, bei *Sciurus* (Abb. 10 b) liegen die c. P. weiter mesial, deutlich näher an den Caudalränder der M^3 . Die c. P. von *P. goti* (Abb. 10 a) sind vom Caudalrand der M^3 geringer entfernt als bei *H. costatus*, nehmen jedoch eine mittlere Lage ein zwischen *Xerus* und *Sciurus*.

Lateralansicht. Das Rostrum von *H. costatus* (Abb. 11 a) ist in den Größenverhältnissen mit dem Rostrum der rezenten Vertreter *Sciurus* und *Xerus* (Abb. 12 a und b) vergleichbar (relativ zur absoluten Größe). Das Rostrum des etwas verdrückten Exemplares von *P. goti* ist geringfügig länger und schlanker (Abb. 12 d), das Rostrum von *P. feignouxii* (Abb. 12 c) ist ebenfalls etwas länger und höher. Lage und Verlauf der Incisiven (= I.) von *H. costatus* sind besonders gut bei 4405 zu erkennen. Die einzigen erhaltenen Bullae tympanicae (= B.t.) des Gaimersheimer Sciuridenschädels 4404 besitzen, relativ zur absoluten Größe, die gleiche Größe wie die von

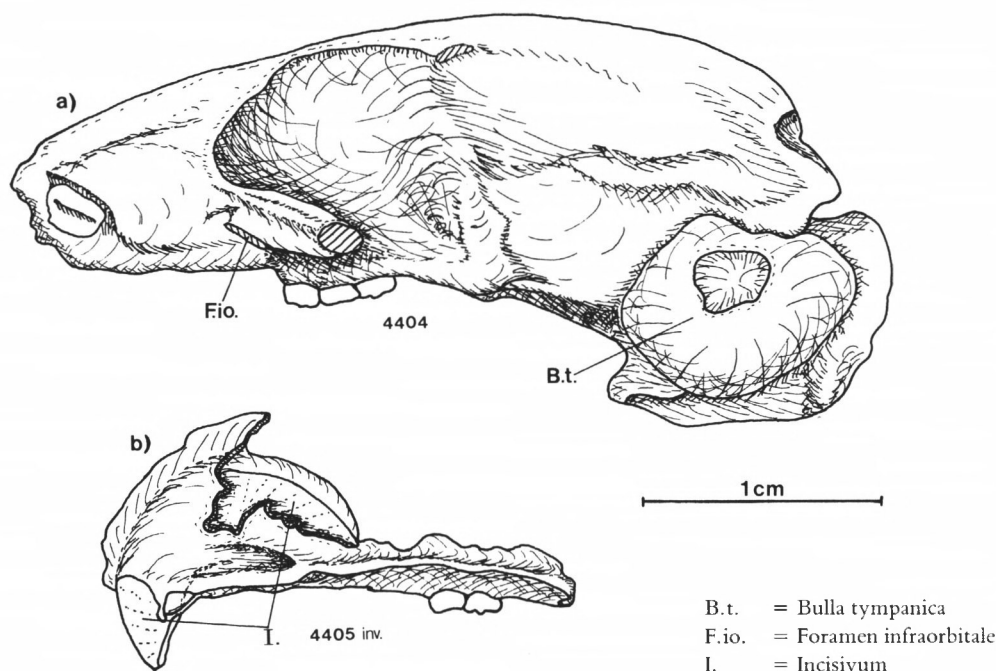


Abb. 11: Lateralansichten von Sciuridenschädeln: a-b: *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim (BSP).

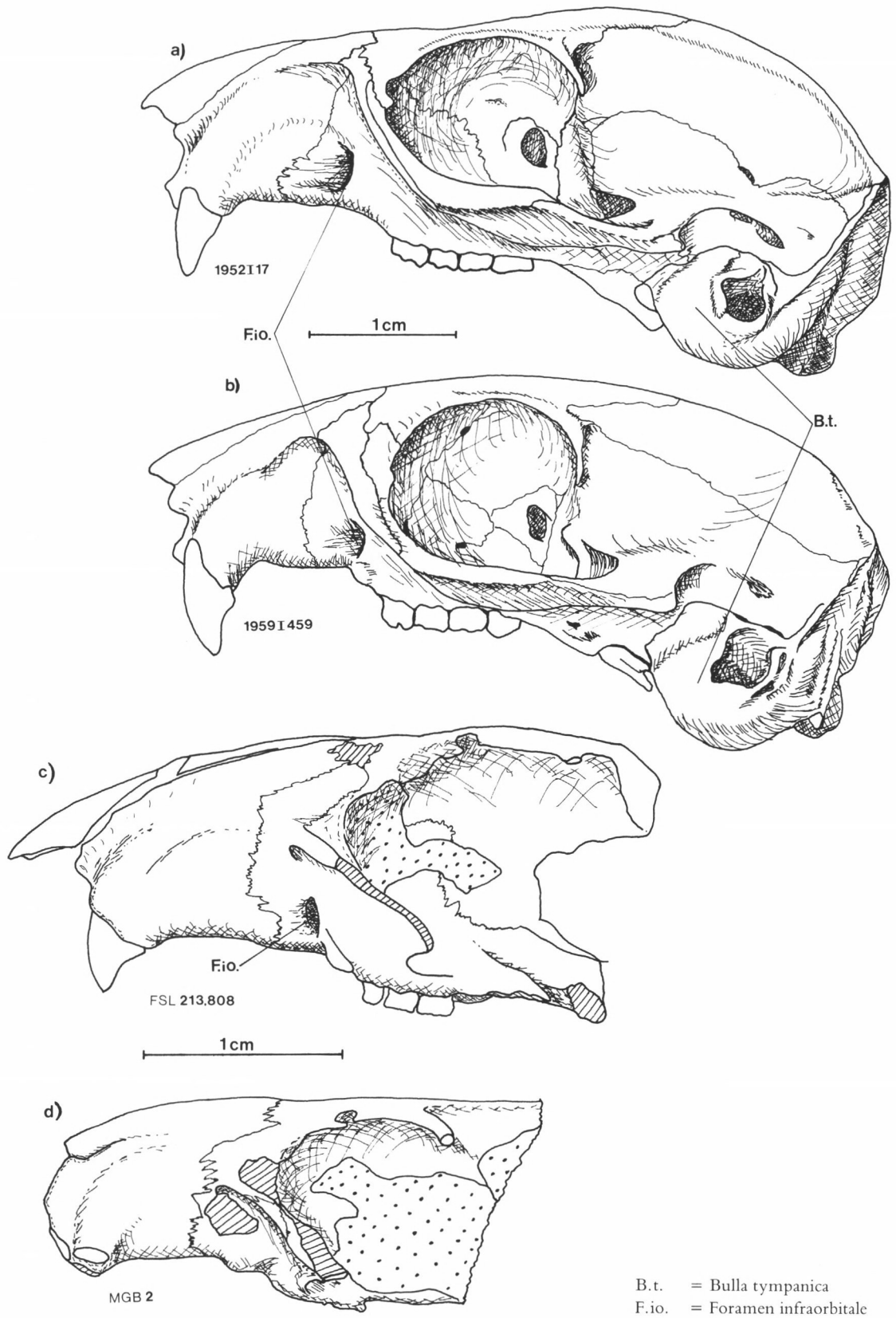


Abb. 12: Lateralansichten verschiedener Sciuridenschädel: a: *Sciurus vulgaris* (rezent), b: *Xerus erythropus* (rezent, beide BSP), c: *Palaeosciurus feignouxii* aus Montaigu-le-Blin (FSL), d: *Palaeosciurus goti* aus Mas de Got (LPVM).

Xerus und *Sciurus*. Eine bei *Sciurus* (Abb. 12a) schwach konkave Eintiefung des Schädeldaches in der Orbitalregion fehlt bei *H. costatus* (Abb. 11a) und bei *Xerus* (Abb. 12b). Wegen der Deformierungen der Schädelfragmente von *H. costatus* aus Gaimersheim müssen jedoch auch diese Merkmale mit gewissen Vorbehalten betrachtet werden.

Dorsalansicht. Der Verlauf der Jochbögen, der Jugalfortsätze von Maxilla und Squamosum wie auch der Postorbital-Apophysen können bei *Heteroxerus costatus* nicht rekonstruiert werden, da diese Bereiche nicht erhalten sind.

Differentialdiagnosen

Heteroxerus costatus aus Gaimersheim unterscheidet sich in folgenden Merkmalen

von *Heteroxerus grivensis*:

- Zähne kleiner
- Incisiven (inf.) mit stärker ausgeprägter Kostulation
- $M_{inf.}$ nur teilweise mit angedeutetem Entolophid; Metalophid an Protoconid und Metaconid angebunden; Anteroconid kräftiger
- $M^{sup.}$ nur zum Teil mit deutlicher Isolierung des Metaloph vom Lingualhügel,

von *Heteroxerus lavocati*:

- $M_{inf.}$ etwas schmaler und länger, transversaler Grat vom Entoconid aus (Entolophid) nur teilweise angedeutet
- $P/M^{sup.}$ etwas kleiner
- $M^{1/2}$: Metaloph in Protoconusnähe seltener unterbrochen und weniger stark abgeschnürt; Metaconulus ebenfalls seltener ausgebildet; Größe des Hypoconus schwankt stärker,

von *Heteroxerus paulhiacensis*:

- Zähne länger und breiter
- $P/M_{inf.}$ meist mit Mesoconid
- Entolophid seltener und schwach angedeutet (vom Entoconid aus), nie bis zum Hypoconulid reichend
- $M^{1/2}$: Abtrennung des Metaloph in Protoconusnähe wesentlich schwächer; Metaconulus seltener und weniger deutlich
- M^3 caudal verlängert, vor allem extern,

von *Heteroxerus rubricati*:

- $P/M_{inf.}$ nur teilweise mit angedeutetem Entolophid; Metalophid meistens kräftiger
- $M^{1/2}$: Metaloph in Protoconusnähe wesentlich seltener und undeutlicher abgetrennt; Hypoconus zum Teil schwächer entwickelt
- M^3 caudal verlängert,

von *Palaeosciurus feignouxii*:

- Zähne kleiner
- $I_{inf.}$ mit deutlicher Kostulation an der Lateralseite des Schmelzbandes
- $M_{inf.}$ zum Teil mit angedeutetem Entolophid
- Lingualabhang vom Protoconus länger und flacher
- Masseter-Tuberkel weiter entfernt vom P^3
- Diastema (Max.) kürzer
- Rostrum kürzer
- Caudalrand der Palatina weiter caudal,

von *Palaeosciurus goti*:

- Zähne etwas kleiner
- $I_{inf.}$ mit deutlicher Kostulation an der Lateralseite des Schmelzbandes

- $M_{inf.}$ zum Teil mit angedeutetem Entolophid
- Lingualabhang vom Protoconus länger und flacher
- Masseter-Tuberkel dichter beim P^3
- Diastema (Max.) kürzer
- Rostrum kürzer, breiter.

Diskussion

Der Vergleich von fossilen und rezenten Sciuridenschädeln zeigt, daß *Heteroxerus costatus* in einzelnen Merkmalen ähnlich ist mit dem bisher bekannten Schädelmaterial von *Heteroxerus*, aber auch mit dem von *Palaeosciurus*. Gleiches gilt für den Vergleich mit *Xerus* und *Sciurus*. Um spezifische Unterschiede in der Schädelanatomie feststellen und festhalten zu können, sind weitere Schädelkunde der fossilen Gattungen *Heteroxerus* und *Palaeosciurus* notwendig.

Ein typisches odontologisches Merkmal zur Unterscheidung von *Heteroxerus* und *Palaeosciurus* muss dagegen in der Ausbildung des Lingualabhanges von Protoconus und Hypoconus bei den oberen Backenzähnen gesehen werden. Dies ist gut erkennbar an einem Längsschnitt durch einen $M^{1/2}$ (Abb. 13).

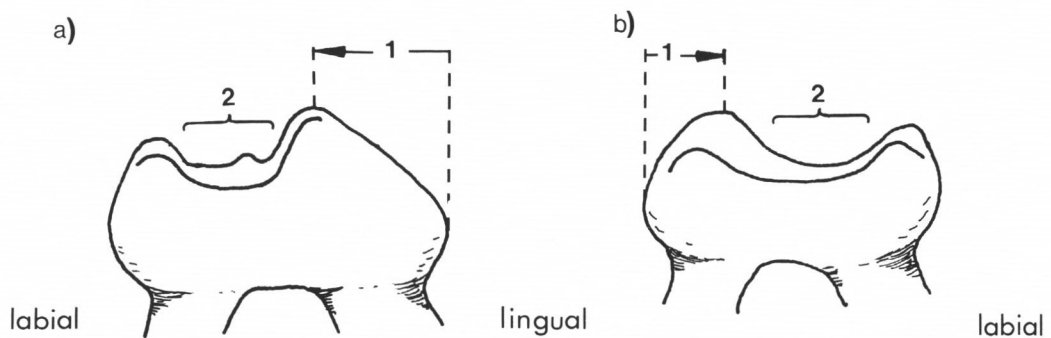


Abb. 13: Caudalansicht der $M^{1/2}$ von *Heteroxerus* (a) und *Palaeosciurus* (b).

Generell ist bei den $P/M^{sup.}$ von *Heteroxerus* der Lingualabhang vom Protoconus (und Hypoconus) flacher und länger im Vergleich zu *Palaeosciurus*. Die Innenhügel sind vom Lingualrand etwas weggerückt; der höchste Punkt des Protoconus liegt bei *Heteroxerus* (Abb. 13a: 1) weiter labial als bei *Palaeosciurus* (Abb. 13b: 1); Protoloph und Metaloph sind in der Seitenansicht zwischen Intern- und Externhügel bei *Heteroxerus* (Abb. 13a: 2) etwa geradlinig, bei *Palaeosciurus* (Abb. 13b: 2) konkav.

Heteroxerus costatus aus Gaimersheim ist nach bisheriger Kenntnis die älteste Art dieser Gattung. Wichtige morphologische Merkmale der Backenzähne und Incisiven fordern die Stellung von *costatus* zur Gattung *Heteroxerus*. Einige dieser bei jüngeren *Heteroxerus*-Vertretern deutlicheren Merkmale sind bei der frühen Form *costatus* aus Gaimersheim zum Teil erst schwach ausgebildet:

- $M_{2/3}$ zum Teil mit schwach angedeutetem, transversalem Entolophid
- Metaloph seltener in Protoconus-Nähe abgeschnürt
- Metaconulus nur teilweise ausgebildet
- Protoconus überwiegend mit längerem und flacherem Lingualabhang.

Andere zahnmorphologische Charakteristika der Zähne sind bei *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim stärker ausgebildet als bei jüngeren *Heteroxerus*-Arten:

- die unteren Incisiven aus Gaimersheim zeigen eine kräftige Kostulation auf der Lateralpartie;

MAJOR erwähnt in seiner Originalbeschreibung der Art *grivensis* (1893: 191), daß deren untere Incisiven keine Kostulation besitzen. An Originalmaterial von *Heteroxerus grivensis* aus La Grive (St. Alban) läßt sich an den unteren Incisiven jedoch ebenfalls eine, wenn auch schwache Kostulation beobachten. Daß diese Beobachtung erst jetzt gemacht werden konnte, ist eventuell auf die unterschiedliche Qualität des Mikroskop-Materials zurückzuführen.

– Mesoconid und Mesostylid zum Teil relativ deutlich.

Bei dem etwas jüngeren *Heteroxerus lavocati* aus Coderet ist ein Entolophid sowie auch ein Metaconulus bereits etwas stärker ausgebildet als bei *Heteroxerus costatus* aus Gaimersheim. Der Metaloph ist häufiger in Protoconusnähe abgeschnürt. Mesoconid und Mesostylid sind dagegen schwächer als bei *H. costatus*. Diese geringfügigen Unterschiede in der sonst recht ähnlichen Zahnmorphologie von *H. costatus* und *H. lavocati* wie auch die geringen Größenunterschiede lassen vermuten, daß *H. costatus* ein Vorläufer von *H. lavocati* ist.

Familie CASTORIDAE GRAY, 1821

Gattung *Steneofiber* GEOFFROY, 1833

Steneofiber dehmi (FREUDENBERG, 1941)

FREUDENBERG (1941: 138–140) hat den Castoriden *Steneofiber dehmi* aus Gaimersheim neu beschrieben. Dieser ist mit einigen wenigen Fossilresten belegt: drei Mandibelfragmente mit M_{1-3} , M_{2-3} und M_3 , ein Incisiven-Fragment (inf.) sowie zwei isolierte Oberkieferzähne. Er beschreibt das Material und bildet es teilweise ab (Textabb. 50, 51 und Taf. XV: Abb. 2).

Aus den späteren Aufsammlungen (1949–1953) ist nur wenig Castoriden-Material neu hinzugekommen: zwei Maxillarfragmente ohne Backenzähne, vier zum Teil bezahnte Mandibularfragmente und vier Incisivenfragmente. Dieses Castoridenmaterial wurde im Rahmen der vorliegenden Bearbeitung nicht berücksichtigt.

Familie GLIRIDAE THOMAS, 1897

Einleitung

Die Gliridenfauna aus Gaimersheim liefert eine Ergänzung zur immer noch recht lückenhaften Dokumentation dieser Familie im Oligozän. Neben Fundstellen des terminalen Oligozäns (MP 30: Coderet und Dieupentale), dem etwas älteren (MP 29) St.-Victor-la-Coste (Gard) und Heimersheim (MP 24) ist mit Gaimersheim (MP 28) nun eine Fauna aus dem stratigraphischen Hiatus zwischen diesen Säugetierniveaus dokumentiert.

An Gliridentaxa waren aus Gaimersheim bisher nur *Microdyromys praemurinus* und *Peridyromys murinus* bekannt. Aus dem neuen, hier bearbeiteten Material können dagegen folgende Gliridengattungen und -arten unterschieden werden: *Microdyromys praemurinus*, *Bransatoglis* aff. *planus* und *Gliravus* aff. *bruijni*.

Zur Bearbeitung standen neben dem zahlenmässig überwiegenden Material aus der Münchner Sammlung (an die 100 Zähne und 4 Unterkieferfragmente) noch etwa 30 Zähne aus der Utrechter Sammlung zur Verfügung. Dieses Material wird hier nur zu Vergleichszwecken herangezogen.

gen und geht nicht in die Statistik ein. Daraus können folgende Gattungen und Arten unterschieden werden: *Bransatoglis* aff. *planus* (n = 24), *Microdyromys praemurinus* (n = 5), *Peridyromys* (?) sp. (n = 2) und *Glirudinus* (?) sp. (n = 1). Auffallend ist das zahlenmässige Übergewicht von *Bransatoglis* (75% der Gliriden) und die abweichende Zusammensetzung des Utrechter Materials.

MAYR (1979) faßte einige Merkmale zusammen, anhand derer die M¹ und M² von Gliriden grundsätzlich zu unterscheiden sein sollten. Diese Unterscheidung der M¹ und M² läßt sich bei *Gliravus* und bei *Bransatoglis* aus Gaimersheim immer eindeutig durchführen, deshalb werden die M¹ und M² dieser Gattungen getrennt besprochen. Bei *Microdyromys* ist diese Trennung nicht immer eindeutig möglich. Deshalb sind die unterscheidbaren M¹ und M² zwar getrennt abgebildet, jedoch als M^{1/2} zusammengefaßt bearbeitet worden.

Der Verlauf der Hauptgrate und die Anzahl und Ausbildung der Zusatzgrate sind häufig einer stärkeren Variabilität unterworfen. Vor allem die Ausbildung der Zusatzgrate ist systematisch nach heutigem Kenntnisstand wahrscheinlich von geringerer Bedeutung. Weitaus entscheidender ist sicherlich der Querschnitt der Grate und Täler (Steilheit der Flanken, Konkavität, Rundungsgrat, Verhältnis der Breite der Täler zur Breite der Grate). Dies wurde bereits von verschiedenen Autoren vermutet (z. B. DAAMS 1981: 94). Die Entwicklung einer Methode, die diese Merkmale meßbar macht, war nicht Gegenstand dieser Arbeit, würde aber sicher einen entscheidenden Beitrag zur Systematik der Gliriden bedeuten.

Nomenklatur der Zahnkronenmerkmale bei Gliriden

Die hier angewendete Nomenklatur für die einzelnen Elemente der Gliridenzähne folgt überwiegend der von DE BRUIJN (1966) vorgeschlagenen. Sie wurde um einige Begriffe für bestimmte Grate, z. B. Entoloph, und für einige Buchten, z. B. vorderer Zentrosinus, zwischen bestimmten Graten erweitert. Die Bezeichnungen im einzelnen sind der Abbildung 14 zu entnehmen.

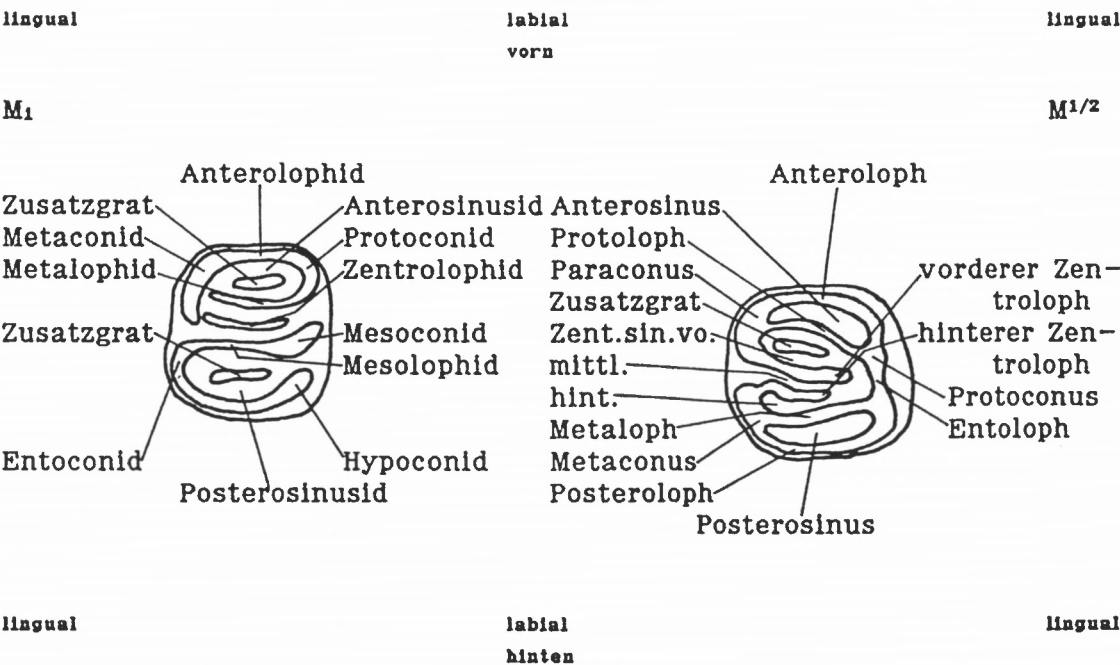


Abb. 14: Nomenklatur der Zahnkronenelemente bei Gliriden.

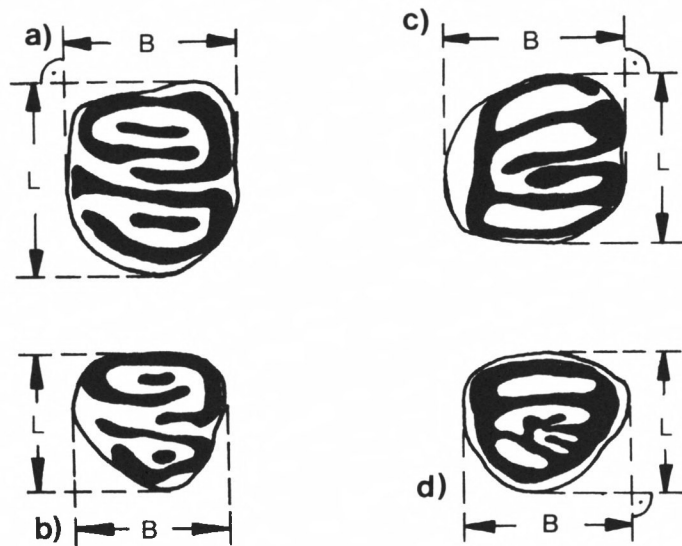


Abb. 15: Lage der Meßlinien bei Gliriden (a = M_2 , b = M_3 , c = M^1 , d = M^3).

Biometrie

Als Zahnlänge wurde die größte Erstreckung in Sagittalrichtung gemessen, jeweils vom äußeren caudalen zum äußeren mesialen Punkt. Als Zahnbreite wurde, senkrecht zur Sagittallinie, die größte Erstreckung von der Lingual- zur Labialkante ermittelt. Die genaue Lage dieser Meßlinien ist der Abbildung 15 zu entnehmen.

Subfamilie GLIRAVINAE SCHAUB, 1958

Gattung *Gliravus* STEHLIN & SCHAUB, 1951

Originaldiagnose: STEHLIN & SCHAUB, 1951: 368,

Typusart: *Gliravus majori* STEHLIN & SCHAUB, 1951,

weitere Arten: (vgl. auch HUGUENEY et al., 1985),

G. priscus STEHLIN & SCHAUB, 1951,

G. robiacensis HARTENBERGER, 1965,

G. bruijini HUGUENEY, 1967,

G. meridionalis HARTENBERGER, 1971,

G. tenuis BAHLO, 1975,

G. devoogdi BOSMA & DE BRUIJN, 1979,

G. fordii BOSMA & DE BRUIJN, 1979,

G. minor BOSMA & DE BRUIJN, 1982,

G. daamsi BOSMA & DE BRUIJN, 1982,

G. bravoii HUGUENEY, ADROVER & MOISSENET, 1985,

G. alvarezae LACOMBA & MORALES, 1987,

G. caracensis DAAMS et al., 1989.

***Gliravus* aff. *bruijni* HUGUENEY, 1967**

(Abb. 16 a–c)

Vorbemerkung

Der von FREUDENBERG (1941: 116–117 und Taf. 12, Abb. 18) als *Sciurus chalaniati* angesprochene Unterkiefer (1939 XI 29) mit $P_4 - M_2$ (siehe Abb. 16 a und c) ist zu *Gliravus* zu stellen. Dies vermutete bereits BLACK (1966: 59), HUGUENEY (1969: 129) wies auf die Nähe zu *Gliravus bruijni* hin. Damit umfaßt das *Gliravus*-Material aus Gaimersheim insgesamt 6 untere, 3 obere Backenzähne und ein Mandibelfragment.

Holotypus: M_2 sin., n° 96 182, FSL,

Typlokalität: Coderet-Bransat (Allier),

Originaldiagnose: HUGUENEY, 1967: 91,

Materialnachweis: siehe Anhang.

Zahnbeschreibungen und Variabilität

Mandibularbezahnung (siehe Abb. 16a)

P_4 (nur ein Zahn: 1939 XI 29). Im Zahnmuster einfacher als M_1 und M_2 , auch einfacher als der P_4 von Coderet (n° 96 183). Die relativ stark abgekaute Occlusalfläche mit vier Hügeln, dazwischen eine zentrale Grube. Protoconid und Metaconid im mesialen Zahnbereich etwa mit gleicher Grundfläche und dicht zusammenstehend. Metalophid deshalb nur sehr kurz und schwach ausgebildet. Hypoconid etwa gleich hoch wie die beiden mesialen Hügel. Zwischen Protoconid und Hypoconid eine transversale, schmale Bucht, steigt von der Externseite an bis zu einer Kante, nach der sich lingual die zentrale Grube anschließt. Caudale Zahnbegrenzung zwischen Hypoconid und Entoconid: Posterolophid, in Entoconidnähe stärker abgesenkt. Entoconid niedriger als die übrigen Hügel. P_4 insgesamt kleiner und vor allem im mesialen Zahnbereich stärker gerundet als M_1 und M_2 .

M_1 . Sub-quadratischer Grundriß. Protoconid schwach ausgebildet (4746) oder gerundet (1939 XI 29); mit schwach gebogenem Metalophid (1939 XI 29, 4746), wenig akzentuiert und deutlich vor dem Metaconid endend. Etwa auf der Zahndiagonalen, dicht beim Hypoconid kleines Hügelchen möglich (1939 XI 29), welches in schwacher Verbindung mit dem Hypoconid steht. In der Mitte der zentralen Zahngrube ein kurzer, transversaler Grat möglich, der vollständig isoliert steht (4746); labial davon, zwischen Protoconid und Hypoconid ein ganz feines Knötchen ausgebildet (4746). Aus dem Hypoconid entspringt ein relativ breites Posterolophid, das sich bis zur Zahnmedianen absenkt. Occlusalfläche insgesamt konkav. Entoconid im Gegensatz zu den runden, labialen Hügeln leicht in die Länge gestreckt. Metaconid mit schwachem, caudalem Grat, der aber schon in Zahnmitte endet; ebenfalls diesem Hügel entspringend ein Anterolophid, transversal nur geringfügig über die Zahnmitte hinaus (1939 XI 29), oder fast bis zum labialen Zahnrand, nicht aber bis zum Protoconid reichend (4746). Die vier Haupthügel umstehen eine zentrale Absenkung, die großflächiger und weniger tief als beim P_4 ist.

M_2 . Morphologisch ähnlich M_1 . Mesialkante gerade, stärker abgeplattet, Caudalkante stärker gerundet. Anterolophid ebenfalls kräftiger als beim M_1 , labial über Zahnmedianen (1939 XI 29) oder bis in antero-labiale „Zahnecke“ (4747) reichend; trotz starker Abkautung eine fast vollständige Anbindung an Protoconid (4747) erkennbar. Höchste Erhebung immer Metaconid. Metalophid aus Protoconid auf Metaconid zulaufend, in diesen fast (1939 XI 29) oder vollständig (4747) inserierend. Wie beim M_1 antero-lingual vor dem Hypoconid kleines, diagonal ausgerichtetes Hügelchen (1939 XI 29); kann auch weiter entfernt sein Richtung Protoconid (bei 4747 eher gebogener, kurzer Grat, bei 4749 fast transversaler, kurzer Grat). Posterolophid deutlicher und länger als beim M_1 , vom Hypoconid abfallend und in Entoconid inserierend.

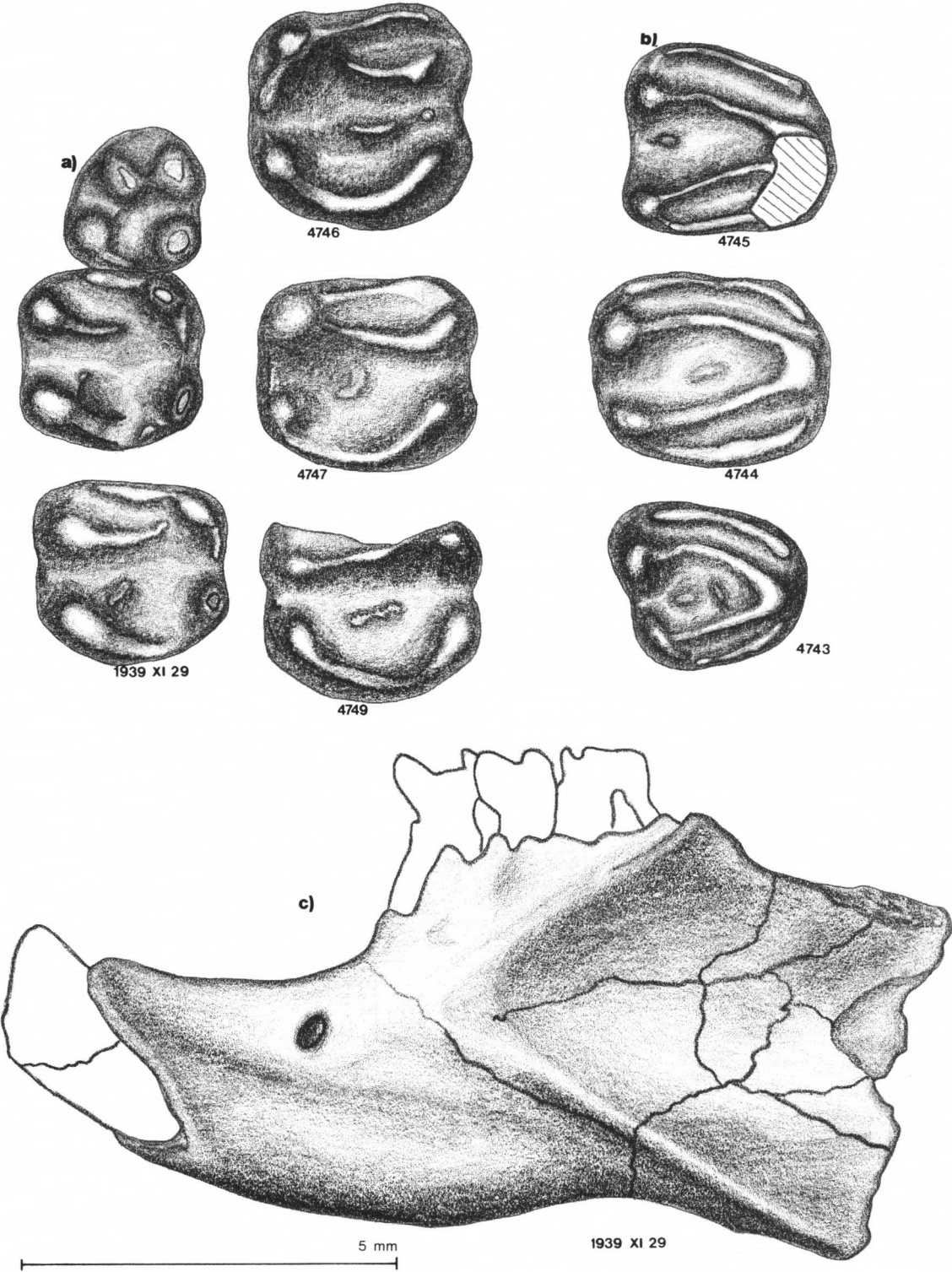


Abb. 16: *Gliravus* aff. *bruijini* aus Gaimersheim (BSP): (a, b ca. 30-fach) a = untere Zähne, b = obere Zähne, c = Mandibularfragment in Lateralansicht (1939 XI 29); Längenbalken nur für c.

Maxillarbezahnung (siehe Abb. 16b)

M¹ (4745). Einfaches Zahnmuster, Grundriß des Zahnes schwach gerundet dreieckig. Anteroloph vollständig erhalten, lingual und labial isoliert. Posteroloph fragmentarisch erhalten, labial isoliert, Protoconusbereich zerstört. Anteroloph und Posteroloph lingual etwas dichter zusammen als labial, d. h. Lingualseite des Zahnes etwas kürzer als Labialseite. Protoconus etwa in der Mitte der Lingualseite des Zahnes. Protoloph und Metaloph nahezu geradlinig, etwa gleich lang und lingual aufeinander zulaufend; bilden die durchgehend ausgebildeten Schenkel des Trigons. Paraconus und Metaconus etwa gleich groß, konisch und spitzer als Protoconus. Zwischen den Externhügeln, etwas intern eingerückt, ein feines Hügelchen.

M² (4744). Sehr ähnlich M¹. Lingualseite des Zahnes ungefähr genauso lang wie Labialseite, Grundriß des Zahnes gerundet rechteckig. Anteroloph und Posteroloph lingual isoliert, labial schwach angeschmiegt an Paraconus oder Metaconus. Protoconus etwa in der Mitte der Lingualseite. Protoloph und Metaloph bilden (wie beim M¹) die durchgehend ausgebildeten Schenkel des Trigons, sind jedoch länger als beim M¹ und laufen in einem spitzwinkligen „V“ zusammen. Ein feines, etwas gestrecktes Hügelchen zentral im Lumen des Trigon.

M³ (4743). Ähnlich wie M₁ und M₂. Umriß des Zahnes gerundet dreieckig. Anteroloph und Posteroloph vollständig vorhanden, jeweils lingual und labial isoliert. Anteroloph deutlicher und länger als Posteroloph; dadurch Mesialrand des Zahnes deutlich länger als Caudalrand. Vom Protoconus aus als Schenkel des v-förmigen Trigons: Protoloph etwas länger, leicht gebogen und in Paraconus inserierend; Metaloph nahezu geradlinig und schwach diagonal, in Metaconus inserierend. Etwa in Zahnmitte (im Lumen des „V“) ein kleines, langgestrecktes Hügelchen, longitudinal orientiert zwischen Protoloph und Metaloph. Labial davon ein weiteres kleines Hügelchen, ebenfalls im Trigon. Paraconus höchste Erhebung, Protoconus fast bis auf Niveau der Grate abgekaut.

Diskussion:

Der Vergleich mit *Gliravus bruijini* von Coderet (n = 39) zeigt, daß die beiden Formen in der Größe fast identisch sind: die M_{inf.} von Gaimersheim liegen innerhalb des Größenspektrums der M_{inf.} von Coderet; die M^{sup.} von Gaimersheim sind etwas kleiner oder gleich groß wie die M^{sup.} von Coderet.

Auch morphologisch steht *Gliravus* aus Gaimersheim der Form aus Coderet sehr nahe. Ein Mesoconid und ein Mesolophid fehlen in Gaimersheim fast vollständig (nur sehr schwach angedeutete Erhebungen), die Anordnung der Grate und Hügel ist der von *Gliravus* aus Coderet sehr ähnlich. Nur in der Stärke des Zahnrelieffs, der Morphologie der Zahnerhebungen von *Gliravus* aus Gaimersheim bestehen Unterschiede zu *Gliravus* aus Coderet: die Grate und Hügel sind stärker abgerundet und insgesamt weniger akzentuiert, die Morphologie wirkt „weicher“. Diese ist nicht bedingt durch eine stärkere Usur, denn die meisten Zähne von *Gliravus* aus Gaimersheim sind nicht sehr stark abgekaut. Morphologisch zeigt *Gliravus* aus Gaimersheim also eine relativ große Ähnlichkeit zu *Gliravus* aus Coderet. Die geringfügigen Merkmalsunterschiede gestatten jedoch nur die Bestimmung als *Gliravus* aff. *bruijini*. Eine genauere Abgrenzung ist erst mit mehr Material möglich.

Subfamilie DRYOMYINAE DE BRUIJN, 1967

Gattung *Bransatoglis* HUGUENEY, 1967

Originaldiagnose: HUGUENEY, 1967: 92,
erweiterte Diagnose: BOSMA & DE BRUIJN, 1982: 373,
Typusart: *Bransatoglis concavidens* HUGUENEY, 1967,
weitere Arten: *B. spectabilis* (DEHM, 1950),
 B. fugax (HUGUENEY, 1967),
 B. asteracensis (BAUDELLOT, 1970),
 B. planus (BAHLO, 1975),
 B. cadeoti (BULOT, 1978),
 B. bahloi BOSMA & DE BRUIJN, 1982,
 B. sjeni ÜNAY-BAYRAKTAR, 1989.

Bransatoglis aff. *planus* (BAHLO, 1975)
(Abb. 18–20)

Vorbemerkung

Der Vergleich von *Bransatoglis* aff. *planus* aus Gaimersheim (n = 27) mit *Bransatoglis planus* aus Heimersheim mußte sich auf vier Zähne (aus dem Originalmaterial von BAHLO, 1975) beschränken: ein M₂ (PIM/P 362), ein P⁴ (PIM/P 365), zwei M^{1/2} (PIM/P 411, PIM/P 366 = Hhm 331). Der Rest des Originalmaterials stand zur Einsicht nicht zur Verfügung; zum weiteren Vergleich konnte nur auf die Abbildungen bei BAHLO (1975: 126, Abb. 36 und 128, Abb. 37) zurückgegriffen werden.

Synonymie:

- 1954: *Peridyromys* sp. – TOBIEN: Eine stampische Kleinsäugerfauna: S. 565,
- v – 1966: *Peridyromys* ? nov.sp.B – VOLLMAYR: Oberoligozäne Gliridae: S. 90–94, Taf. 7: Abb. 16, Taf. 8: Abb. 1, 9–12,

		M ₁	M ₂	M ₃	P ⁴	M ¹	M ²	M ³
L	n	05	07	03	02	04	05	02
	min.	1,10	1,16	1,14	0,89	1,10	1,06	0,93
	mittl.	1,16 ⁺ /–0,017	1,21 ⁺ /–0,021	1,16 ⁺ /–0,019	0,94 ⁺ /–0,050	1,17 ⁺ /–0,024	1,13 ⁺ /–0,030	0,99 ⁺ /–0,055
	max.	1,20	1,29	1,20	0,99	1,21	1,24	1,04
	S	0,037 ⁺ /–0,012	0,055 ⁺ /–0,015	0,032 ⁺ /–0,013	0,071 ⁺ /–0,035	0,048 ⁺ /–0,017	0,067 ⁺ /–0,021	0,078 ⁺ /–0,039
	V	3,23 ⁺ /–1,020	4,56 ⁺ /–1,218	2,76 ⁺ /–1,128	7,52 ⁺ /–3,761	4,10 ⁺ /–1,450	5,90 ⁺ /–1,867	7,90 ⁺ /–3,948
		M ₁	M ₂	M ₃	P ⁴	M ¹	M ²	M ³
B	n	06	07	03	02	03	05	02
	min.	1,01	1,15	1,05	1,16	1,18	1,29	1,11
	mittl.	1,12 ⁺ /–0,034	1,21 ⁺ /–0,022	1,07 ⁺ /–0,017	1,17 ⁺ /–0,010	1,27 ⁺ /–0,044	1,36 ⁺ /–0,020	1,16 ⁺ /–0,050
	max.	1,23	1,32	1,10	1,18	1,32	1,40	1,21
	S	0,083 ⁺ /–0,024	0,058 ⁺ /–0,015	0,029 ⁺ /–0,012	0,014 ⁺ /–0,007	0,076 ⁺ /–0,031	0,044 ⁺ /–0,014	0,071 ⁺ /–0,035
	V	7,38 ⁺ /–2,130	4,76 ⁺ /–1,273	2,71 ⁺ /–1,105	1,21 ⁺ /–0,604	5,98 ⁺ /–2,440	3,26 ⁺ /–1,031	6,10 ⁺ /–3,048

Tabelle 2: Statistische Werte der Backenzähne von *Bransatoglis* aff. *planus* aus Gaimersheim (P₄ kein Zahn).

v – 1966: *Peridyromys* ? spec. indet. – VOLLMAYR: Oberoligozäne Gliridae: S. 94, S. 96–98, Taf. 9: Abb. 2, 9, 11,

v – 1969: *Peridyromys* ? sp. – VIANEY-LIAUD: Rongeurs de l'Oligocène moyen: S. 228, Abb. XII-1,

partim – 1975: *Oligodyromys planus* – BAHLO: Die Nagetierfauna von Heimersheim: S. 124–128 (Abb. 36a und b: HLM/Hhm. 331, 366, 393, 404).

Holotypus: M_2 sin.: HLM/Hhm 404,

Originaldiagnose: BAHLO, 1975: 122 (hier „vorläufig identisch mit der Gattungsdiagnose“),

Ergänzung zur Diagnose: M_{inf} selten mit drei Wurzeln,

Materialnachweis: siehe Anhang.

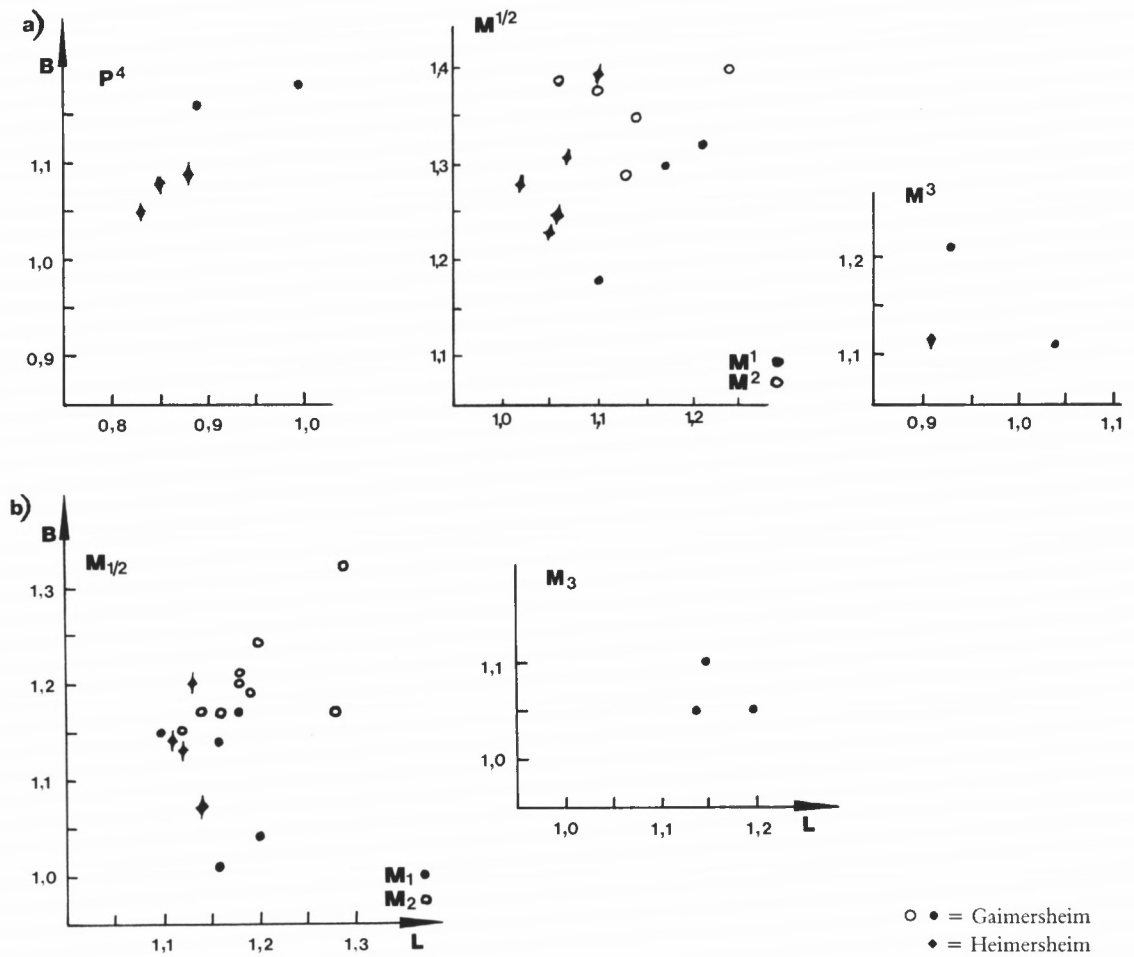


Abb. 17: Darstellung der Längen- und Breitenwerte von *Bransatoglis*; a = obere und b = untere Zähne ($M_{1/2}$ aus Heimersheim zusammengefaßt).

Zahnbeschreibungen und Variabilität

Mandibularbezahnung (siehe Abb. 18–19)

M₁. Umriß gerundet-rechteckig, verjüngt sich mesial leicht. Immer geringfügig länger als breit ($L/B = \text{ca. } 1,05$). Metaconid höchste Erhebung des Zahnes, in die Länge gestreckt von antero-lingualer Zahnkante bis zum Zentrolophid (über $1/3$ der Zahnlänge).

Zahn mesial begrenzt durch Anterolophid, dieses labial immer von Protoconid getrennt, einmal in der Zahnmitte unterbrochen (4718), inseriert lingual in Metaconid.

Metalophid ganz leicht gebogen, inseriert in Metaconid, aber niemals vergleichbar fließender Übergang wie zwischen Anterolophid und Metaconid. Aus der caudalen Verlängerung des Metaconid entspringt transversal das Zentrolophid, reicht labial bis über die Zahnmitte. Einzige Ausnahme 4718, hier Anbindung des Zentrolophid nur oberflächlich, sehr schwach, Zentrolophid in sich gefältelt. Zentrolophid sonst gerade und schwächer (z. B. 4713, 4714) als die Hauptgrate.

Transversal aus dem Mesoconid entspringt das Mesolophid. Verläuft weitgehend parallel zum Metalophid, inseriert lingual in Entoconid (wiederum bei 4718 nur ganz dünne Verbindung, bei diesem Zahn auch kleiner caudaler Sporn in Hypoconidnähe). Entoconid niedriger als Metaconid und weit weniger in die Länge gestreckt.

Posterolophid verbindet Hypoconid und Entoconid, bildet caudalen Zahnrand.

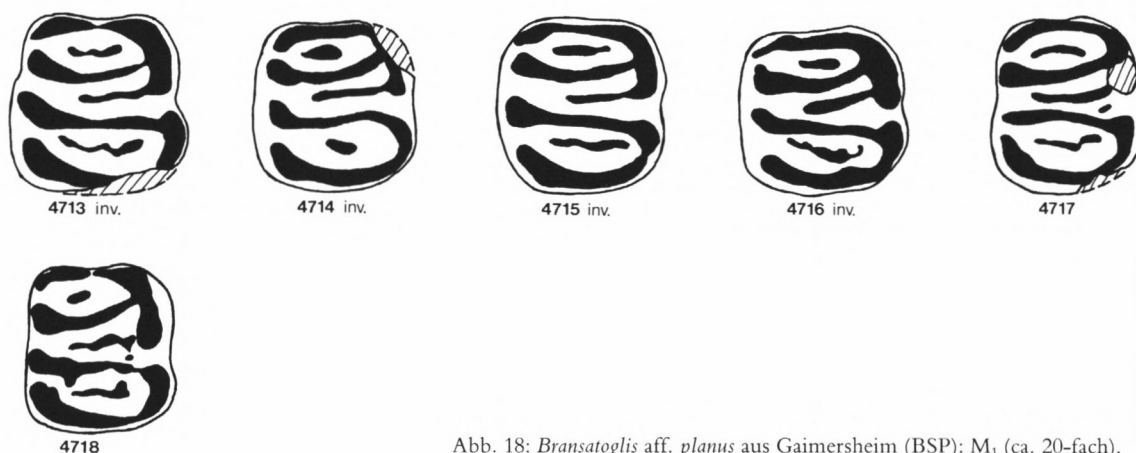


Abb. 18: *Bransatoglis* aff. *planus* aus Gaimersheim (BSP): M₁ (ca. 20-fach).

Zusatzgrate variabel, nicht sehr zahlreich, immer schwächer als Hauptgrate; annähernd gerade (z. B. 4715), geschwungen (z. B. 4717), gefältelt (z. B. 4716) oder kleine Hügel (z. B. 4718), grundsätzlich isoliert. Immer ein Zusatzgrat im Anterosinusid, immer ein Zusatzgrat im Posterosinusid; einmal ein kleiner Knoten mesial vom Mesolophid (4717), einmal ein schwacher caudaler Zusatzgrat in Entoconidnähe aus dem Zentrolophid (4718).

M₂. Im wesentlichen ähnlich M₁. Unterschied im Grundriß, Mesialkante länger und gerade, Caudalrand stärker gerundet. Lingual- und Labialseite annähernd parallel, Zähne geringfügig breiter als lang ($L/B = \text{ca. } 0,98$).

Verlauf des Anterolophid wie beim M₁, bei sechs Zähnen getrennt vom Protoconid (z. B. 4725, 4726); einmal schwach angebunden an das Protoconid (4723).

Metalophid immer in Metaconid inserierend, Anbindung deutlich schwächer als beim Anterolophid an Metaconid; biegt zum Teil beim Einmünden antero-lingual um (z. B. 4721).

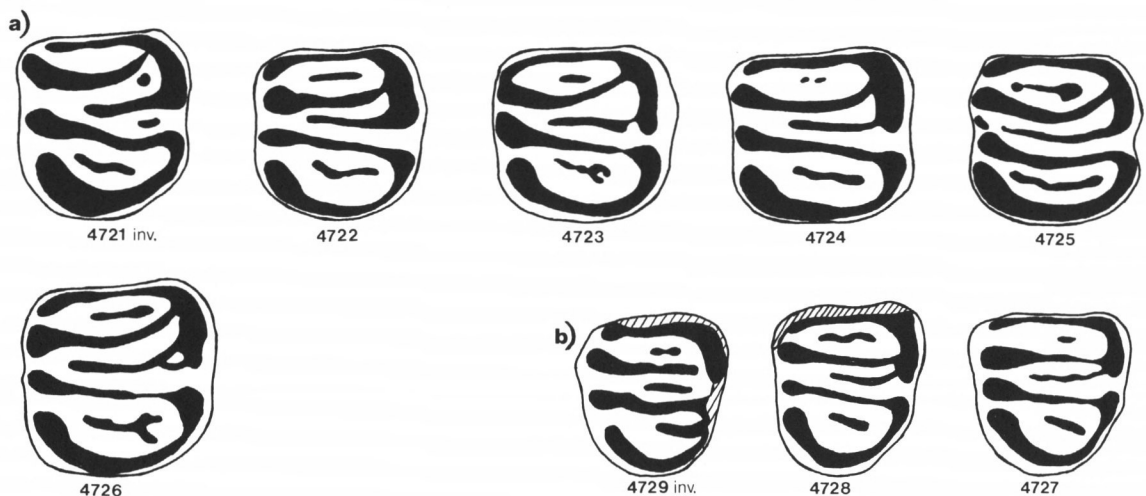


Abb. 19: *Bransatoglis* aff. *planus* aus Gaimersheim (BSP): a = M_2 , b = M_3 (ca. 20-fach).

Zentrolophid gleich stark (z. B. 4721) oder schwächer (z. B. 4725) als Hauptgrate, Anbindung an caudale Verlängerung von Metaconid einmal nur über ganz feinen Grat (4723), einmal doppelte Verbindung (4726), sonst einfach und deutlich.

Mesolophid geht fließend aus Mesoconid hervor, zum Teil fast geradlinig (z. B. 4722), jedoch nicht parallel zum Metalophid; mündet in Entoconid. Dieser Hügel schwächer als Metaconid, nicht so in die Länge gezogen wie Metaconid.

Posterolophid entspringt bei allen M_2 dem Entoconid, folgt dem caudalen Zahnrand und mündet in Hypoconid.

Zusatzgrate ebenfalls vergleichbar mit M_1 . Im Anterosinusid einmal kein Zusatzgrat (4721), einmal nur zwei feine Knötchen (4724). Bei einem Zahn schwaches Hügelchen an der Externseite zwischen Protoconid und Mesoconid (4725), bei 4721 je ein kleines Hügelchen an der Internseite zwischen Metalophid und Zentrolophid und zwischen Zentrolophid und Mesolophid. Zusatzgrate im Posterosinusid ebenfalls sehr variabel (z. B. 4722, 4723, 4726).

M_3 . Mesialrand wie bei M_2 gerade, Lingual- und Labialrand caudal leicht aufeinander zulaufend; caudaler Zahnrand deutlich gerundet. Gratverlauf wie bei M_1 und M_2 . Anterolophid, Metalophid und Mesolophid nahezu geradlinig und transversal. Metalophid einmal vom Metaconid abgesetzt (4729); Zentrolophid deutlich schwächer als Hauptgrate (z. B. 4727), einmal isoliert (4729). Je ein Zusatzgrat im Anterosinusid und im Posterosinusid, isoliert und leicht gefältelt (4728) oder angebunden (4729).

Maxillarbezahnung (siehe Abb. 20 a–d)

P^4 . Relativ groß, oval-gerundet mit größerer Erstreckung in der Breite. Anteroloph relativ niedrig (4740) oder gleichkräftig wie Hauptgrate (4730), labial isoliert. Entoloph durchgehend vom Posteroloph zum Anteroloph (4730) oder vom Anteroloph isoliert (4740); folgt der Rundung des lingualen Zahnrandes. Protoloph nahezu geradlinig durchgehend vom Protoconus zum Paraconus (4730) oder gebogen und in Protoconusnähe unterbrochen (4740). Protoloph kürzer als Metaloph. Metaloph gebogen, durchgehend bis zum Metaconus. Vorderer Zusatzgrat kann lingual in den Entoloph münden (4740), oder vor dem Knick im Protoloph (4730) enden. Hinterer Zentroloph im Tal zwischen vorderem Zentroloph und Metaloph, sehr schwach ausgebildet, unterbrochen (4740) und isoliert. Posteroloph folgt dem caudalen Zahn-

rand und inseriert in Metaconus (4730), oder ist von diesem oberflächlich schwach abgesetzt (4740). Keine Zusatzgrate im Anterosinus und Posterosinus.

M¹. Zähne immer breiter als lang: $L/B = 0,90$ bis $0,93$. Lingualrand mesial leicht angeschrägt, Zahn verjüngt sich dadurch mesial. Anhand dieser Asymmetrie M¹ meist gut unterscheidbar von M². Trigonum ebenfalls asymmetrisch und v-förmig. Dessen vorderer Schenkel länger als der hintere; linguale „Spitze“ des „V“ meist etwas abgeplattet.

Entoloph bildet linguale Zahnbegrenzung; nie durchgehend, Anteroloph davon lingual abgesetzt: dreimal schwächer, einmal (4732) deutlich; Labialende des Anteroloph immer frei endend, hier meistens kleiner Hügel ausgebildet. Posteroloph labial dicht an den Metaconus anschmiegt, bildet an diesem Ende keinen Hügel aus. Lingual Posteroloph einmal in Entoloph übergehend (z. B. 4731), zweimal schwach, einmal deutlich abgesetzt (z. B. 4732) vom Entoloph. Die Erkennbarkeit dieses Merkmals ist stark abhängig vom Usurstadium des Zahnes.

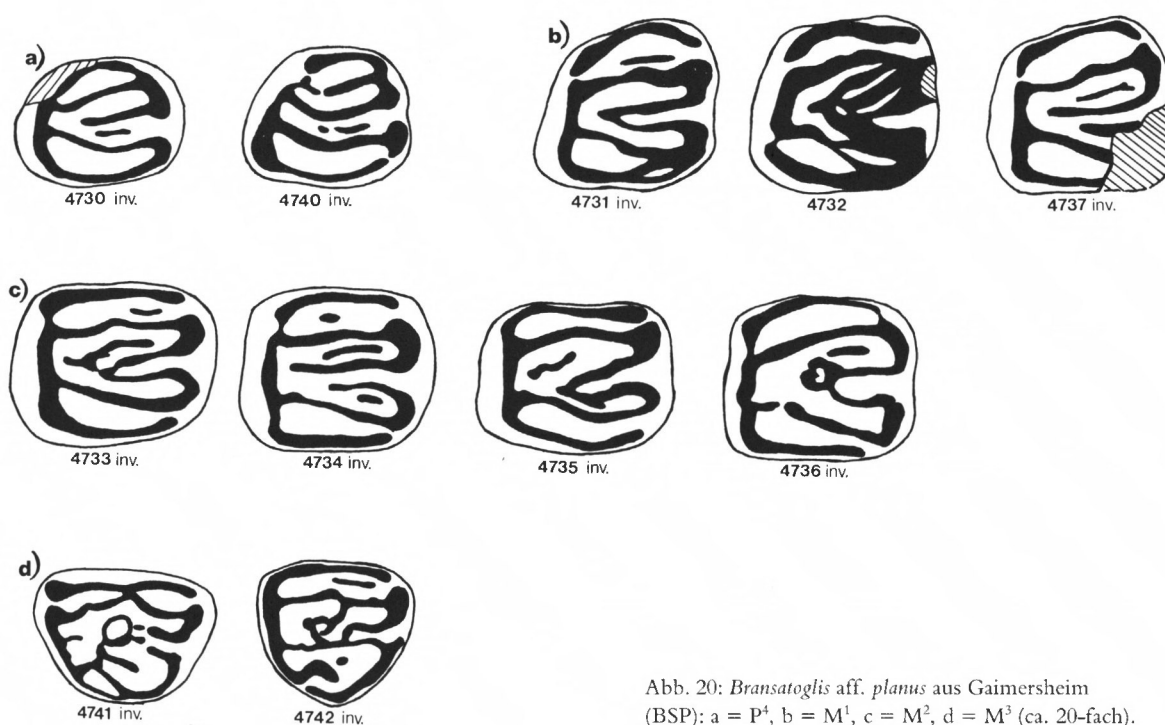


Abb. 20: *Bransatoglis* aff. *planus* aus Gaimersheim (BSP): a = P⁴, b = M¹, c = M², d = M³ (ca. 20-fach).

Vorderer Zentroloph bei drei Zähnen länger als hinterer (z. B. 4737), die Lingualenden der Zentrolophie zusammengewachsen bei zwei Zähnen (z. B. 4731). Die Ausbildung der Zusatzgrate variiert beträchtlich. Im Anterosinus fehlend (z. B. 4737) bis deutlich vorhanden (z. B. 4731), im Posterosinus nie ausgebildet; innerhalb des Trigonum sehr vielfältig (4732) bis vollständig fehlend (4731).

Paraconus als deutlicher Hügel ausgebildet, höchste Erhebung der Zahnkrone; Metaconus niedriger, ebenfalls deutlicher Hügel.

M². Umriß gerundet rechteckig, Zahn immer breiter als lang ($L/B = 0,76$ bis $0,89$). Trigonum v- bis u-förmig mit deutlicher abgeplatteter „Spitze“ als beim M¹. Schenkel des „V“ gerade (z. B. 4734) bis geschwungen (z. B. 4735), meist gleich lang; vorderer kann etwas länger sein.

Entoloph bei einem Zahn durchgehend (4735), sonst (viermal) unterbrochen (z. B. 4734) an lingualem Anbindungspunkt von Antero- und Posteroloph. Anteroloph ist labial viermal iso-

liert, einmal angebunden (4736); dieses labiale Ende kann in einen kleinen Hügel auslaufen; Posteroloph angeschmiegt an Metaconus oder isoliert (z. B. 4736).

Die lingualen Enden der Zentrolophe verwachsen (4733) oder getrennt, dann vorderer Zentroloph länger als hinterer (z. B. 4734). Vorderer Zentroloph kann kräftig, gerade und lang sein, fast bis an den Entoloph reichen, oder deutlich schwächer als Proto- und Metaloph ausgebildet sein. Ein Zusatzgrat im Anterosinus fehlt zum Teil (z. B. 4735) oder ist schwach ausgebildet (z. B. 4734). Zusatzgrate im Posterosinus generell fehlend. Ausbildung der Zusatzgrate im Trigonum variabel: ein bis zwei einfache Grate (z. B. 4734), isoliert oder angebunden (z. B. 4733), gerade oder gebogen (z. B. 4736).

Paraconus immer kräftig ausgebildet, höchste Erhebung des Zahnes; Metaconus ebenfalls deutlicher Hügel, jedoch niedriger als Paraconus. Entoloph erhebt sich am lingualen Zahnrand. Kaufläche konkav eingetieft.

M³. Zahn annähernd dreieckig mit runden „Ecken“, relativ gerader Mesialrand, Caudalrand abgerundet. Anteroloph und Posteroloph als Grate ausgebildet; Paraconus deutlich als Hügel am Labialende des Protoloph. Rest des Zahnmusters eine Vielzahl verzweigter, schwacher Grätschen, netzartig verteilt, caudal vom Protoloph (siehe z. B. 4741, 4742). Zahn lingual von wenig deutlichem Entoloph begrenzt; Occlusalfläche schwächer konkav, alle Grate ungefähr in einer Ebene.

Diskussion

Einer Zuordnung des oben beschriebenen (größeren) Gaimersheimer Gliriden zur Gattung *Peridyromys*, wie sie zum Teil vorgenommen wurde (z. B. DAAMS 1981), kann aus zahnmorphologischen Gründen nicht zugestimmt werden. Für die Gattung *Peridyromys* wird vor allem der Querschnitt der Grate und Täler als charakteristisch angesehen. Die Täler sind nicht gerundet, die Grate besitzen eine steilere, schwach konkave Mesialseite und eine flachere, schwach konvexe Caudalseite. Durch diese Gratflanken sind die Grate oben nicht gerundet, sondern eher als Kanten zu bezeichnen. Die hier zur Gattung *Bransatoglis* gestellten Zähne besitzen keinesfalls diese morphologische Ausbildungsform. Zähne, die die oben beschriebene, für *Peridyromys* charakteristische Morphologie zeigen, wurden bei dem bearbeiteten Münchner Material nicht aufgefunden. Ein Zahn, der unter Vorbehalt zu dieser Gattung gestellt werden könnte, befindet sich bei dem Utrechter Material.

Gegen eine Zuordnung von *planus* zu *Paraglis* sprechen nach dem heutigen Forschungsstand einige Merkmale von *Paraglis*: keine Zusatzgrate außerhalb des Trigons, vorderer Zentroloph grundsätzlich bis an den Entoloph reichend (vgl. hierzu auch BAUDELLOT, 1970; und BAUDELLOT & COLLIER, 1982). Zur Frage der Beziehungen von *Paraglis* und *Bransatoglis* sei auf eine Gliriden-Revision von DAAMS (in Bearbeitung, frdl. mdl. Mitt.) hingewiesen, wo unter anderem diese Probleme an vielen spanischen Fundstellen untersucht werden sollen.

Ursprünglich wurde die Gattung *Bransatoglis* mit der Typusart *concavidens* für große Gliriden aufgestellt (Originaldiagnose für *Bransatoglis*: HUGUENEY, 1967: 92: „Gliride de grande taille...“). Die Größe war für diese Gattung ein entscheidendes Merkmal, die Aussage zur Größe in der Originaldiagnose von HUGUENEY enthält jedoch keine absoluten Angaben. Später wurden auch kleinere Formen aufgrund morphologischer Merkmale zu dieser Gattung gestellt. BOSMA & DE BRUIJN (1982: 373) faßten einige Merkmale zusammen, deren Kombination für *Bransatoglis* charakteristisch ist:

- die relativ großen, gerundeten Prämolaren
- die Konkavität der Occlusalflächen (vor allem M1/2)
- die größere Länge relativ zur Breite der M1 und M2

- Zusatzgrate außerhalb des Trignons bei den $M^{1/2}$ und die Tendenz zu einem durchgehenden Entoloph bei diesen Zähnen
- die gerundeten M^3 und der kurze, gebogene Metaloph bei diesen Zähnen.

Die absolute Größe wird nicht mehr zu diesen Merkmalen gerechnet. Weiterhin beschrieben sie die kleine Art *Bransatoglis bahloi* n.sp. aus dem späten Eozän der Isle of Wight (Holotypus M^2 : 0,96 x 1,19 mm). Neben den oben zusammengefaßten Merkmalen ist vor allem auch Folgendes charakteristisch für *Bransatoglis*:

- die im Querschnitt gerundeten, kräftigen Grate
- zum Teil auftretende Fältelungen und Abschnürungen der Grate
- die etwas schmalere, u-förmigen Täler.

Aufgrund der Übereinstimmungen in den morphologischen Merkmalen muß der oben besprochene, größere Gliride aus Gaimersheim zur Gattung *Bransatoglis* gestellt werden. Durch die morphologischen Übereinstimmungen von *Bransatoglis* aus dem Oberoligozän von Gaimersheim und aus dem Obereozän der Isle of Wight mit allen jüngeren *Bransatoglis*-Vertretern verliert die absolute Größe der Zähne ihre Bedeutung zur Charakterisierung der Gattung *Bransatoglis*. Eine im Laufe der Phylogenie bei vielen Gruppen beobachtete Größenzunahme ist bei *Bransatoglis* ebenfalls denkbar.

Aus morphologischen Gründen muß die Art *planus* aus Heimersheim ebenfalls zur Gattung *Bransatoglis* gestellt werden, wodurch die Gattung *Oligodyromys* ihre Berechtigung verliert. Die *Bransatoglis*-Vertreter aus Gaimersheim und aus Heimersheim stehen sich in vielen Merkmalen sehr nahe. So ähneln sie sich in der absoluten Größe (siehe Abb. 17): die Zähne aus Gaimersheim können geringfügig größer sein (Länge der $M^{1/2}$, Breite der $M_{1/2}$). Die Anzahl der Zähne aus Gaimersheim ist insgesamt relativ gering (15 untere, 13 obere Zähne), variationsstatistische Aussagen lassen sich nur unter großen Vorbehalten treffen.

Auch in der Morphologie bestehen große Übereinstimmungen zwischen *Bransatoglis* aus Gaimersheim und aus Heimersheim: z.B. Querschnitte der Grate und Täler, Konkavität der Okclusalflächen (vor allem $M_{1/2}$). Die Art aff. *planus* aus Gaimersheim ist morphologisch jedoch etwas variabler als *planus* aus Heimersheim: z. B. Verlauf und Einschnürungen der Grate, Ausbildung der Zusatzgrate.

Damit ist aus dem Oberoligozän von Gaimersheim die *Bransatoglis*-Art aff. *planus* nachgewiesen, die große Ähnlichkeiten zu *planus* aus Heimersheim aufweist. Die absolute Größe verliert als Merkmal der Gattung *Bransatoglis* ihre Bedeutung.

Gattung *Microdyromys* DE BRUIJN, 1966

Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG, 1941)

(Abb. 21, 23, 24, Taf. I f)

Vorbemerkung

Aus Gaimersheim liegen durch die neueren, umfangreichen Aufsammlungen nun fast sechzig Zähne und drei Kieferfragmente der Gattung *Microdyromys* vor. Bei FREUDENBERG (1941: 121, Abb. 14) sind die M_{1-2} des Unterkiefers 1939 XI 21 und der P_4 des Unterkiefers 1939 XI 22 als zusammenhängende Zahnreihe dargestellt. Da von FREUDENBERG kein Holotypus angegeben worden ist, wird hier der Unterkiefer 1939 XI 21 mit M_{1-2} als Lectotypus festgelegt. Der P_4 1939 XI 22 ist leider verloren gegangen.

Synonymie:

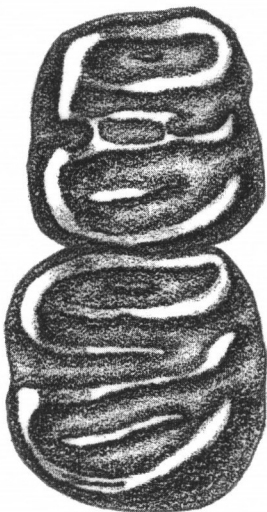
- v – 1941: *Dyromys praemurinus* n.sp. – FREUDENBERG: Taf. 12: Abb. 15 – 16, Textabb. 14, S. 120–121,
 v – 1966: *Peridyromys ? praemurinus* – VOLLMAYR: S. 84–90, Taf. 7: Abb. 10, 12, Taf. 8: Abb. 4, 5, Taf. 9: Abb. 1, 17, 19,
 v – 1966: *Microdyromys koenigswaldi* – VOLLMAYR: S. 100–103, Taf. 9: Abb. 3–8,
 – 1968: *Glirudinus praemurinus* – HUGUENEY: S. 9–12,
 – 1969: *Glirudinus praemurinus* – HUGUENEY: S. 134–136, Taf. I: Abb. 7–8, Textabb. 85–88,
 v – 1979: *Microdyromys praemurinus* – MAYR: S. 306, Taf. XVII: Abb. 1 – 24.

Lectotypus: Unterkieferfragment mit M_{1-2} (BSP 1939 XI 21),

Materialnachweis: siehe Anhang.

Neubeschreibung des Lectotypus (1939 XI 21):

Ein rechter Unterkiefer trägt die sehr gut erhaltenen Zähne M_1 und M_2 (Abb. 21). Der M_1 ist etwas kürzer sowie auch schmaler als der M_2 . Die Occlusalflächen sind mässig konkav.



1939 XI 21

M_1 . Mit annähernd rechteckigem Grundriß; mesial etwas schmaler. Anterolophid mit Anbindung an das Protoconid und fließendem Übergang in das Metaconid. Labial drei nahezu gleichhohe Hügel: Protoconid, Mesoconid und Hypoconid. Metalophid fast transversal zum Metaconid. Mesolophid ebenfalls fast transversal, schwach diagonal orientiert; inseriert an der Internseite des Zahnes in mesiale Verlängerung des Entoconid.

Zwei feine Verbindungsgrate zwischen Mesolophid und Zentrolophid. Zentrolophid zwischen Metalophid und Mesolophid, berührt lingual die caudale Verlängerung des Metaconid. Relativ schwache Anbindung des Zentrolophid an caudale Verlängerung des Metaconid, nur basal verwirklicht.

Zusatzgrat im Anterosinusid nur kleines Knötchen, Zusatzgrat im Posterosinusid deutlich länger. Stärke dieses hinteren Zusatzgrates fast mit den Hauptgraten vergleichbar. Entoconid gleich hoch wie labiale Hügel, Metaconid höchste Erhebung. Posterolophid verbunden mit Hypoconid und Entoconid.

M_2 . Mit relativ geradem, breitem Vorderrand, caudale Zahnbegrenzung (Posterolophid) deutlich stärker gerundet als bei M_1 . Labialhügel wie beim M_1 , Lingualseite mit gleich hohem Entoconid und deutlich höherem Metaconid. Metalophid schwach gebogen, Mesolophid vom Mesoconid aus leicht diagonal postero-intern orientiert.

Zentrolophid transversal aus caudaler Verlängerung des Metaconid, jedoch etwas länger als beim M_1 , keine Verbindungsgräten zum Mesolophid. Je ein Zusatzgrat im Posterosinusid und im Anterosinusid, ebenfalls jeweils etwas länger als beim M_1 . Zusatzgrat im Posterosinusid gleichstark wie Hauptgrate. Antero- und Posterolophid ähnlich wie beim M_1 , folgen dem mesialen und caudalen Zahnrand.

Abb. 21: *Microdyromys praemurinus* aus Gaimersheim, Lectotypus: M_{1-2} (BSP 1939 XI 21, ca. 40-fach).

		P ₄	M ₁	M ₂	M ₃	M ^{1/2}	M ³
L	n	02	19	16	01	20	02
	min.	0,49	0,71	0,76	—	0,74	0,64
	mittl.	0,51 ⁺ / _{-0,020}	0,82 ⁺ / _{-0,008}	0,83 ⁺ / _{-0,010}	0,61	0,79 ⁺ / _{-0,010}	0,69 ⁺ / _{-0,050}
	max.	0,53	0,89	0,90	—	0,88	0,74
	S	0,028 ⁺ / _{-0,014}	0,036 ⁺ / _{-0,006}	0,040 ⁺ / _{-0,007}	—	0,036 ⁺ / _{-0,006}	0,071 ⁺ / _{-0,035}
	V	5,55 ⁺ / _{-2,773}	4,40 ⁺ / _{-0,713}	4,82 ⁺ / _{-0,851}	—	4,49 ⁺ / _{-0,710}	10,25 ⁺ / _{-5,12}
		P ₄	M ₁	M ₂	M ₃	M ^{1/2}	M ³
B	n	02	19	16	01	20	02
	min.	0,45	0,66	0,70	—	0,75	0,75
	mittl.	0,48 ⁺ / _{-0,030}	0,77 ⁺ / _{-0,009}	0,81 ⁺ / _{-0,013}	0,70	0,89 ⁺ / _{-0,014}	0,82 ⁺ / _{-0,070}
	max.	0,51	0,85	0,89	—	0,99	0,89
	S	0,042 ⁺ / _{-0,021}	0,041 ⁺ / _{-0,007}	0,051 ⁺ / _{-0,009}	—	0,061 ⁺ / _{-0,010}	0,099 ⁺ / _{-0,050}
	V	8,84 ⁺ / _{-4,419}	5,31 ⁺ / _{-0,861}	6,24 ⁺ / _{-1,102}	—	6,86 ⁺ / _{-1,085}	12,07 ⁺ / _{-6,036}

Tabelle 3: Statistische Werte der Backenzähne von *Microdyromys praemurinus* aus Gaimersheim (kein P⁴).

Zahnbeschreibungen und Variabilität

Mandibularbezahnung (siehe Abb. 23 a–d)

P₄. Umriß beider Zähne (3313 und 3315) oval, der Zahn 3313 insgesamt und vor allem caudal etwas breiter. Metaconid und Entoconid bei 3313 geringfügig erhaben, die anderen Hügel und Grate fast in einer Ebene, der Zahn insgesamt schon relativ stark abgekaut. Das Occlusalmuster des anderen P₄ (3315) ebener.

Anterolophid verbindet, dem mesialen Zahnrand folgend, Protoconid und Metaconid. Bildet mit dem caudal gebogenen Metalophid, das die gleichen Hügel verbindet, ein Oval. Kein Zusatzgrat im Anterosinusid bei dem Zahn 3313; ein Zusatzgrat ausgebildet bei 3315, hier mit antero-labialer „Zahnecke“ verbunden. Das Zentrolophid (?) bei 3313 kurz, beidseitig frei und genau in der Mitte zwischen lingualem und labialem Zahnrand. Der Zahn 3315 ohne Zentrolophid.

Mesoconid und Entoconid (bei 3313) verbunden durch schwach caudal gebogenes Mesolophid. Der Zahn 3315 ohne Mesolophid.

Posterolophid bildet gebogene caudale Zahnbegrenzung zwischen Hypoconid und Entoconid. Hinterer Zusatzgrat bei 3313 in Entoconid-Nähe aus Posterolophid, weit in Posterosinusid reichend. Hinterer Zusatzgrat im mesial offenen Posterosinusid bei 3315 kurz und freiliegend.

M₁. Grundriß der M₁ gerundet rechteckig, Zahn im mesialen Bereich meistens verschmälert. Protoconid entsendet lingual das Metalophid: kann nahezu geradlinig (z. B. 3292), schwach gebogen (z. B. 4681) oder in sich geschwungen sein (z. B. 3296); endet häufig kurz vor Metaconid. Das Anterolophid entspringt mesial aus dem Protoconid, umrundet den mesialen Zahnrand, biegt dann in der antero-internen „Ecke“ caudal um und mündet in das Metaconid.

Vom Mesoconid zum Entoconid das transversal (z. B. 4682) bis leicht diagonal (z. B. 4684), geradlinig oder schwach gebogen verlaufende Mesolophid. Posterolophid grundsätzlich als durchgehende, caudale Verbindung zwischen Hypoconid und Entoconid ausgebildet.

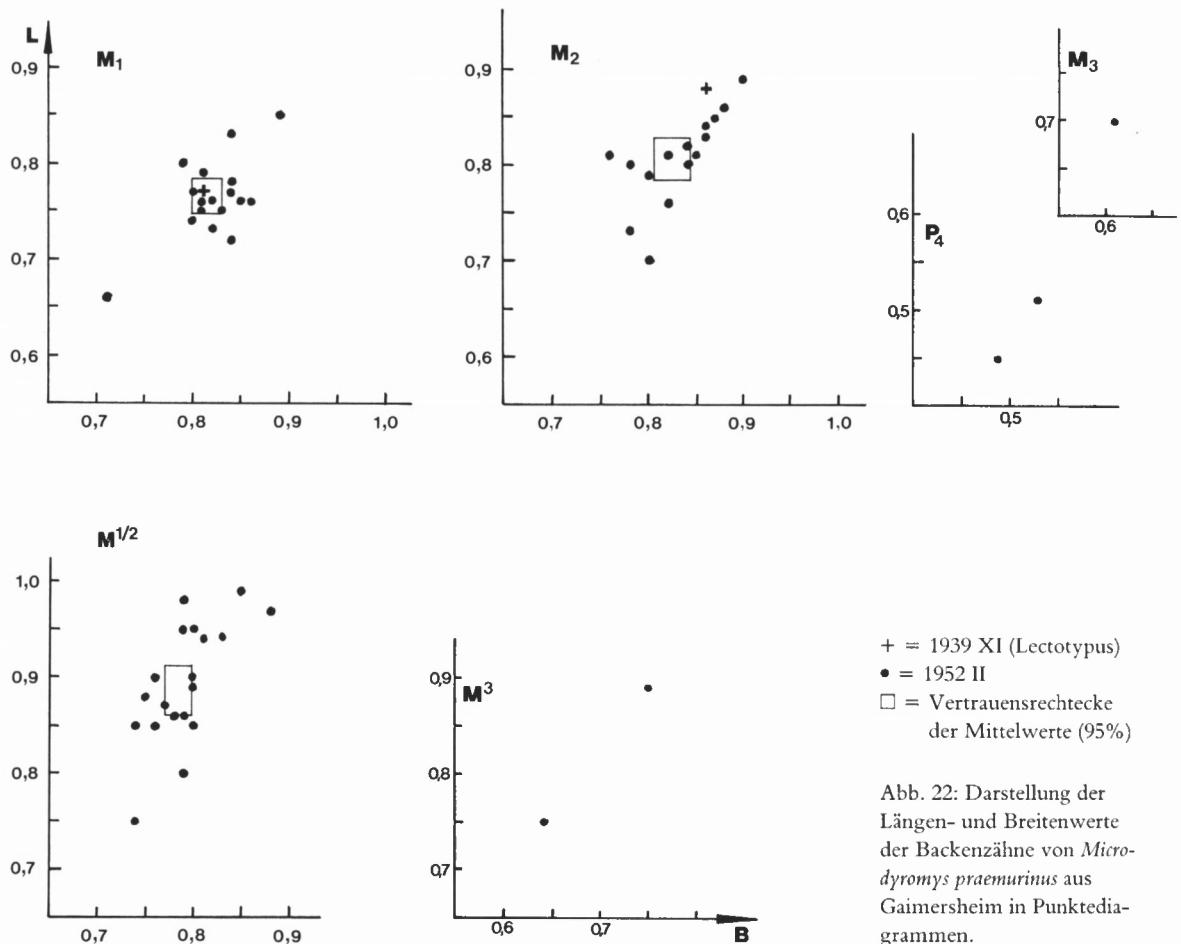


Abb. 22: Darstellung der Längen- und Breitenwerte der Backenzähne von *Microdyromys praemurinus* aus Gaimersheim in Punktediagrammen.

Bei neun Zähnen linguales Ende des Metalophid nicht an das Metaconid angebunden (z. B. 3292), dieses linguale Metalophid-Ende bei einem dieser Zähne geteilt (3314). Zehn Zähne mit der Verbindung Metalophid-Metaconid (z. B. 4680), bei einem davon linguales Metalophid-Ende wiederum geteilt (3294).

Die Occlusalfläche ist mäßig konkav, deutlich erhaben nur das Metaconid. Dieser Hügel relativ stark in die Länge gezogen, Grundfläche (im Vergleich zu den anderen Hügeln) relativ groß; Entoconid niedriger und weniger kräftig als Metaconid. Nach starker Abkautung ist die restliche Usurfläche nahezu eben. Die labialen Hügel (Protoconid, Mesoconid, Hypoconid) meist nur noch recht undeutlich als Hügel ausgebildet, Habitus oft sogar fast gratartig, in die Länge oder Breite gestreckt.

Die M_1 fast immer mit Zusatzgrat im Anterosinusid (Ausnahme: 3315) und ausnahmslos im Posterosinusid. Vorderer Zusatzgrat (im Anterosinusid) bei der Hälfte der Zähne fein und klein (z. B. 3293), bei den anderen länger und kräftiger (z. B. 4684). Hinterer Zusatzgrat (im Posterosinusid) immer länger als vorderer. Vorderer vereinzelt geschwungen (z. B. 3296), hinterer kann ebenfalls geschwungen sein und zusätzlich feine „Auswüchse“ besitzen (z. B. 3316).

Der Zahn 4684 mit einem Zusatzgrat (im Posterosinusid) mit geteilter, labialer Spitze. Bei einem Zahn (4680) zwischen Zentrolophid und Mesolophid, mehr im linguale Zahnbereich ein feines längliches Hügelchen. Einmal (siehe Abb. 21: 1939 XI 21) Zentrolophid und Mesolophid mit zwei kleinen Grätchen verbunden.

Das Zentrolophid meistens deutlich schwächer als die anderen Grate, tritt immer einfach auf. Bei sechzehn Zähnen durchgehend; davon bei fünf an die rückwärtige Verlängerung des Metaconid angebunden (4680), ein weiterer Zahn ebenfalls mit dieser Verbindung (4681), Zentrolophid gleichzeitig jedoch unterbrochenen.

Verbindung von Zentrolophid mit caudaler Metaconidverlängerung bei elf Zähnen nicht durchgeführt (z. B. 4682), davon wiederum bei einem Zahn (3292) Zentrolophid fast unterbrochen. Bei einem Zahn (4687) nur noch ein rudimentäres, isoliertes Zentrolophid vorhanden; hier auch Mesolophid nicht an Entoconid angebunden, biegt vorher mesial um. Einmal (3293) Verbindung zwischen dem geschwungenen Metallophid und dem ebenfalls geschwungenen Zentrolophid, letzteres nicht an die rückwärtige Verlängerung des Metaconid angebunden. Diese Verbindung (Metallophid-Zentrolophid) etwa in der Zahnmitte.

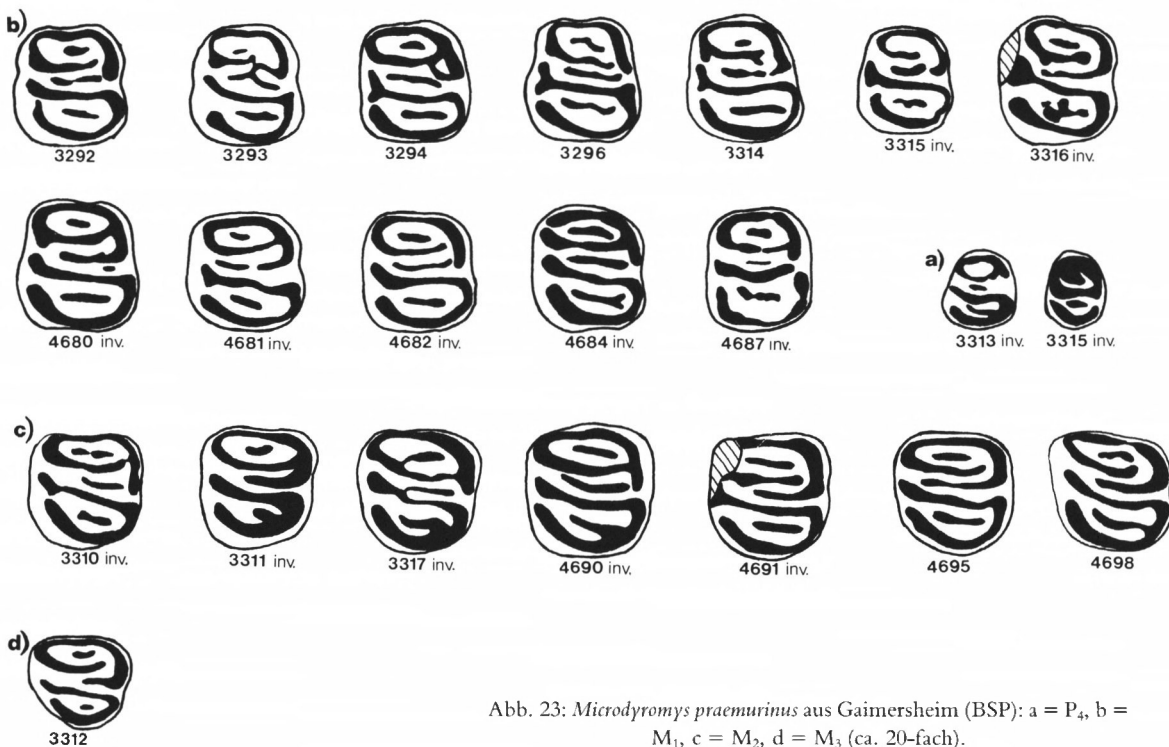


Abb. 23: *Microdyromys praemurinus* aus Gaimersheim (BSP): a = P₄, b = M₁, c = M₂, d = M₃ (ca. 20-fach).

M₂. Die M₂ in den wesentlichen Zügen ähnlich den M₁. Die Vorderseite jedoch meist etwas abgeplattet, die caudale Seite häufig deutlich abgerundet.

Das Anterolophid entspringt immer dem Protoconid. Zusatzgrat im Anterosinusid bei fast allen Zähnen durchgehend (z. B. 4690), nur bei einem Zahn (3310) im mittleren Bereich leicht unterbrochen. Dieser sonst immer frei liegende Zusatzgrat inseriert in einer einzigen Ausnahme (3317) mit seinem labialen Ende in das Metallophid.

Das Zentrolophid bei vier Zähnen nicht an caudale Metaconidverlängerung angebunden, dreizehnmal (z. B. 4695) diese Verbindung hergestellt. Bei einem Zahn (3317) das Zentrolophid lingual frei, dessen Labialende mündet in das Mesolophid. Zentrolophid meistens relativ lang, erreicht jedoch nie den labialen Zahnrand. Das Metallophid bindet neunmal an das Metaconid an, bei acht Zähnen jedoch nicht (z. B. 4691, 4695). M₂ insgesamt fast so konkav wie M₁, Metaconid und Entoconid jedoch etwas niedriger als bei M₁. Verlauf der Grate transversal (4691) bis deutlich gebogen und abgewinkelt (4698); diese Ausbildung mit allen Übergängen.

M₃. Nur ein Exemplar dieser Zahnposition: 3312; verglichen mit dem M₂ deutlich kürzer (L = 0,61; B = 0,70). Im Anterosinusid ein kurzer Zusatzgrat. Mesiale Zahnbegrenzung relativ gerade, lingualer und labialer Zahnrand caudal aufeinander zulaufend. Zahnumriß „dreieckig-gerundet“, caudale „Ecke“ wird vom Posterolophid umrundet.

Das Metalophid erreicht das Metaconid nicht, dieser Hügel die höchste Erhebung des Zahnes. Das kurze Zentrolophid entspringt der rückwärtigen Verlängerung des Metaconid, endet vor der Zahnmitte. Das Mesolophid transversal aus dem Mesoconid, inseriert in das gratartig verlängerte Entoconid.

Das Zusatzgrätchen im Posterosinusid sehr schmal und kurz. Konkavität schwächer als bei M₂, Metaconid und Entoconid weniger erhaben als bei M₂.

Maxillarbezahnung (siehe Abb. 24 a–c)

M^{1/2}. Kauflächen schwach konkav gewölbt, Paraconus auch bei fortgeschrittenem Usurstadium höchste Erhebung der Kaufläche. Entoloph als linguale Zahnbegrenzung, begrenzt hier die Kaufläche annähernd parallel zur Sagittalrichtung. Konkavität verstärk sich mit zunehmender Usur.

Labial frei endender Anteroloph bei vierzehn Zähnen, sechsmal angebunden. Diese Anbindung sehr deutlich bei zwei Zähnen (3306, 4706) ausgebildet; Protoloph hier zum Paraconus hin stark ausgedünnt. Der kräftige Anteroloph mit dem Paraconus verbunden, aus diesem der vordere Zentroloph hervorgehend.

Entoloph bei 18 Zähnen durchgehend. Anteroloph eines stark abgekauten Zahnes (4705) bindet nicht an den Entoloph an, dieser Zahn gleichzeitig der größte von *Microdyromys praemurinus*. Der Posteroloph eines Zahnes (3304) deutlich niedriger als der Entoloph, „umrundet“ caudal den Entoloph, ohne dessen rückwärtige Spitze zu berühren. Bei diesem Zahn endet der Posteroloph erst innerhalb der schrägen, lingualen Fläche, die vom Niveau des Entoloph zum Zahnhals abfällt. Der Entoloph bei 12 Zähnen leicht geschwungen („ornamentiert“), bei 8 geradlinig. Dieses Merkmal jedoch stark abhängig vom Usurstadium und deshalb subjektiv, wenig aussagekräftig.

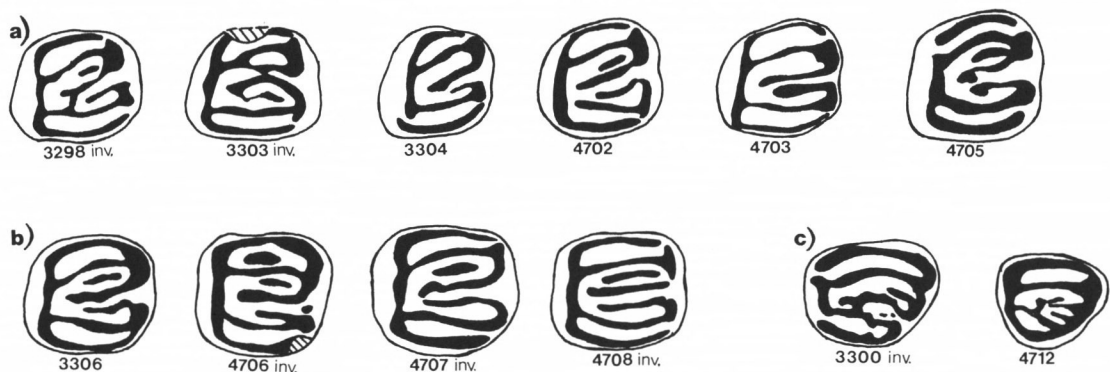


Abb. 24: *Microdyromys praemurinus* aus Gaimersheim (BSP): a = M¹, b = M², c = M³ (ca. 20-fach).

Von den Zentrolophen bei 18 Zähnen der vordere länger als der hintere, bei 4708 ist die Anbindung vorderer Zentroloph-Paraconus oberflächlich unterbrochen. Der hintere Zentroloph einmal (3304) nur sehr schwach ausgebildet, einmal dagegen (4707) fast genauso lang wie der vordere. Der hintere Zentroloph vom Metaconus beinahe abgetrennt bei 3306, wenig markant bei 3304. Der längere vordere Zentroloph eines Zahnes (3298) etwa in der Zahnmitte durch

caudalen Grat mit dem Metaloph verbunden. Fast gleichlange Zentroloph, untereinander an ihren lingualen Enden beinahe verbunden bei einem Zahn (4705).

Posteroloph labial frei endend bei siebzehn Zähnen, bei den restlichen drei Anbindung an den Metaconus (z. B. bei 3306) ausgebildet. Ein Zahn (4706) mit starker Anteroloph-Paraconus-Bindung zeigt keine dazu analoge Morphologie im Posteroloph-Metaconus-Bereich (trotz leichter Beschädigung deutlich erkennbar); als Besonderheit hier Metaconus mit mesialem, kleinen Zusatzhügelchen (Ectostyl?).

Zusatzgrate immer kürzer und dünner als die Hauptgrate, nie im mittleren Zentrosinus oder Posterosinus. Im vorderen Zentrosinus 18 Zähne mit einem Zusatzgrat, davon bei vier ein weiterer im Anterosinus. Nur ein Zahn (3303) mit Zusatzgrat im hinteren Zentrosinus.

Bei zwei Zähnen Zusatzgrate auffallend stark: Zusatzgrat des vorderen Zentrosinus ebenso kräftig wie Hauptgrate (z. B. 4707, 4708).

Anbindung des Metaloph an Entoloph nahezu konstantes Merkmal (bei 19 Zähnen). Lediglich einmal (4702) ist dieser Bereich unterbrochen.

M³. Aus dem gesamten Gaimersheimer Material konnten nur zwei M³ (3300, 4712) von *Microdyromys praemurinus* geborgen werden.

Grundriß der Zähne in etwa „dreieckig-gerundet“. Anteroloph entspringt nahe beim Paraconus, folgt dem mesialen Zahnrand, biegt dann intern caudal um und geht hier in den Entoloph über (4712), oder ist von diesem oberflächlich getrennt (3300). Protoloph als hintere Begrenzung des Anterosinus, parallel zum Anteroloph, transversal oder leicht gebogen. Entoloph geht caudal in den Posteroloph über (4712), oder ist von diesem oberflächlich getrennt (3300). Dieser umrundet den caudalen Zahnrand und biegt dann wieder mesial um (nun an der Labialseite des Zahnes); endet direkt davor (3300) oder überquert noch den Berührungspunkt mit dem von lingual kommenden Metaloph und endet sodann auf halbem Wege zum Paraconus (4712).

Protoconus nicht als Hügel ausgebildet, Metaconus nur andeutungsweise pointiert, lediglich Paraconus als Hügel ansprechbar.

Vorderer Zentroloph länger als hinterer, innerhalb des Trignons verschiedene Verbindungsgrate zwischen den Zentrolophen und dem Metaloph. Vor dem vorderen Zentroloph ein kleiner, leicht geschwungener Zusatzgrat ohne Verbindung zu den umliegenden Zahnkronenelementen bei 4712.

Diskussion

Die Stellung der Gaimersheimer Gliriden-Art *praemurinus* zu *Microdyromys* sowie die Berechtigung dieser Gattung wurde bereits von MAYR (1979: 304–305) ausführlich diskutiert. Dort wurden auch die morphologischen Unterschiede zur Gattung *Glirudinus* herausgestellt. Diese liegen vor allem in der Schrägstellung der Grate. Die Probleme in der Gattungszuordnung von *praemurinus* aus Gaimersheim waren auch besonders bedingt durch das alleinige Vorhandensein von Unterkieferzähnen und deren wenig ausführlicher Beschreibung von FREUDENBERG (1941: 120). Umfangreicheres Zahnmaterial des Oberkiefers lag bereits MAYR (1979) vor. Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit angestellten Vergleiche vor allem mit der Typusart *Microdyromys koenigswaldi* bestätigten MAYR's Argumentation und Zuordnung von *praemurinus* zur Gattung *Microdyromys*.

Zu *Microdyromys praemurinus* zeigen die *Microdyromys*-Arten *koenigswaldi* und *legidensis* in den zahnmorphologischen Merkmalen eine große Nähe. MAYR (1979: 304–305) hat die Arten *Microdyromys koenigswaldi* DE BRUIJN, 1966 und *Microdyromys praemurinus* FREUDENBERG, 1941 synonymisiert, wobei letztere die zeitliche Priorität hat (MAYR, 1979: 328 f.). Er hat diese Synonymisierung durch Untersuchungen an zeitlich vermittelnden Fundstellen zwischen den Typlokalitäten Gaimersheim (*praemurinus*, MP 28) und Valdemoros IIIb (*koenigswaldi*, MN 4b) belegt, wobei er

eine kontinuierliche Größenabnahme feststellen konnte. Das Material der beiden Typlokalitäten ist jedoch in der Größe so unterschiedlich (siehe Abb. 25), daß eine Synonymisierung nicht vertretbar ist. *Microdyromys praemurinus* und *Microdyromys koenigswaldi* müssen bestehen bleiben.

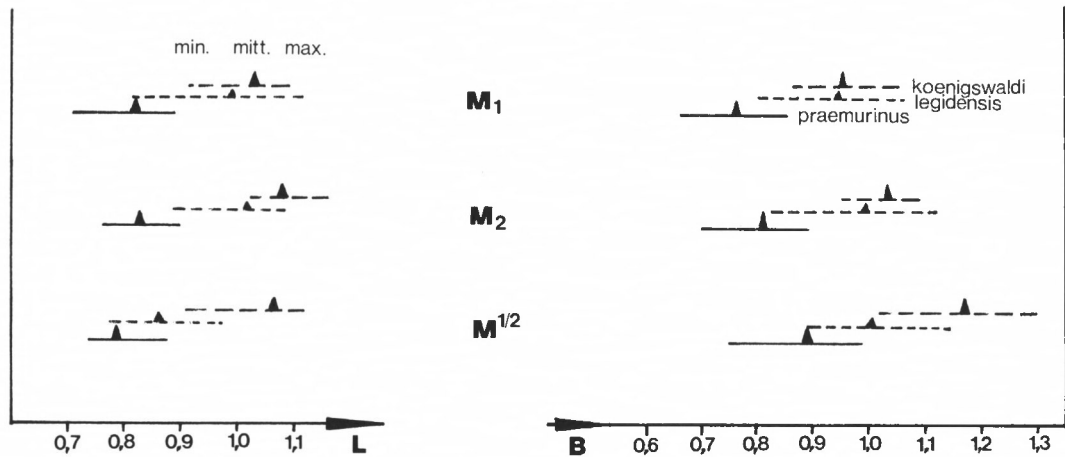


Abb. 25: Vergleichende Darstellung der Längen- und Breitenwerte von M_1 , M_2 und $M^{1/2}$ von verschiedenen *Microdyromys*-Arten.

Da von *Microdyromys legidensis* aus Villafeliche IIa nur gut 20 Zähne zur Verfügung standen, konnten hier die Beziehungen von *Microdyromys praemurinus* zu *Microdyromys legidensis* nicht abschließend geklärt werden. Die Morphologie und die absolute Größe von *Microdyromys koenigswaldi* und *Microdyromys legidensis* lassen zumindest den Verdacht aufkommen, daß diese beiden Arten identisch sein könnten. In diesem Zusammenhang wird auf eine Gliriden-Revision von DAAMS (in Bearbeitung, frdl. mdl. Mitt.) hingewiesen, wo unter anderem diese *Microdyromys*-Arten an vielen spanischen Fundstellen untersucht werden sollen.

Familie EOMYIDAE DEPERET & DOUXAMI, 1902

Zusammenfassende Bemerkungen

FREUDENBERG (1941) standen für seine Bearbeitung der Eomyiden von Gaimersheim über 350 Unterkiefer und zahlreiche Einzelzähne zur Verfügung. Sie wurden von ihm als „*Eomys schlosseri* (DEP. & DOUX.)“ bestimmt. Da die Zähne morphologisch nicht getrennt werden konnten, unterschied er nach der Größe (Länge der Zahnreihe des Unterkiefers) eine „var. *major*“ und eine zahlenmäßig überwiegende „var. *minor*“. Von diesem Material sind nur die beiden Originale (FREUDENBERG, 1941: 1939 XI 13: Abb. 9 und Taf. 12, Abb. 9, 1939 XI 14: Abb. 10 und Taf. 12, Abb. 10) und zwei weitere Unterkiefer (1939 XI 15 und 16) erhalten geblieben.

Für die Eomyiden-Bearbeitung von FAHLBUSCH (1970) standen aus den neueren Aufsammlungen (1949–1953) 146 Unterkiefer mit Zähnen, 15 Schädelfragmente und Oberkiefer sowie 902 Einzelzähne zur Verfügung. Der zahlenmäßig überwiegende Teil dieses Materials wurde als taxonomisch identisch mit der kleineren Varietät aus dem Material von FREUDENBERG (= „var. *minor*“) erkannt und als *Eomys zitteli* bestimmt. Die von FREUDENBERG signalisierte größere Varietät war in dem von FAHLBUSCH bearbeiteten Material nicht vorhanden. Gleichzeitig konnte

mit 11 Unterkiefern und 129 Einzelzähnen ein kleineres Taxon nachgewiesen werden, das in dem von FREUDENBERG bearbeiteten Material nicht enthalten war. Dies wurde (FAHLBUSCH 1969) als neue Art *pusillus* zur Gattung *Pseudootheridomys* gestellt.

Zwischen *Eomys zitteli* und dem etwas kleineren *Pseudootheridomys pusillus* vermutete FAHLBUSCH (1969: 679) enge Beziehungen. „Die sich im Laufe des Ober-Oligozän vollziehende Abspaltung der Gattung *Pseudootheridomys* von der *Eomys*-Reihe“ (FAHLBUSCH, 1970: 101 und Abb. 41) sah er als gesichert an, in diesem Material der Fundstelle Gaimersheim eine erste Dokumentation der vollzogenen Abspaltung.

ENGESSER (1987) stellte „für kleine Eomyiden, die lange als *Pseudootheridomys pusillus* bestimmt wurden und nicht sicher von eigentlichen *Pseudootheridomys*-Arten unterschieden werden konnten“ (ENGESSER, 1987: 943), die neue Gattung *Eomyodon* auf. Anlaß dafür gab das gemeinsame, vor allem aber das getrennte Vorkommen von *Eomyodon* und *Pseudootheridomys* an verschiedenen Fundstellen der Schweizer Molasse (1987: 972f.). Er nahm deshalb unabhängige Entwicklungslinien an für *Eomyodon* und *Pseudootheridomys*.

Bei dem in Gaimersheim vorkommenden *Eomyodon* unterschied er die zwei Arten *volkeri* und *pusillus*. Grundlage dafür war der Nachweis von *Eomyodon*-Vertretern aus den Fundstellen Chavanne, Fornant 6 und Boudry-La-Fabrique, die innerhalb der Größenvariabilität der kleineren Form aus Gaimersheim, und zwar in deren unterem Größenbereich liegen (ENGESSER, 1987: Abb. 17).

Aufgrund dieser Funde kann als gesichert gelten, daß die Vertreter der kleineren Eomyidenform aus Gaimersheim sich auf die Arten *volkeri* und *pusillus* der Gattung *Eomyodon* verteilen. Weiterführende Angaben dazu sind in einer umfangreichen Eomyiden-Arbeit von ENGESSER (im Druck, frdl. mdl. Mitt.) zu erwarten.

Familie CRICETIDAE ROCHEBRUNE, 1883

Einleitende Bemerkungen

Die Cricetiden aus Gaimersheim stellen über ein Viertel (28,9%) der gesamten Nagetierfauna dieser Fundstelle. Vier Cricetiden-Arten verteilen sich auf drei Gattungen: *Pseudocricetodon montalbanensis*, *Pseudocricetodon? incertus*, *Eucricetodon dubius* und *Heterocricetodon gaimersheimensis*. Die größten Cricetiden gehören zur Gattung *Heterocricetodon*, die kleinsten zur Gattung *Pseudocricetodon*, am zahlreichsten ist die Art *dubius* und am seltensten die Art *incertus*.

Die Besprechung der Taxa *montalbanensis*, *incertus* und *dubius* beschränkt sich fast ausschließlich auf eine Zusammenfassung der Ergebnisse von DIENEMANN (1987). Er untersuchte etwa 4500 Zahnreste der Gattungen *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* von rund 40 Spaltenfüllungen aus dem Bereich des Schwäbisch-Fränkischen Jura, darunter auch die Fundstelle Gaimersheim. Er beschrieb die Variabilität der ihm vorliegenden 590 Zähne aus Gaimersheim bereits ausführlich und im Vergleich mit anderen Fundstellen. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird lediglich auf das Problem der Gattungszuordnung der Art *incertus* näher eingegangen.

Die Gattung *Heterocricetodon* ist mit dem neu bearbeiteten Material aus Gaimersheim nun weitaus am besten belegt. Es liegen 123 Einzelzähne und 46 Mandibular- und Maxillarfragmente, darunter ein Schädel mit beiden Unterkieferästen vor.

Nomenklatur der Zahnkronenmerkmale

In Abbildung 26 sind die bei den Beschreibungen verwendeten Bezeichnungen der Zahnkronenelemente von Cricetiden wiedergegeben. Die Wahl dieser Termini erfolgt weitgehend in

Bei der Breite, senkrecht zur Zahnlänge, wurde immer die größte Erstreckung ermittelt, die sich bei den $M^{1/1}$ im caudalen Bereich, bei den $M^{3/3}$ im mesialen Bereich befindet.

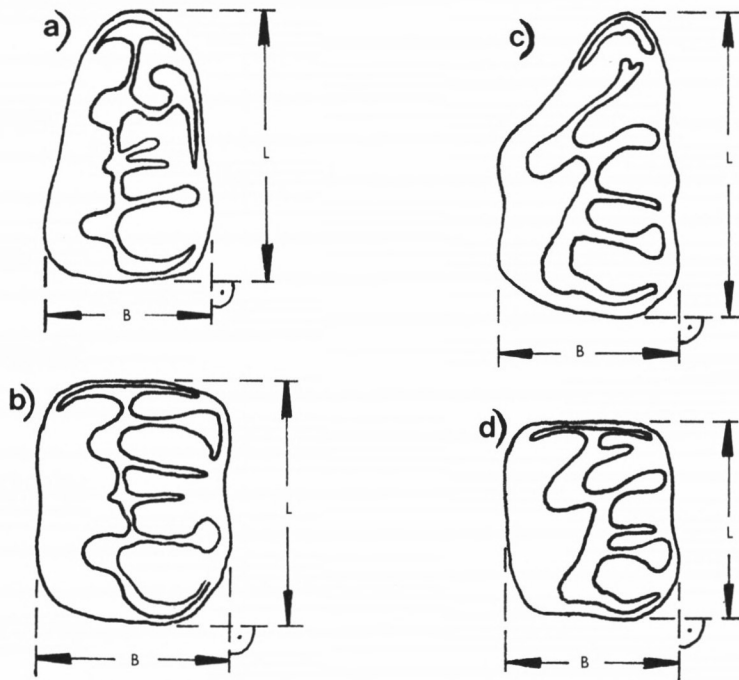


Abb. 27: Lage der Messlinien bei Cricetiden für L = Länge und B = Breite (a = M_1 , b = M_2 , c = M^1 , d = M^3).

Gattung *Eucricetodon* THALER, 1966

Eucricetodon dubius (SCHAUB, 1925)

(Abb. 28 g, 50, 67)

Die zahnmorphologische Variabilität dieses Cricetiden aus Gaimersheim (534 Zähne) wurde von DIENEMANN im Zusammenhang mit fünf anderen Fundstellen beschrieben. Die stärkste Variabilität bei dieser Art besitzen die $M^{1/1}$, die Zähne der restlichen Zahnpositionen sind relativ wenig variabel (DIENEMANN, 1987: 56–61).

Gattung *Pseudocricetodon* THALER, 1969

Pseudocricetodon montalbanensis (THALER, 1969)

(Abb. 28 c, f, 49)

Die Zähne dieses Taxons aus Gaimersheim (39 Zähne) wurden von DIENEMANN (1987) ebenfalls zusammen mit fünf weiteren Fundstellen beschrieben. Im Vordergrund steht dabei der Vergleich mit der (älteren) Population dieses Taxons aus Montalban. Neben kleinen Unterschieden in der Struktur der Zahnmuster „zeichnen sich die Molaren aus Gaimersheim durch auffallend zierliche Hügel und schlanke Grate aus“ (DIENEMANN, 1987: 100).

***Pseudocricetodon? incertus* (SCHLOSSER, 1884)**

(Abb. 28b, e)

Die Beschreibung der Molaren dieses Cricetiden aus Gaimersheim (17 Zähne) erfolgte bei DIENEMANN (1987: 45–56) ebenfalls im Zusammenhang mit weiteren fünf Fundstellen. Er hob die außerordentlich geringe Variabilität in der Zahnmorphologie hervor. Weiterhin existiere nie ein „Hypoconid-Hinterarm“. Aussagen über die evolutive Entwicklung betrachtete er daher als weitgehend spekulativ, variabel sei *incertus* nur in der absoluten Größe (1987: 56).

Diskussion der Gattungszuordnung der Art *incertus*

Die generische Zuordnung von *incertus* ist ein Problem, welches in unmittelbarem Zusammenhang mit den Unterscheidungsmerkmalen der Gattungen *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* steht. DIENEMANN gibt eine Übersicht (1987: 16–19) über die verschiedenen zahnmorphologischen Kriterien, die bisher zur Unterscheidung der beiden Gattungen angeführt wurden. Gleichzeitig betont er die Problematik, die mit einigen dieser Kriterien verbunden ist (1987: 19). Für beide Gattungen formuliert er Neufassungen der Diagnosen. Er räumt jedoch ein, „daß verlässliche diagnostische Kriterien wahrscheinlich nicht gefunden werden können“ (DIENEMANN, 1987: 19). Seine Änderungen in den Neufassungen der Diagnosen sieht er zum Teil nur als eine andere Bewertung einiger bereits von THALER (1969) und VIANEY-LIAUD (1972) vorgebrachter Argumente (DIENEMANN 1987: 19).

Entgegen den Ansichten einiger Autoren (z. B. THALER 1969, HUGUENEY 1980) stellt DIENEMANN (1987: 45) die Art *incertus* zu *Eucricetodon* aus folgenden Gründen:

- mehr oder minder deutlicher metrischer Sprung (zu *Pseudocricetodon montalbanensis* $3/_{10}$ mm) bei den M_1
- *incertus* überwiegend ohne akzessorische Strukturen (z. B. Mesoloph/-id doppelt bei den $M^1/_{11}$)
- kurzer achsialer Entoloph (Ectolophid) nur bei *incertus*
- beim M^3 weicht der Ansatzpunkt des Protoconussporns geringfügig ab im Vergleich zu *Pseudocricetodon*.

Gleichzeitig erwähnte DIENEMANN jedoch die strukturelle Ähnlichkeit zu *Pseudocricetodon montalbanensis* und weiterhin, daß *incertus* keiner bestehenden Formengruppe untergeordnet werden kann (1987: 56). Phylogenetisch betrachtete er *incertus* als isoliert stehend innerhalb der Gattung *Eucricetodon*.

Wegen dieser Unsicherheiten wurde im Rahmen der vorliegenden Bearbeitung versucht, weitere Argumente zur Unterscheidung von *Pseudocricetodon* und *Eucricetodon* durch schädelanatomische Vergleiche zu finden.

Schädelanatomische Vergleiche

Vorbemerkung

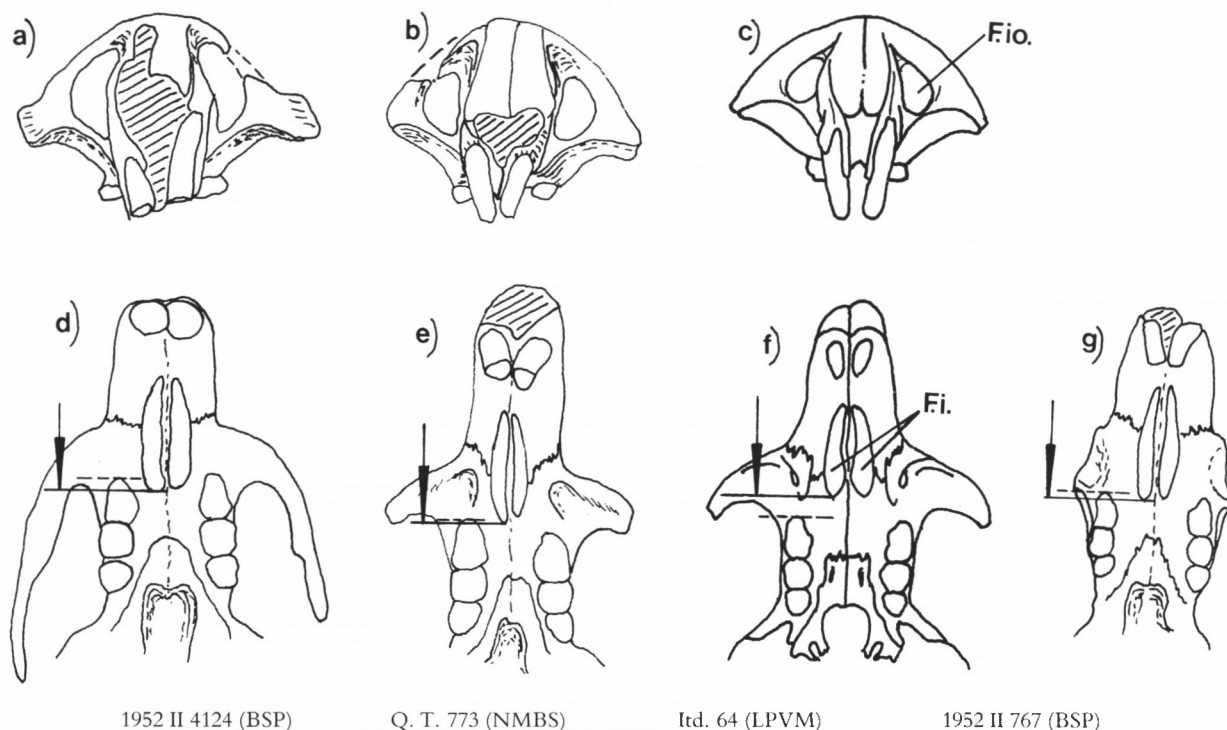
Eine ausführliche Beschreibung mit Abbildungen eines Schädels (Q. T. 773, Phosphorite des Quercy) der Art *incertus* gab bereits HARTENBERGER (1967). Er stellte diese Art (1967: 50f.), nach dem damaligen Kenntnisstand, vorerst zu *Cricetodon* (*Eucricetodon*).

Voreilig war sicherlich die Zuordnung von *incertus* zur Gattung *Heterocricetodon* (DAAMS et al., 1989: 48). Die von diesen Autoren ausdrücklich erwähnte, deutliche morphologische Nähe der neuen Art *landroveri* (DAAMS et al. 1989: 48) zu *incertus* spricht sicherlich nicht für eine Stellung dieser beiden Arten zu *Heterocricetodon*. Diese Gattung zeigt so deutliche Unterschiede in der Schädelanatomie und in der Zahnmorphologie, daß sie zu keiner der bisher bekannten Unterfamilien der Cricetiden gestellt werden kann (siehe auch S. 90).

ENGESSER (1987: 991) nahm an, daß Lage und Geometrie des Foramen incisivum wichtige Hinweise zur taxonomischen Stellung geben könnten. Er vermutete dies vor allem im Hinblick auf die Beziehungen zwischen *Pseudocricetodon* und *Heterocricetodon*.

VIANEY-LIAUD (1974) hat einige Cranialfragmente von *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* abgebildet und deren Merkmale beschrieben.

Um weitere Hinweise für die Bedeutung craniologischer Merkmale zu erhalten, werden hier die Schädelfragmente einiger Taxa verglichen (siehe Abb. 28). Zur Erleichterung des Vergleiches sind die besprochenen Cranialfragmente in der gleichen Größe abgebildet. Die Größenangaben sind relativ zur Größe der Schädel zu verstehen.



F.io. = Foramen infraorbitale

F.i. = Foramen incisivum

Pfeil = Lage der Caudalkante des F.i. im Vergleich zur Mesialkante des M¹ (gestrichelte Geraden)

(verschiedene Vergrößerungsfaktoren)

Abb. 28: Vergleichende Darstellung verschiedener Schädelfragmente: a–c: Frontalansichten, d–g: Ventralansichten; a und d: *Heterocricetodon gaimersheimensis*, b und e: *Pseudocricetodon? incertus*, c und f: *Pseudocricetodon montalbanensis* (Rekonstruktion von VIANEY-LIAUD 1972: 125, Abb. 18a und 19b), g: *Eucricetodon dubius*.

Beschreibungen und Vergleiche

Die kürzesten Foramina incisiva (= F.i.) besitzt *montalbanensis* (Abb. 28f), sie enden caudal deutlich vor der Höhe der M¹. Bei *dubius* (Abb. 28g) und *incertus* (Abb. 28e, Schädel etwas verdrückt und daher asymmetrisch) enden die F.i. caudal etwa auf Höhe der M¹, bei *gaimersheimensis* (Abb. 28d) noch etwas weiter caudal. Die F.i. von *montalbanensis* sind am kürzesten, die von *dubius* und *incertus* nahezu gleich lang; die von *gaimersheimensis* sind etwas breiter als die von *dubius* und *incertus*. Das Rostrum von *incertus* ist am längsten, das von *gaimersheimensis* gedrungenner als bei den anderen Schädeln.

Das Foramen infraorbitale (= F.io.) von *gaimersheimensis* (Abb. 28a) ist am weitesten geöffnet, die Foramina von *incertus* (Abb. 28b) sind geringfügig größer als die von *montalbanensis* (Abb. 28c), ähneln sich jedoch sonst im Querschnitt: sie schließen sich dorsal und ventral eher, sind also in diesen Bereichen stärker abgerundet als die von *gaimersheimensis*. An dem Schädelfragment von *dubius* sind die F.io. nicht rekonstruierbar.

Schlußfolgerungen zur Schädelanatomie

Bezüglich der F.i. sind sich also *dubius* und *incertus*, bezüglich der F.io. *montalbanensis* und *incertus* ähnlich. Da jedoch zuwenig Schädelmaterial vorliegt, kann hinsichtlich der Variabilität dieser Merkmale noch keine Aussage getroffen und damit deren Bedeutung noch nicht endgültig beurteilt werden. Daher wird hier in erster Linie aus zahnmorphologischen Gründen und in Anlehnung an die Meinungen einiger vor allem französischer Autoren (z. B. BRUNET et al. 1981, COMTE 1985) im Gegensatz zu DIENEMANN der Stellung von *incertus* zur Gattung *Pseudocricetodon* mit Vorbehalt der Vorrang gegeben. Diese Zuordnung ist sicherlich noch mit einigen Unsicherheiten behaftet. Mit umfangreicheren Schädeln können wahrscheinlich einige der heute noch bestehenden Probleme gelöst werden.

Gattung *Heterocricetodon* SCHAUB, 1925

Originaldiagnose: SCHAUB, 1925: 63,

erweiterte Diagnose: VIANEY-LIAUD, 1974: 127,

Typusart: *Heterocricetodon stehlini* SCHAUB, 1925,

weitere Arten: *H. schlosseri* (SCHAUB, 1925),

H. gaimersheimensis FREUDENBERG, 1941,

H. helbingi STEHLIN & SCHAUB, 1951,

H. hausi ENGESSER, 1987.

Einleitung

Die erste Abbildung eines Mandibelbruchstückes mit einem M_2 (von Mouillac, Tarn et Garonne, Quercy: 1879 XV 501, früher 1879 XV 169 a, BSP) findet sich bei SCHLOSSER (1884: Tafel II, Abb. 15, 22; seitenverkehrt). Er beschränkte sich auf die Bestimmung als *Cricetodon* sp. bzw. n.sp. und erwähnte das Stück im Text nur in einem Nebensatz (1884: 86).

SCHAUB (1925) stellte die Gattung *Heterocricetodon* mit der Typusart *Heterocricetodon stehlini* auf (von Bach, Quercy: Maxillarbruchstück mit M^{1-3} , Q. P. 626, NMBS). Unterkieferzähne derselben Gattung wurden von SCHAUB in dieser Veröffentlichung (1925) zunächst als ?*Cricetodon schlosseri* n.sp. bestimmt (Holotyp: Mandibel mit M_{1-3} ; Q. T. 982, eine Mandibel mit M_2 ; Q. T. 983, NMBS). Als Fundort ist lediglich „Phosphorite des Quercy“ (SCHAUB 1925: 62) bekannt.

Eine erste Meldung von *Heterocricetodon* n.sp. aus Gaimersheim stammte von DEHM (1937: 352). Einige Unterschiede zu *Heterocricetodon schlosseri* wurden herausgestellt, Abbildungen jedoch zunächst noch nicht gegeben. FREUDENBERG (1941) signalisierte dann an die 30 Kieferfragmente und „zahlreiche Einzelzähne“ aus Gaimersheim. Er stellte die neue Art *Heterocricetodon gaimersheimensis* auf (Holotyp: BSP 1939 XI 4, Mandibelfragment mit M_{1-3}) und beschrieb das Material etwas ausführlicher.

STEHLIN & SCHAUB (1951) machten *Heterocricetodon helbingi* von Wolfwil-Kennisbännli (Holotyp: M_{1-3} , U. M. 6722/6822, NMBS) und von Mümliswil (Solothen, Maxillarfragment mit M^{1-3} , Mü. 7, NMBS) bekannt.

Im Rahmen der Bearbeitung von Burgmagerbein (1) meldete SCHALK (1957) drei M_{inf} (BSP 1954 XII 408–410) und zwei M^{sup} (BSP 1954 XII 411, ?). Hierbei handelte es sich um zwei M_2

(408, 409), einen M_3 (410) und einen M^1 (411). Der zweite von SCHALK signalisierte M^1 (BSP 1954 XII ?) liegt derzeit nicht vor.

Heißig (1970: 347) erwähnte fünf Zähne von *Heterocricetodon* sp. aus Burgmagerbein 2.

Aus Sarèle beschrieb VIANEY-LIAUD (1972) von *Heterocricetodon* aff. *helbingi* je einen M^1 (SAR 100, LPVM) und M^3 (SAR 110, LPVM), aus Pech du Fraysse zwei M^1 (PFR 4801, 4802, LPVM). VIANEY-LIAUD (1974) nahm auch Stellung zur Mandibular- und Maxillaranatomie von *Heterocricetodon*. Dazu untersuchte sie die Typus-Mandibel von *Heterocricetodon schlosseri* (Q. T. 982, NMBS) und zwei Maxillarfragmente von *Heterocricetodon helbingi* aus Pech Desse, eins von diesen wurde abgebildet (PDS 1, LPVM).

Aus der Schweiz wurde von ENGESSER (1987) die neue Art *Heterocricetodon hausi* (Holotyp: M^2 , Bum. 5, NMBS) bekannt gemacht. Aus Bumbach 1, Rechauvent und Mümliswil-Hardberg lagen ihm 25 Einzelzähne und 14 Zahnfragmente vor. Weiterhin meldete er das Vorkommen von *Heterocricetodon schlosseri* von einigen neueren Schweizer Fundstellen (1987: 992).

DAAMS, FREUDENTHAL, LACOMBA & ALVAREZ (1989) signalisierten die neue Art *Heterocricetodon landroveri* (Holotyp: M^1 , PAJ 583, MCNM) mit 20 bis 30 Zähnen pro Zahnposition (DAAMS et al., 1989: 42) von der spanischen Fundstelle Pareja (Loranca Becken, Provinz von Guadalajara). Gleichzeitig schlugen sie vor, die Art *incertus* zur Gattung *Heterocricetodon* zu stellen (siehe hierzu auch S. 60).

Aus der Spaltenfüllung Gaimersheim liegt neues (Grabung 1949–1953), weitaus umfangreicheres *Heterocricetodon*-Material vor als von allen bisher bekannten Fundstellen. Dieses zum Teil sehr gut erhaltene Material gestattet erstmals die ausführliche Beschreibung und Darstellung der morphologischen Variabilität. Das Vorhandensein eines nahezu vollständigen Schädels mit beiden Unterkieferästen und fast unbeschädigten Zähnen fordert deren detaillierte Untersuchung und Beschreibung. Einige neue phylogenetische Aspekte liefert der Vergleich mit Schädeln der Gattungen *Pseudocricetodon* und *Eucricetodon*, zum Rezentvergleich wird zusätzlich *Crice-tus* herangezogen.

***Heterocricetodon gaimersheimensis* FREUDENBERG, 1941**

(Abb. 28a, d, 29, 32–38, 43–48, Taf. I a, II a–d, III a–f)

Synonymie:

- 1937: *Heterocricetodon* n.sp. – DEHM: S. 352,
- v – 1941: *Heterocricetodon gaimersheimensis* – FREUDENBERG: S. 105–107, Abb. 4 und 5; Taf. XII, Abb. 3–5,
- v – 1957: *Heterocricetodon gaimersheimensis* – SCHALK: S. 88f., Abb. 45 und 46, Taf. I: Abb. 17 und 18,
- 1972: *Heterocricetodon* aff. *helbingi* – VIANEY-LIAUD: S. 32 und Abb. 11: b–d.

Holotypus: rechtes Mandibel-Fragment mit M_{1-3} , BSP 1939 XI 4,

Typlokalität: Gaimersheim,

Originalbeschreibung des Holotypus: FREUDENBERG, 1941: 105.

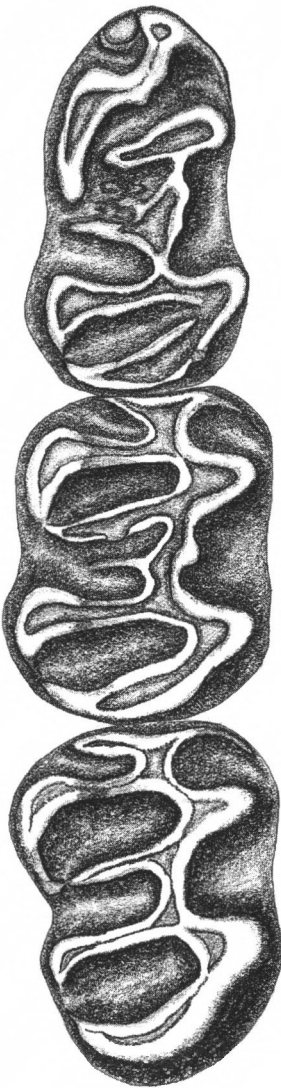
Neubeschreibung des Holotypes (1939 XI 4):

Die stark abgekauten Molaren (M_{1-3} , siehe Abb. 29) zeichnen sich durch markant ausgebildete Grate aus, die Hügel gehen zum Teil fließend in die Grate über. Hügel und Grate besitzen steile Flanken.

M_1 . Zahn lang gestreckt. Anteroconid mit caudalem Sporn, der sich mit dem transversal orientierten, vom Metaconid aus nur angedeuteten Metalophulid I vereinigt. Metalophulid II gerade gestreckt, ganz leicht aus der Transversalen diagonal gedreht, keine Verbindung zur

		M ₁	M ₂	M ₃	M ¹	M ²	M ³
L	n	35	50	43	18	22	21
	min.	2,35	2,10	2,05	2,51	1,96	1,62
	mittl.	2,60 ⁺ /-0,024	2,28 ⁺ /-0,015	2,37 ⁺ /-0,023	2,69 ⁺ /-0,031	2,06 ⁺ /-0,015	1,92 ⁺ /-0,030
	max.	2,94	2,54	2,64	2,92	2,18	2,10
	S	0,144 ⁺ /-0,017	0,106 ⁺ /-0,011	0,148 ⁺ /-0,016	0,129 ⁺ /-0,022	0,069 ⁺ /-0,010	0,139 ⁺ /-0,021
	V	5,54 ⁺ /-0,662	4,67 ⁺ /-0,467	6,26 ⁺ /-0,675	4,81 ⁺ /-0,801	3,34 ⁺ /-0,503	7,25 ⁺ /-1,118
B	n	M ₁	M ₂	M ₃	M ¹	M ²	M ³
	min.	41	48	43	21	23	22
	mittl.	1,37	1,58	1,60	1,66	1,75	1,69
	max.	1,49 ⁺ /-0,010	1,74 ⁺ /-0,011	1,75 ⁺ /-0,012	1,76 ⁺ /-0,012	1,88 ⁺ /-0,016	1,85 ⁺ /-0,023
	S	1,66	1,95	1,90	1,88	2,06	2,04
	V	0,062 ⁺ /-0,007	0,076 ⁺ /-0,008	0,079 ⁺ /-0,008	0,056 ⁺ /-0,009	0,079 ⁺ /-0,012	0,108 ⁺ /-0,016

Tabelle 4: Statistische Werte der Backenzähne von *Heterocrisetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim.

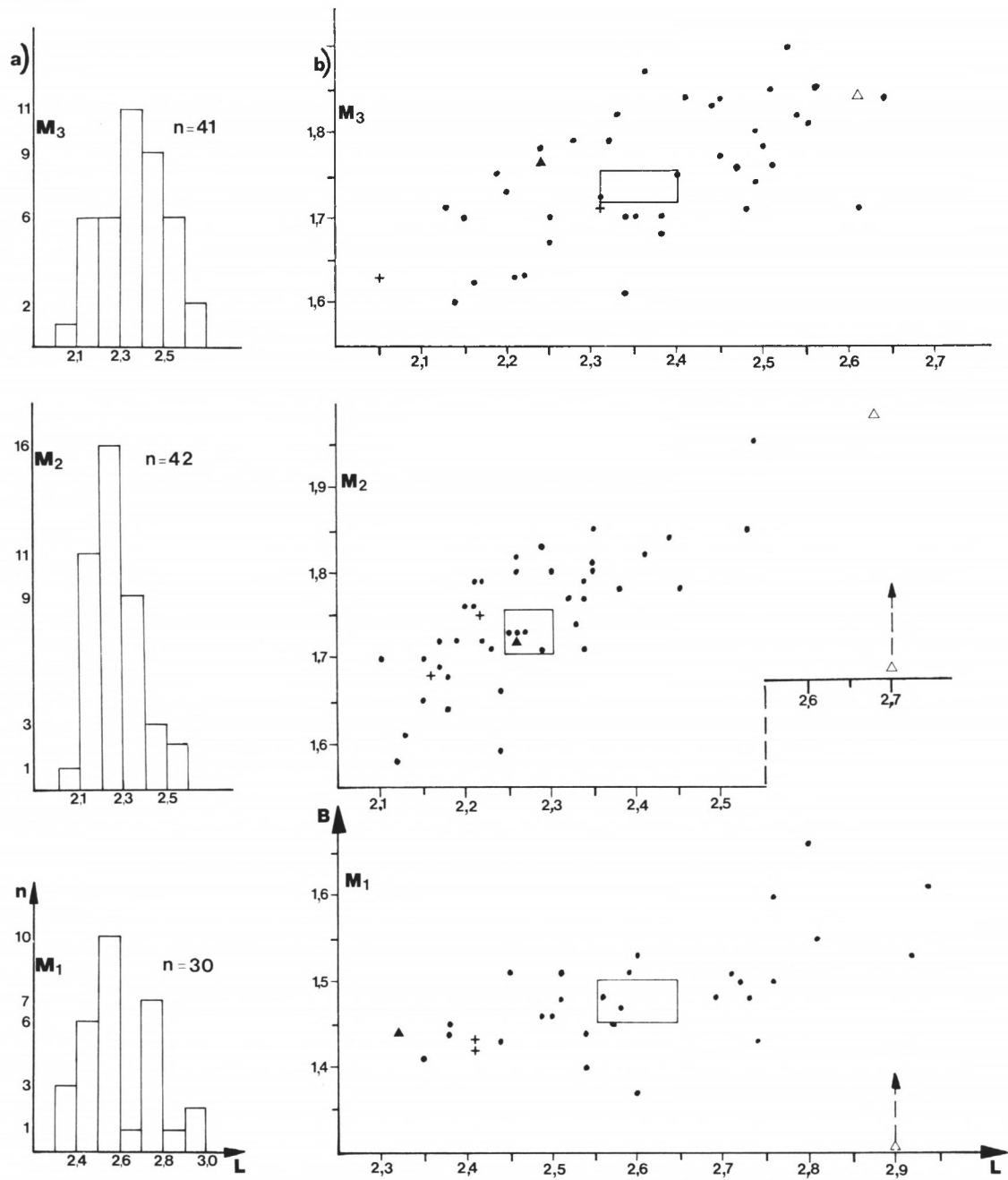


caudalen Verlängerung des Metaconid. Zweigeteiltes Mesolophid, hinterer Ast reicht fast bis zum Lingualrand. Caudale Verlängerung des Metaconid entlang des lingualen Zahnrandes, endet vor hinterem Mesolophidsporn. Kein „Hypoconid-Hinterarm“, Posterolophid endet kurz vor Entoconid. Alle erhabenen Elemente des Occlusalmusters etwa auf gleichem Niveau.

M₂. Grundriß subrectangular. Linguales Anterolophid nur sehr kurz, Metalophulid I deutlich ausgebildet. Metalophulid II lang gestreckt, gerade, schwach diagonal; fast bis Lingualrand und fast vereinigt mit caudaler Metaconid-Verlängerung (diese kürzer als bei M₁). Transversales, geradegestrecktes Mesolophid, endet weit vor Lingualrand, mit schwach angedeutetem, Ectomesolophid. Kein „Hypoconid-Hinterarm“, Posterolophid erreicht fast Entoconid. Metaconid und Entoconid etwas erhaben über die anderen Occlusalelemente.

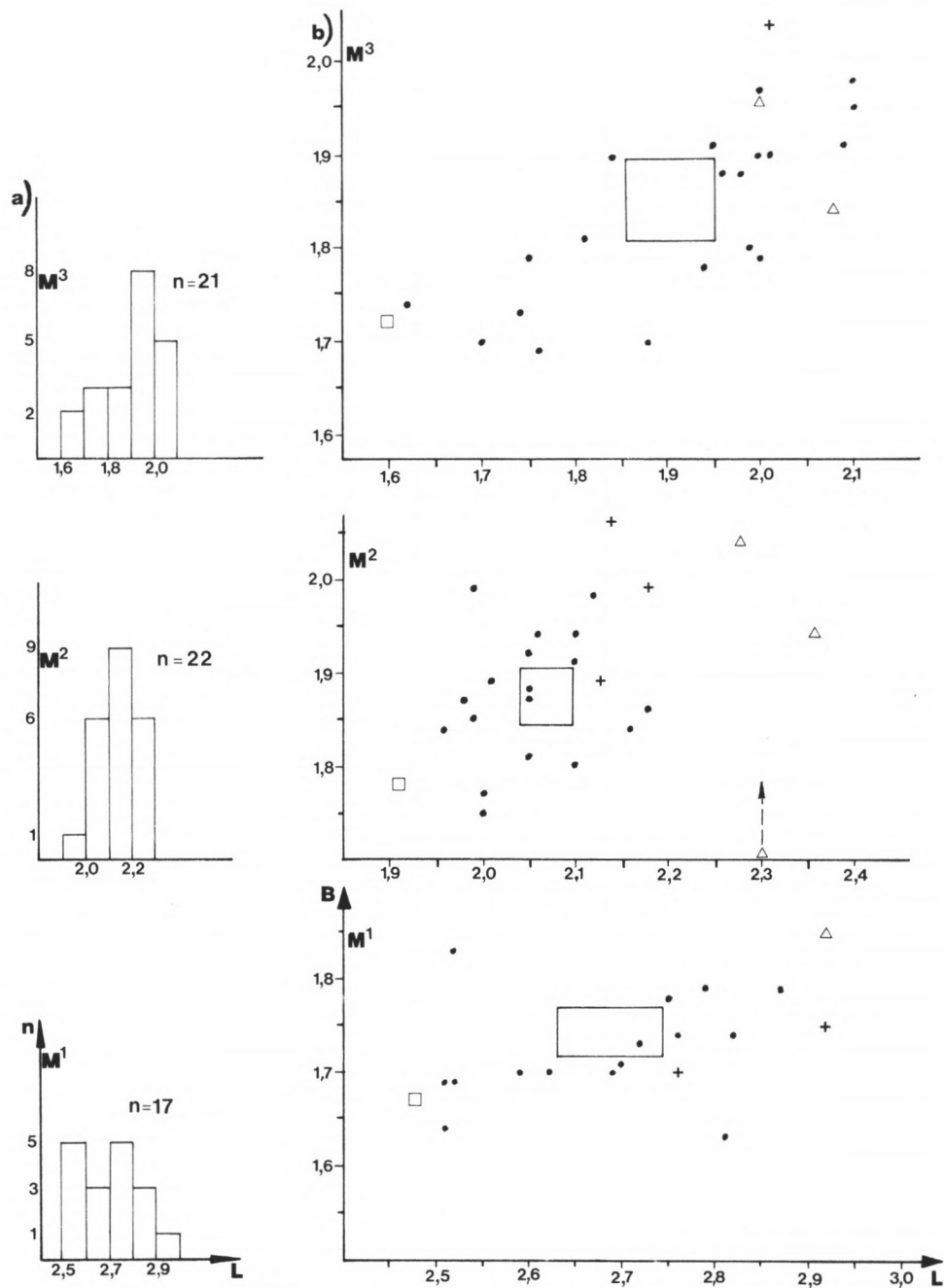
M₃. Caudal stark verlängert. Morphologisch ähnlich wie M₂, Unterschiede vor allem in diesen Bereichen: linguales und labiales Anterolophid, Metalophulid II etwas schwächer und kürzer, kein Mesolophid, kein Ectomesolophid angedeutet, nur das Metaconid etwas erhaben.

Abb. 29: *Heterocrisetodon gaimersheimensis*, Holotypus (BSP 1939 XI 4, Mand. mit M₁₋₃, ca. 20-fach).



Heterocricetodon gaimersheimensis + = 1939 XI, • = 1952 II;
▲ = *Heterocricetodon schlosseri*, △ = *Heterocricetodon helbingi*;
□ = Vertrauensrechtecke der Mittelwerte 95% (*Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim)

Abb. 30: Darstellung der Längen- und Breitenwerte der M_{inf} von *Heterocricetodon*:
a = Histogramme der Längenwerte, b = Punktediagramme (Länge und Breite).



Heterocricetodon gaimersheimensis + = 1939 XI, • = 1952 II;

□ = *Heterocricetodon stehlini*,

△ = *Heterocricetodon helbingi*;

□ = Vertrauensrechtecke der Mittelwerte 95% (*Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim)

Abb. 31: Darstellung der Längen- und Breitenwerte der M^{sup} von *Heterocricetodon*: a = Histogramme der Längenwerte, b = Punktediagramme (Länge und Breite).

Zahnbeschreibungen und Variabilität: *H. gaimersheimensis* aus Gaimersheim
Mandibularbezahnung (siehe Abb. 32–35)

M₁. Elongierter Grundriß kennzeichnend: relativ langes Ectolophid mit einfachem bis dreigeteiltem Mesolophid; Anteroconid mit caudaler Anbindung, diese in ihrer Ausbildung sehr variabel. Markantes Kennzeichen des M₁: Metaconid mit caudalem Verlängerungsgrat, in caudaler Richtung sich verjüngend und etwa auf Höhe des Mesolophid endend. Hypoconid nie mit „Hinterarm“.

Caudale Anbindung des Anteroconid sehr unterschiedlich: einfache Ausbildung dieses caudalen Grates, zentral aus Anteroconid (z. B. 4124) oder leicht labial versetzt (z. B. 4136). Doppelte Ausbildung: caudal-lingual aus Anteroconid in Metaconid und caudal-zentral bis caudal-labial aus Anteroconid in Protoconid (nur einmal: 4133), beide Grate mit kurzem, transversalem Sporn. Ein in das labiale Anterolophid integriertes Protostylid bei zwei Zähnen ausgebildet (z. B. 4128).

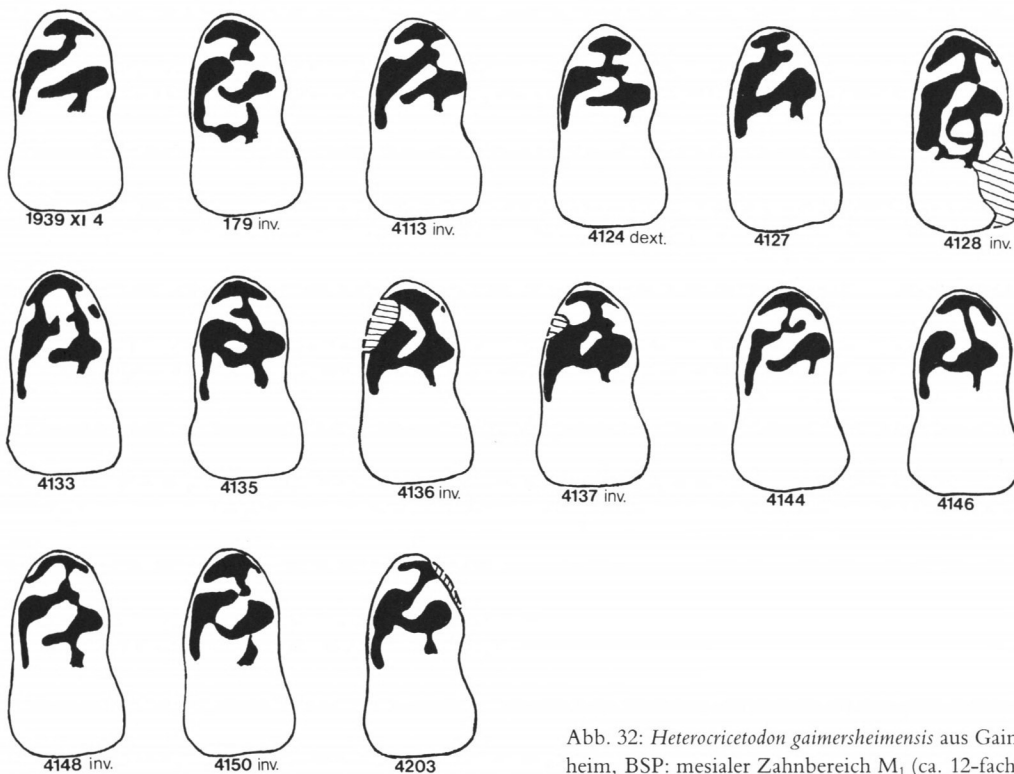


Abb. 32: *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim, BSP: mesialer Zahnbereich M₁ (ca. 12-fach).

Protoconid meist nicht an das Metaconid angebunden durch Metalophulid I, (drei Ausnahmen, z. B. 4135). Metalophulid II transversal bis diagonal in caudal-lingualer Richtung: bei nahezu geradliniger Ausbildung (z. B. 1939 XI 4, 4113, 4148) bei 17 Zähnen nicht an Metaconid, bei gebogener Ausbildung (z. B. 179) viermal nicht an Metaconid. Bei nahezu geradliniger Ausbildung des Metalophulid II (z. B. 4127) dagegen fünfmal in Metaconid inserierend, bei gebogenem Verlauf (z. B. 4146, 4150, 4203) 17 mal an Metaconid. Eine Ausnahme (4128): Metalophulid II vor Erreichen des Metaconid caudal umgebogen und mit dem vorderen Mesolophid-Sporn verbunden.

Orientierung des Metalophulid I vom Metaconid aus transversal bis diagonal nach vorn. Bildet oft (16 mal) am Berührungspunkt mit dem caudalen Anteroconidgrat, etwa auf der Hälfte

zwischen Anteroconid und Metaconid, ein kleines Hügelchen in der Zahnmitte (z. B. 4137, 4144), dieses Hügelchen häufig mit kleinem labialem Sporn. Bei 18 Zähnen Metalophulid I bis zum Protoconid vervollständigt (z. B. 4124, 4137, schwach bei 4128). Die Anbindung des Metalophulid I an das zentrale Hügelchen aus dem caudalen Grat vom Anteroconid bei 179 nur ganz schwach über den Zahngrund erhaben.

Viermal Protoconid mit Anteroconid (kein Grat vom Metaconid) verbunden, davon bei einem Zahn (4135) etwa in der Mitte ein kleiner lingualer Sporn.

Im Bereich des Ectolophid meist ein deutliches (z. B. 4151), selten ein schwaches Mesoconid ausgebildet. Nur drei Zähne mit einfachem Mesolophid (z. B. 4114, 4152), das doppelte Mesolophid bei weitem am häufigsten (z. B. 1939 XI 18), selten (z. B. 52, 4126) mit gespaltenem vorderem Grätchen.

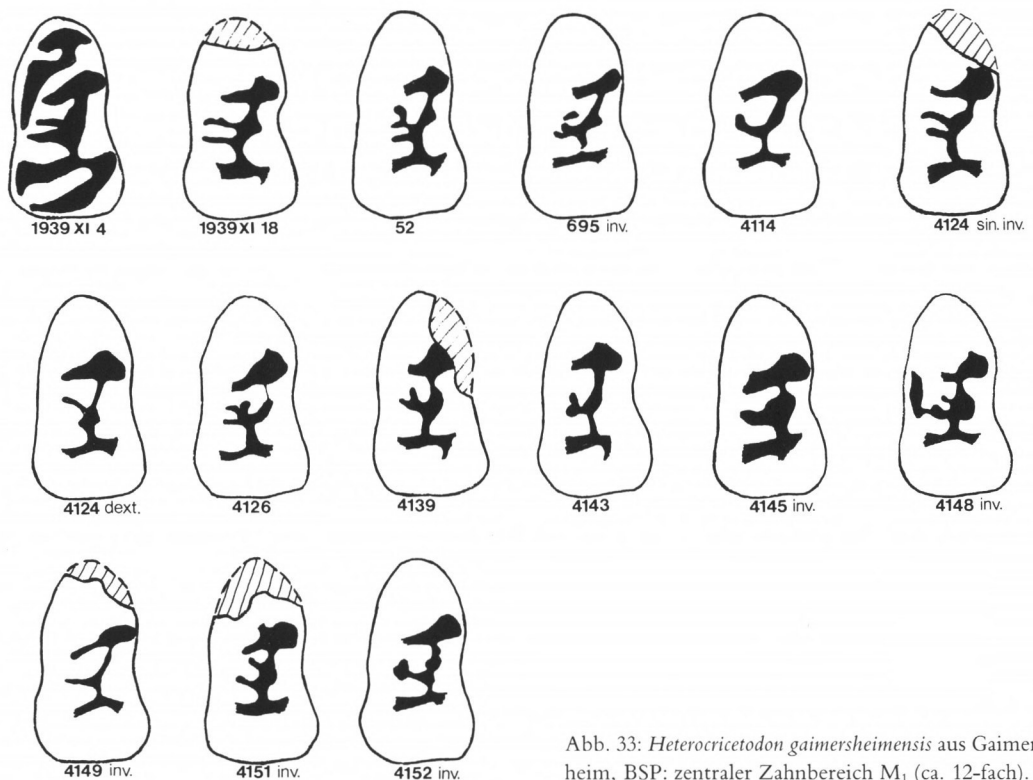


Abb. 33: *Heterocrisetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim, BSP: zentraler Zahnbereich M_1 (ca. 12-fach).

Diese Merkmale des mittleren Zahnbereiches mit sehr vielen Variationen und Übergängen, eine statistische Auswertung daher kaum möglich und sinnvoll.

Das Ectolophid mit dem Mesolophid schlank und zierlich (z. B. 4143, 4149), manchmal breit und kräftig (z. B. 1939 XI 4, 4145), dies jedoch subjektiv und abhängig vom Abkauungsgrat. Anbindungspunkt des Ectolophid in der Mitte des Protoconid (z. B. 4126, 4139) oder leicht labial versetzt (52, 365, 4114). Hypolophid immer kräftig, einfach und transversal bis schwach diagonal (mesial-labial).

M₂. Querschnitt subrectangular mit zum Teil etwas größerer Breite im caudalen Bereich. Metalophulid I in etwa transversal ausgebildet. Metalophulid II transversal bis schwach diagonal ausgerichtet (z. B. 4135). Metalophulid II lingual frei bei 21 Zähnen (z. B. 4161, 4163), 33 mal mit dem caudalen Verlängerungsgrat des Metaconid verbunden (z. B. 1939 XI 4, 4155). Eine Annäherung vom Metalophulid II an das Mesolophid bei vier Zähnen angedeutet. Bei zwei

Zähnen Metalophulid II lingual frei und dem Mesolophid-Ende angenähert (z. B. 4135). Der Rest der Zähne im Bereich des Metalophulid II und der caudalen Metaconid-Verlängerung stark abgekauft.

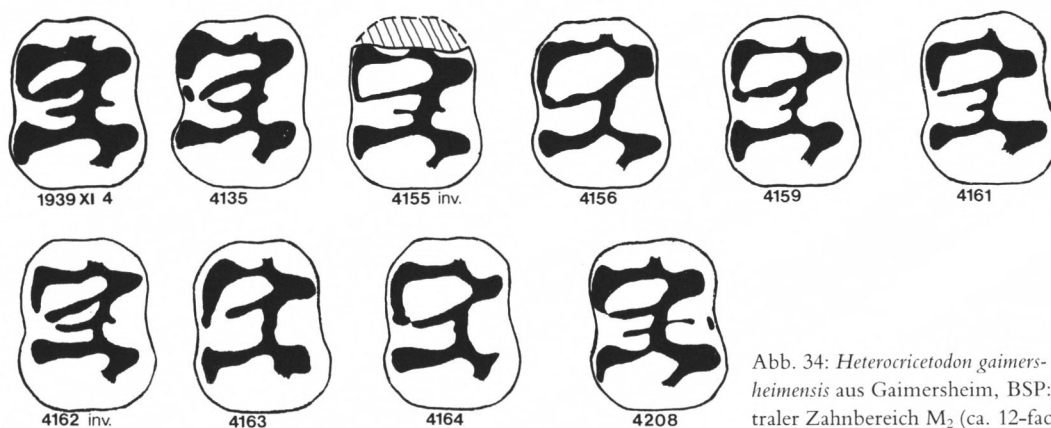


Abb. 34: *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim, BSP: zentraler Zahnbereich M₂ (ca. 12-fach).

Größte Variabilität im mittleren Zahnbereich. Ein Mesolophid bei 46 Zähnen ausgebildet, davon 39 mal dünn und kurz (z. B. 4159), siebenmal länger und kräftig (z. B. 1939 XI 4, 4162), zehnmal überhaupt kein Mesolophid ausgebildet (z. B. 4156, 4164). Ein Ectomesolophid bei sechs Zähnen (z. B. 1939 XI 4, 4208). Ein Zahn (4208) mit Ectostylid.

Hypolophid immer kräftig ausgebildet und ungefähr transversal orientiert.

M₃. Im caudalen Bereich deutlich verlängert durch Ausbauchung des Posterolophid, im Bereich Hypoconid-Entoconid meistens schmäler als auf der Höhe von Protoconid-Metaconid. Ein Anteroconid und ein labiales Anterolophid grundsätzlich vorhanden.

Bereich des lingualen Anterolophid variabel: bei der Mehrzahl der Zähne (38 mal) freies linguales Ende (z. B. 4122), einmal mit einem kleinen Hügel; bei drei Zähnen (z. B. 4172, 4175) mit Metaconid verbunden. Bei 4175 eine besondere Erscheinungsform: Metalophulid I unterbrochen, endet unmittelbar vor dem Metaconid. Linguales Anterolophid zweimal kurz und mit breitem Anteroconid (z. B. 4140). Mit dem Metalophulid I verschmolzen zu einem kräftigen,

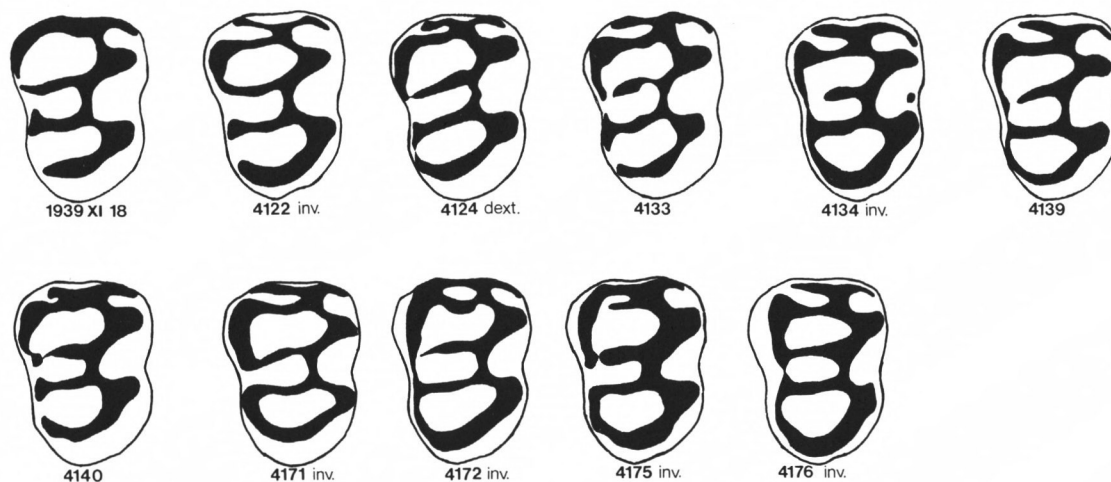


Abb. 35: *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim, BSP: M₃ (ca. 12-fach).

den Zahn mesial begrenzenden Grat bei 1939 XI 18. Das Metaconid hier weniger von diesem kräftigen Grat abgehoben als bei allen anderen Zähnen. Bei 12 Zähnen linguales Ende vom Metalophulid II frei (z. B. 4139, 4172), reicht hierbei entweder bis zum lingualen Zahnrand (z. B. 1939 XI 18), oder endet schon vor diesem (4133). Orientierung des Metalophulid II transversal (z. B. 4176) bis leicht diagonal (z. B. 4124). Lingualer Zahnrand gebildet vom caudalen Verlängerungsgrat des Metaconid, reicht zum Teil bis zum Entoconid. Metalophulid II 29 mal mit dem caudalen Verlängerungsgrat des Metaconid verbunden (z. B. 4171).

Entoconid als schwacher Hügel (wenn überhaupt) am lingualen Ende des transversalen Hypolophid ausgebildet, Entoconid 25 mal caudal verbunden mit Posterolophid (z. B. 4124) und zusätzlich mesial siebenmal mit dem caudalen Verlängerungsgrat vom Metaconid. Somit Ausbildung eines den Zahn lingual begrenzenden Grates (z. B. 4134, 4172).

Ein Metastylid im Berührungspunkt vom caudalen Verlängerungsgrat des Metaconid mit dem Metalophulid II bei zwölf Zähnen (z. B. 4140). Ein meist sehr schwaches Ectostylid bei fünf Zähnen (z. B. 4134) angedeutet.

Maxillarbezahnung (siehe Abb. 36–38)

M¹. Grundriß der Zähne subrectangular mit antero-labial ausgebauchtem Anteroconus-Bereich; hier auch die größte Variabilität. Für den Rest des Occlusalmusters die kräftigen, transversalen bis ganz leicht diagonalen (von antero-extern nach postero-intern) Antiklinalen charakteristisch.

Anteroconus deutlich geteilt bei 5 Zähnen (z. B. 27), bei 11 Zähnen ungeteilt. Erhaltungszustand der übrigen Zähne in diesem Bereich schlecht. Neun Zähne mit einem Parastyl (z. B. 27), ein Protostyl mit Verbindungsgrat dreimal (1939 XI 20, 4121, 4182). Anteroloph nur lingual (dreimal: z. B. 27) oder beidseitig (17 mal: z. B. 4184) ausgebildet.

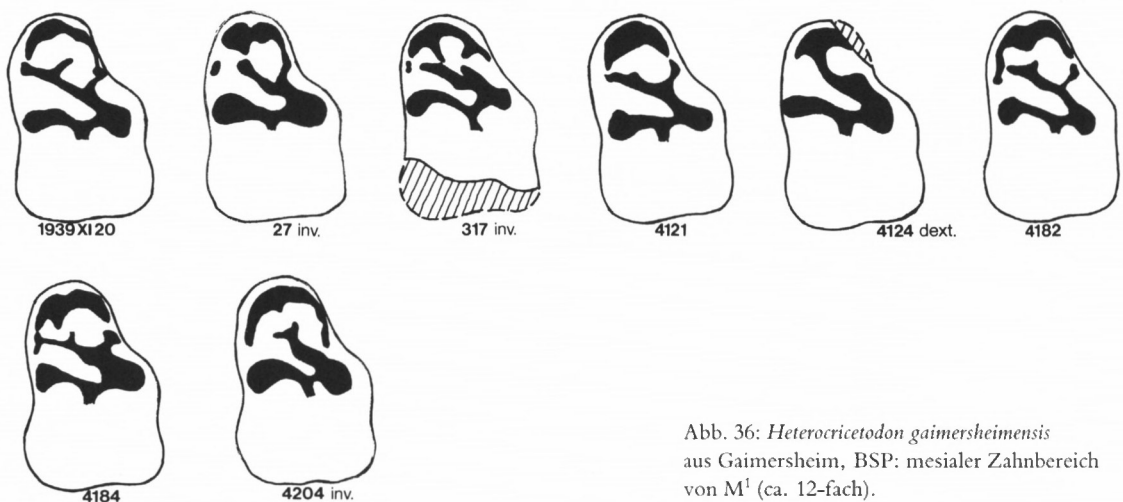


Abb. 36: *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim, BSP: mesialer Zahnbereich von M¹ (ca. 12-fach).

Protolophulus I immer diagonal nach antero-labial gerichtet; dieser in Anteroconus-Nähe ungeteilt bei zehn Zähnen (z. B. 4124), elfmal kurz vor dem Anteroconus geteilt (z. B. 4204); mesiales Ende des Protolophulus I den Anteroconus meist nicht ganz erreichend. Lingualer Anteroloph bildet interne Zahnbegrenzung der Vorderknospe, reicht vom Anteroconus bis kurz vor (z. B. 4204) oder bis in Protolophulus I; meist dicht beim Protoconus.

Protolophulus II aus Paraconus in Richtung Entoloph schwach caudal umgebogen (z. B. 317). Mesoloph transversal aus Mesoconus, meist bis zum labialen Zahnrand reichend. Metaloph ebenfalls weitgehend transversal, entspringt aus Entoloph mesial vom Hypoconus.

Entosinus tief eingeschnitten, öffnet sich nach caudal-lingual. Fast alle Elemente des Occlusal-musters in einer Ebene, etwasw erhaben nur Metaconus, Paraconus und Anteroconus.

M². Umriß subquadratisch bis rectangular. Protoconus-Verbindung mit dem Anteroconus immer über den diagonal antero-extern gerichteten Protolophulus I zum caudalen Verlängerungsgrat des Anteroconus. Protolophulus I endet jedoch labial frei. Immer nur Protolophulus II ausgebildet wie bei M¹; caudal aus diesem entspringt der Entoloph dicht beim Protoconus. Protolophulus I relativ kurz (z. B. 27, 4192) bei 20 Zähnen, lang und gebogen bei drei Zähnen (z. B. 1939 XI 20); kann labialen Anteroloph berühren (4123).

Labialer Anteroloph bildet transversale, mesiale Zahnbegrenzung; bei 2 Ausnahmen mit hügelartiger Verdickung (4124, 1939 XI 20) oder labial etwas verkürzt (4190).

Zahn immer antero-intern begrenzt durch lingualen Anteroloph. Kann relativ kräftig mit kleiner Grube zum Protoconus ausgebildet sein (10 Zähne: z. B. 27, 4190); bei 11 Zähnen nur ganz schwacher, vom Anteroconus abfallender Grat, begrenzt Vorderabhang des Protoconus (z. B. 4124, 4192).

Mesoloph bei 14 Zähnen am labialen Zahnrand (z. B. 4191), bei sieben Zähnen schon vor diesem Zahnrand (z. B. 27) endend. Mesoloph bei 3 Zähnen mit Mesostyl (z. B. 4124) und einmal je mit mesialem und caudalem Sporn (4193).

Metaloph transversal und wie bei M¹ kurz vor Hypoconus in Entoloph mündend.

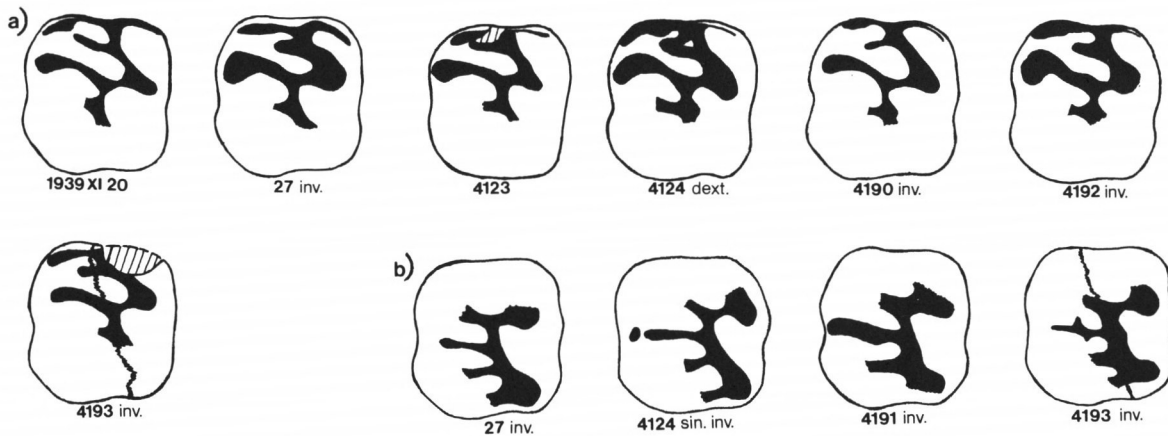


Abb. 37: *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim (BSP), M²: a = mesialer, b = zentraler Zahnbereich (ca. 12-fach).

M³. Ähnlich breit wie der M², insgesamt jedoch kürzer, caudal etwas verjüngt. Zentrale und caudale Bereiche mit größter Variabilität.

Protolophulus I nur bei 5 Zähnen ausgebildet, davon einmal ganz schwach (z. B. 4201), einmal mit Paraconus verbunden. Die anderen Zähne ohne Protolophulus I (z. B. 185).

Anteroconus bei 11 Zähnen als verdickter, gratähnlicher Hügel ausgebildet. Bei vier weiteren Zähnen Anteroconus verbreitert. In Paraconus-Nähe ein kleiner Knick im Protolophulus II möglich, zeigt auf einen caudalen Sporn des labialen Anteroloph (4197). Bei einem Zahn (4199) Paraconus mit caudalem Grat, biegt dann mesial um und inseriert in Protolophulus II.

Lingualer Anteroloph bei 15 Zähnen nur schwach ausgebildet. Bei zehn Zähnen deutlicher Grat (z. B. 1939 XI 6) mit grubenartiger Eintiefung zum Protoconus hin.

Ein deutlicher Metaconus nur bei drei Zähnen, hier separiert und ohne Anbindung an Mesoloph oder Metaloph (z. B. 27). Sechsmal ein sehr schwacher Metaconus, bei diesen Zähnen in einen schwachen, labial orientierten Grat integriert (z. B. 4200). Hypoconus bei wenigen Zähnen als Hügel schwach angedeutet.

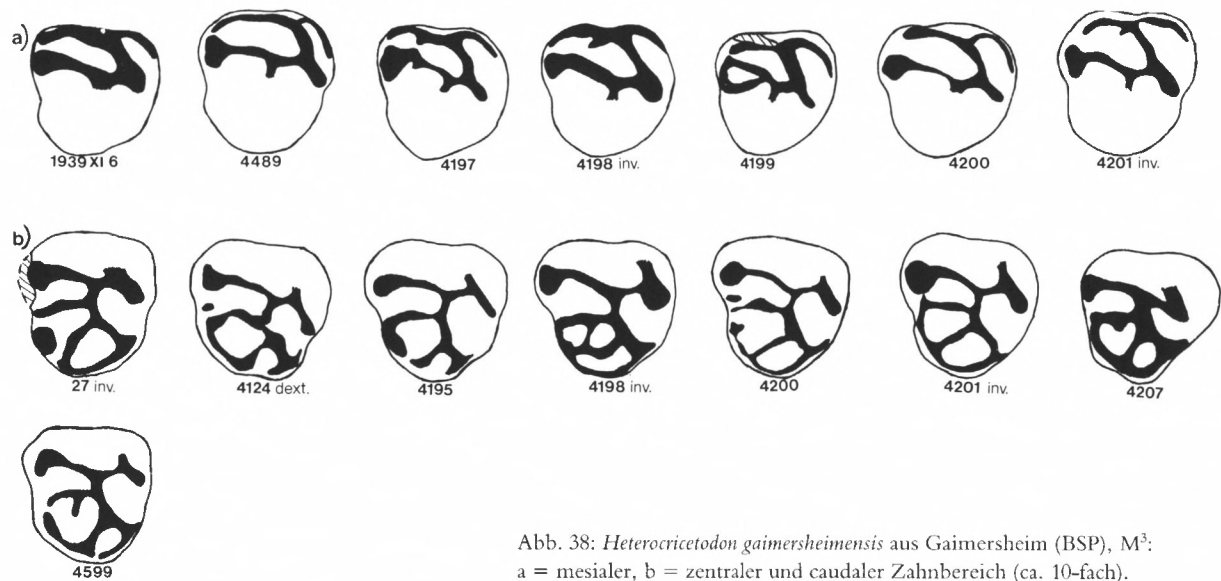


Abb. 38: *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim (BSP), M³:
a = mesialer, b = zentraler und caudaler Zahnbereich (ca. 10-fach).

Ein frei endender Mesoloph (z. B. 27, 4200) bei 6 Zähnen, 20 mal labial mit Metaloph verbunden (z. B. 4124). Zu dieser Verbindung bei einem Zahn ein längs orientierter Grat zwischen Metaloph und Mesoloph (4198). Bei einem weiteren Zahn ein caudaler Sporn aus dem Mesoloph (4599), eine Andeutung eines solchen Spornes bei dem Zahn 4207. Ein Mesostyl bei zehn Zähnen ausgebildet (z. B. 4124, 4200), jedoch zum Teil nur schwach.
Sechzehn Zähne mit vollständigem Posteroloph (z. B. 27, 4201), 7 ohne oder mit unvollständigem Posteroloph (z. B. 4195).

Vergleich mit *Heterocricetodon* von anderen Spaltenfüllungen des süddeutschen Raumes:

Heterocricetodon cf. *gaimersheimensis* aus Treuchtlingen 1

(Abb. 39–40)

		M ₁	M ₂	M ₃	M ¹	M ²	M ³
L	n	3	7	5	8	12	7
	min.	2,16	2,30	2,40	2,50	2,01	1,63
	mittl.	2,46 ⁺ / _{-0,155}	2,38 ⁺ / _{-0,026}	2,51 ⁺ / _{-0,045}	2,75 ⁺ / _{-0,050}	2,12 ⁺ / _{-0,025}	1,94 ⁺ / _{-0,059}
	max.	2,67	2,46	2,66	2,94	2,28	2,14
	S	0,268 ⁺ / _{-0,110}	0,069 ⁺ / _{-0,018}	0,100 ⁺ / _{-0,032}	0,140 ⁺ / _{-0,035}	0,085 ⁺ / _{-0,017}	0,156 ⁺ / _{-0,042}
	V	10,89 ⁺ / _{-4,448}	2,88 ⁺ / _{-0,770}	3,98 ⁺ / _{-1,259}	5,10 ⁺ / _{-1,274}	4,01 ⁺ / _{-0,818}	8,06 ⁺ / _{-2,153}
		M ₁	M ₂	M ₃	M ¹	M ²	M ³
B	n	2	9	4	9	12	7
	min.	1,46	1,59	1,74	1,60	1,74	1,60
	mittl.	1,48 ⁺ / _{-0,015}	1,78 ⁺ / _{-0,037}	1,77 ⁺ / _{-0,015}	1,75 ⁺ / _{-0,029}	1,88 ⁺ / _{-0,025}	1,78 ⁺ / _{-0,047}
	max.	1,49	1,93	1,81	1,89	2,01	1,90
	S	0,021 ⁺ / _{-0,011}	0,111 ⁺ / _{-0,026}	0,029 ⁺ / _{-0,010}	0,086 ⁺ / _{-0,020}	0,088 ⁺ / _{-0,018}	0,124 ⁺ / _{-0,033}
	V	1,44 ⁺ / _{-0,719}	6,24 ⁺ / _{-1,471}	1,66 ⁺ / _{-0,589}	4,90 ⁺ / _{-1,155}	4,68 ⁺ / _{-0,956}	6,97 ⁺ / _{-1,861}

Tabelle 5: Statistische Werte von *Heterocricetodon* cf. *gaimersheimensis* aus Treuchtlingen 1 (1962 XI).

Zahnbeschreibungen und Variabilität

Mandibularbezahnung (siehe Abb. 39: a-c)

M₁. Anteroconid ungeteilt, mit kurzem lingualem und labialen Anterolophid.

Metalophulid I aus Metaconid, geradlinig transversal (z. B. 1962 XI 525) bis leicht diagonal nach antero-extern (z. B. 1962 XI 528) gerichtet; verbunden mit caudalem Anteroconid-Sporn etwa in Zahnmitte (z. B. 1962 XI 525) oder etwas zur Labialseite verschoben (1962 XI 527): hier auch longitudinaler Verbindungsgrat zum Protoconid.

Metalophulid II als kräftiger Grat aus dem Protoconid ausgebildet, geradlinig transversal bis leicht gebogen, Anbindung an Metaconid nur an der Basis des Metalophulid II durchgeführt.

Ectolophid leicht geschwungen, mit einfachem oder doppeltem Mesoconid; Mesolophid mit zwei Spornen; vorderer Mesolophidsporn ungeteilt (z. B. 1962 XI 525) oder geteilt (z. B. 1962 XI 527).

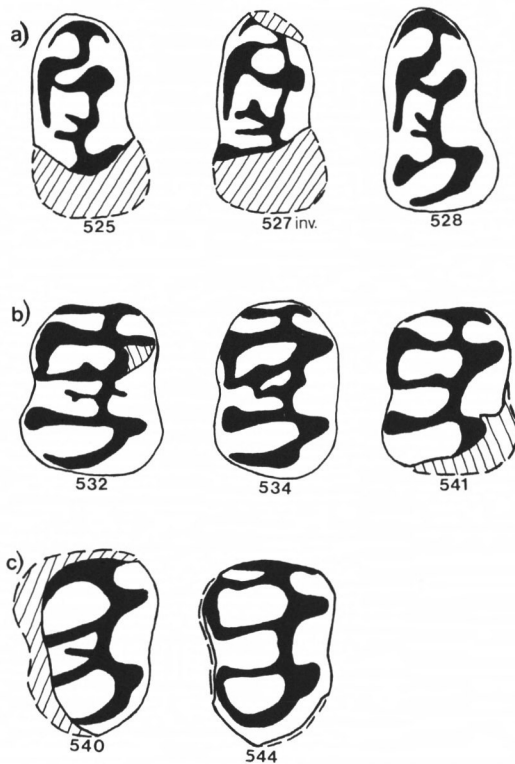
Geringe Variabilität bei dieser Zahnposition im caudalen Zahnbereich.

M₂. Immer deutliche Grube zwischen labialem Anterolophid und Protoconid. Anteroconid nur schwach ausgebildet. Linguales Anterolophid kräftiger als labiales Anterolophid.

Metalophulid II geradlinig transversal (z. B. 1962 XI 541) bis leicht diagonal (z. B. 1962 XI 534), endet frei oder inseriert in caudalen Verlängerungsgrat des Metaconid. Beim Metalophulid II in Protoconid-Nähe kleiner, mesialer Sporn möglich (z. B. 1962 XI 532).

Mesolophid meistens (achtmal) vorhanden; kann dünn und kurz oder kräftig ausgebildet sein. Selten eine Tendenz zum Zusammenfließen mit dem Metalophulid II erkennbar (z. B. 1962 XI 534). 2 Zähne ohne Mesolophid (z. B. 1962 XI 541). Spitze des Mesolophid vereinzelt leicht aufgespalten. Ein Ectomesolophid einmal ausgebildet (1962 XI 532).

Caudaler Zahnbereich wenig variabel.

Abb. 39: *Heterocricetodon* cf. *gaimersheimensis* aus Treuchtlingen 1 (BSP), M_{inf} : a = M_1 , b = M_2 , c = M_3 (ca. 12-fach).

M₃. Hauptquergrate annähernd transversal (z. B. 1962 XI 544) bis leicht diagonal (z. B. 1962 XI 540).

Grundsätzlich linguales und labiales Anterolophid ausgebildet, labial immer mit deutlicher Grube zum Protoconid hin. Anteroconid meist etwas in die Breite gezogen.

Mesolophid zweimal schwach ausgebildet (z. B. 1962 XI 540), zweimal fehlend (z. B. 1962 XI 544). Ein Ectomesolophid einmal angedeutet, hier auch feiner Grat im Posterosinusid erkennbar.

Caudaler Zahnbereich wenig variabel.

Maxillarbezahnung (siehe Abb. 40: a–c)

M¹. Anteroconus geteilt und in die Breite gezogen (z. B. 1962 XI 552) oder ungeteilt. Parastyl und Protostyl meistens deutlich ausgebildet (z. B. 1962 XI 552, 557), selten nur angedeutet. Anteroconus zum Teil mit caudalem Sporn (z. B. 1962 XI 557), dieser Sporn kann aber auch fehlen (z. B. 1962 XI 555).

Lingualer Anteroloph immer ausgebildet (bei 1962 XI 557 relativ dünn ausgebildet), meist mit Protolophulus I in Protoconusnähe verbunden. Labialer Anteroloph manchmal schwach angedeutet, meistens aber fehlend.

Protolophulus I immer diagonal zur Antero-Extern-Seite gerichtet; kann einfach (z. B. 1962 XI 548, 557) oder geteilt (z. B. 1962 XI 555) sein. Kann auf den Labialrand des Zahnes zulaufen, ohne den Anteroconus zu berühren (z. B. 1962 XI 548).

Mesoloph durchgehend zum labialen Zahnrand, bis auf eine Ausnahme (1962 XI 547): hier mit deutlich abgesetztem, gratartig in die Länge gezogenem Mesostyl.

Grate und Hügel im caudalen und zentralen Zahnbereich wenig variabel.

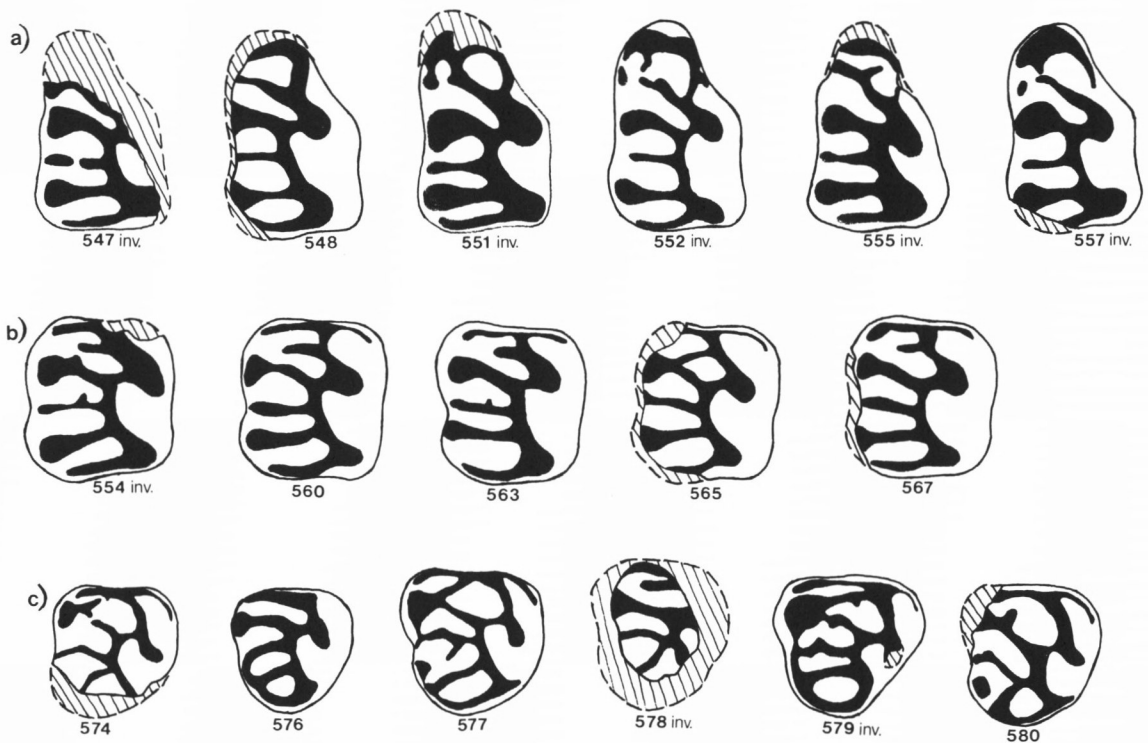


Abb. 40: *Heterocricetodon* cf. *gaimersheimensis* aus Treuchtlingen 1 (BSP), M^{sup}: a = M¹, b = M², c = M³ (ca. 12-fach).

M². Lingualer Anteroloph meistens (zehnmal) nur feiner schwacher Grat, selten kräftig mit Grube zum Protoconus. Labialer Anteroloph kräftig, bildet mesiale Zahnbegrenzung; meist mit Verdickung am labialen Ende.

Protolophulus I grundsätzlich vorhanden, meist deutlich und kräftig, aus Protoconus diagonal nach antero-extern gerichtet, vor Anteroconus jedoch transversal umbiegend. Kann hier nur kurzer Sporn sein (z. B. 1962 XI 567) oder in Paraconus münden und vollständigen Protolophulus I ausbilden (z. B. 1962 XI 565). Verbindung zwischen Protolophulus I und Anteroconus durch caudalen Anteroconussporn.

Mesoloph immer durchgehend bis zum labialen Zahnrand ausgebildet, kann nahezu geradlinig oder leicht geschwungen sein; Mesoloph bei 2 Zähnen mit feinem mesialen Sporn (1962 XI 554, 563); am labialen Ende des Mesoloph leichte Verdickung möglich (z. B. 1962 XI 560), jedoch kein deutlich separiertes Mesostyl.

Auch bei dieser Zahnposition Grate und Hügel im caudalen und zentralen Zahnbereich wenig variabel.

M³. Die Zähne dieser Zahnposition mit der größten Variabilität der oberen Molaren.

Anteroconus vereinzelt ausgebildet, dann nur schwach und fast nicht mehr als Hügel zu bezeichnen. Lingualer Anteroloph meist nur als schwacher Grat, einmal als deutlicher Grat mit Grube zum Protoconus ausgebildet. 2 Zähne ohne lingualen Anteroloph (z. B. 1962 XI 576).

Zum Teil mit vollständigem Protolophulus I (z. B. 1962 XI 577, 579), Verbindung zum Paraconus jedoch aus dem Anteroconus. Protolophulus I kann zum Teil auch unterbrochen sein (z. B. 1962 XI 574; hier Protolophulus II ebenfalls kurz unterbrochen); weiterhin ein vom Paraconus aus angedeuteter Grat möglich (1962 XI 580).

Metaconus vereinzelt vorhanden, bei einem Zahn freistehend ohne Anbindung an Metaloph oder Mesoloph (1962 XI 580).

Beim Mesoloph mesialer oder caudaler Sporn möglich. Entspringungspunkt des Mesoloph aus dem Entoloph variabel, meist zwischen Metaloph und Protolophulus II (z. B. 1962 XI 576, 577, 579). Bei 3 Zähnen entspringen Mesoloph und Metaloph gemeinsam (1962 XI 574, 578, 580). Mesoloph transversal oder leicht mesial, Metaloph stärker caudal orientiert.

Unterschiede zu *Heterocricetodon* aus Gaimersheim:

M₁ – etwas kürzer

– bemerkenswerte Unterschiede in der Morphologie bestehen nicht,

M₂ – kein Ectostylid

– Mesolophid zum Teil an der Spitze gespalten

– Mesolophid mit Tendenz zum Inserieren in Metalophulid II (Treuchtlingen 1: 2 von 10 Zähnen, Gaimersheim: 3 von 52 Zähnen),

M₃ – Mesolophid zum Teil vorhanden,

M¹ – bemerkenswerte Unterschiede bestehen nicht,

M² – kein Mesostyl

– Mesoloph immer bis zum labialen Zahnrand reichend

– mesialer Sporn am Mesoloph möglich

– Protolophulus I meist kräftiger, länger; kann auf den Paraconus zeigen und so einen Protolophulus I bilden neben dem immer vorhandenen Protolophulus II,

M³ – etwas schmaler

– kein Mesostyl ausgebildet

– Mesoloph kann gemeinsam mit Metaloph aus Entoloph entspringen

– Protolophulus II kann unterbrochen sein

- Protolophulus I zum Teil ausgebildet oder angedeutet mit Graten aus Paraconus (Grat auch aus Anteroconus möglich)
- lingualer Anteroloph kann fehlen.

***Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Ehrenstein 7**

(Abb. 41–42)

		M ₁	M ₂	M ₃	M ¹	M ²	M ³
L	n	8	14	14	6	10	13
	min.	2,59	2,14	2,38	2,73	2,00	1,80
	mittl.	2,76 ⁺ / _{-0,034}	2,36 ⁺ / _{-0,024}	2,50 ⁺ / _{-0,028}	2,83 ⁺ / _{-0,021}	2,14 ⁺ / _{-0,023}	1,99 ⁺ / _{-0,032}
	max.	2,86	2,49	2,70	2,88	2,28	2,19
	S	0,095 ⁺ / _{-0,024}	0,091 ⁺ / _{-0,017}	0,106 ⁺ / _{-0,020}	0,052 ⁺ / _{-0,015}	0,073 ⁺ / _{-0,016}	0,115 ⁺ / _{-0,023}
	V	3,43 ⁺ / _{-0,858}	3,87 ⁺ / _{-0,731}	4,23 ⁺ / _{-0,800}	2,86 ⁺ / _{-0,825}	3,43 ⁺ / _{-0,767}	5,78 ⁺ / _{-1,133}
		M ₁	M ₂	M ₃	M ¹	M ²	M ³
B	n	8	12	16	8	11	15
	min.	1,45	1,64	1,60	1,69	1,80	1,64
	mittl.	1,55 ⁺ / _{-0,031}	1,80 ⁺ / _{-0,027}	1,77 ⁺ / _{-0,018}	1,83 ⁺ / _{-0,033}	1,94 ⁺ / _{-0,022}	1,89 ⁺ / _{-0,029}
	max.	1,72	1,97	1,85	1,99	2,05	2,06
	S	0,087 ⁺ / _{-0,022}	0,093 ⁺ / _{-0,019}	0,070 ⁺ / _{-0,012}	0,093 ⁺ / _{-0,023}	0,072 ⁺ / _{-0,015}	0,113 ⁺ / _{-0,021}
	V	5,58 ⁺ / _{-1,400}	5,14 ⁺ / _{-1,049}	3,95 ⁺ / _{-0,700}	5,11 ⁺ / _{-1,277}	3,74 ⁺ / _{-0,796}	5,97 ⁺ / _{-1,089}

Tabelle 6: Statistische Werte von *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Ehrenstein 7 (1983 XVIII).

Zahnbeschreibungen und Variabilität

Mandibularbezahnung (siehe Abb. 41 a–c)

M₁. Anteroconid einfach, mit lingualem und labialem Anterolophid.

Caudaler Anteroconidgrat kann in Protoconid münden (z. B. 1983 XVII 374, 378) oder in Metaconid (z. B. 1983 XVII 373: hier Protoconid mit kleinem mesialen Sporn).

Metalophulid II meist annähernd transversale Verlängerung des Protoconid (zum Teil leicht gebogen), an Metaconid anknüpfend; Metalophulid I im eigentlichen Sinn nicht ausgebildet.

Ectolophid nahezu geradlinig bis leicht geschwungen (z. B. 1983 XVII 374, 377). Mesoconid einfach oder zweigeteilt. Mesolophid einfach (z. B. 1983 XVII 377: linguale Spitze geteilt), mit zwei Spornen: beide Sporne ungeteilt (z. B. 1983 XVII 373) oder einer von beiden geteilt (z. B. 1983 XVII 374); vorderer Mesolophidsporn kann anknüpfen an verkürztes Metalophulid II (1983 XVII 378). Vereinzelt ein Ectostylid ausgebildet.

Caudaler Zahnbereich nur wenig variabel.

M₂. Hauptgrate transversal (z. B. 1983 XVII 382) bis schwach diagonal (z. B. 1983 XVII 389).

Anteroconid schwach ausgebildet. Labiales Anterolophid mit deutlicher Grube zum Protoconid. Linguales Anterolophid kräftiger und länger als labiales Anterolophid.

Am Metalophulid I selten ein kleiner, caudaler Sporn ausgebildet (z. B. 1983 XVII 394). Metalophulid II meist lang, an caudale Metaconidverlängerung angebunden, selten kurz (z. B. 1983 XVII 394).

Mesolophid überwiegend vorhanden, nie bis zum lingualen Zahnrand reichend, meist halb-lang, selten kurz oder fehlend (z. B. 1983 XVII 391), ebenfalls selten ein kurzes Ectomesolophid (z. B. 1983 XVII 382), sowie ein Ectostylid (z. B. 1983 XVII 391).

Caudaler Zahnbereich kaum variabel.

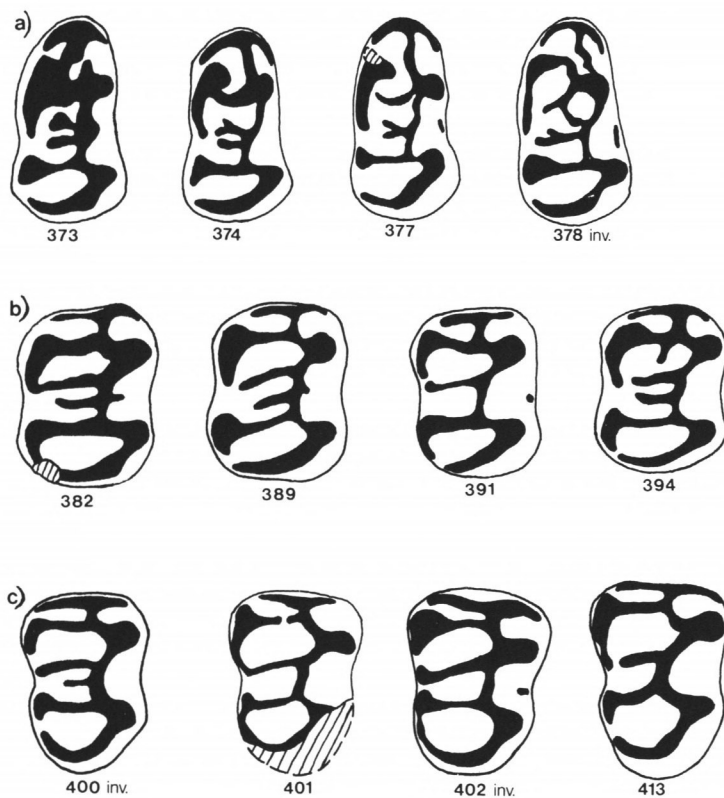


Abb. 41: *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Ehrenstein 7 (BSP), M_{inf} : a = M_1 , b = M_2 , c = M_3 (ca. 12-fach).

M_3 . Insgesamt weniger variabel als die anderen unteren Molaren.

Hauptgrate nahezu transversal (z. B. 1983 XVII 400) bis leicht diagonal (z. B. 1983 XVII 413) ausgerichtet; auch beides gemischt möglich (z. B. 1983 XVII 402). Anteroconid schwach angelegter Hügel. Labiales Anterolophid mit deutlicher Grube zum Protoconid, linguales Anterolophid kräftiger als labiales Anterolophid.

Metalophulid I einmal unterbrochen (1983 XVII 401). Meist kein Mesolophid ausgebildet; falls vorhanden, nur schwach angedeutet (z. B. 1983 XVII 400).

Maxillarbezahnung (siehe Abb. 42 a–c)

M^1 . Anteroconus immer kräftig und mehr oder weniger deutlich zweigeteilt.

Protolophulus I immer diagonal in antero-externer Richtung ausgerichtet. Verschiedene Ausbildungsformen möglich: mesial ungeteilt in labialen Anteroloph inserierend (z. B. 1983 XVII 420) oder frei endend (z. B. 1983 XVII 418), mesial geteilt und frei endend (z. B. 1983 XVII 429) oder in Anteroconus und Protostyl inserierend (z. B. 1983 XVII 428); linguales Anteroloph meist in Protoconusnähe verbunden mit Protolophulus I (z. B. 1983 XVII 428). Protostyl und Parastyl meist ausgebildet.

Mesoloph geradlinig oder leicht geschwungen, bis zum labialen Zahnrand reichend; einmal kurzer caudaler Sporn angedeutet (1983 XVII 427), nie ein Mesostyl abgesetzt. Zweimal kleiner Quersporen aus Entoloph zwischen Protolophulus II und Mesoloph ausgebildet (1983 XVII 424, 425).

Caudaler und zentraler Zahnbereich kaum variabel.

M^2 . Linguales Anteroloph meist nicht sehr kräftig, umrundet Protoconus teilweise, nur zweimal eine Grube zum Protoconus hin ausgebildet. Labiales Anteroloph bildet kräftige mesiale Zahnbegrenzung mit schwacher Verdickung am labialen Ende.

Protolophulus I annähernd transversal orientiert, frei endend und überwiegend kräftig ausgebildet; einmal kurz (1983 XVII 435), einmal sehr lang und fast bis Paraconus reichend (1983 XVII 434), einmal zu einem durchgehenden Protolophulus I ausgebildet (1983 XVII 432).

Mesoloph geradlinig bis leicht geschwungen; einmal mit kleinem mesialem Sporn (1983 XVII 432), zweimal nicht ganz bis zum labialen Zahnrand reichend (1983 XVII 434, 435); niemals ein Mesostyl und nur einmal ein Entostyl ausgebildet (1983 XVII 430).

Caudal und zentral wenig variabel.

M³. Zähne dieser Zahnposition mit größter Variabilität der oberen Molaren.

Anteroconus meist nur ein sehr schwacher, in die Breite gezogener Hügel. Lingualer Anteroloph meist nur schwacher Grat, der den Protoconus anterolingual teilweise umläuft. Grube zwischen Protoconus und lingualem Anteroloph nur vereinzelt und schwach angedeutet, einmal kein lingualer Anteroloph.

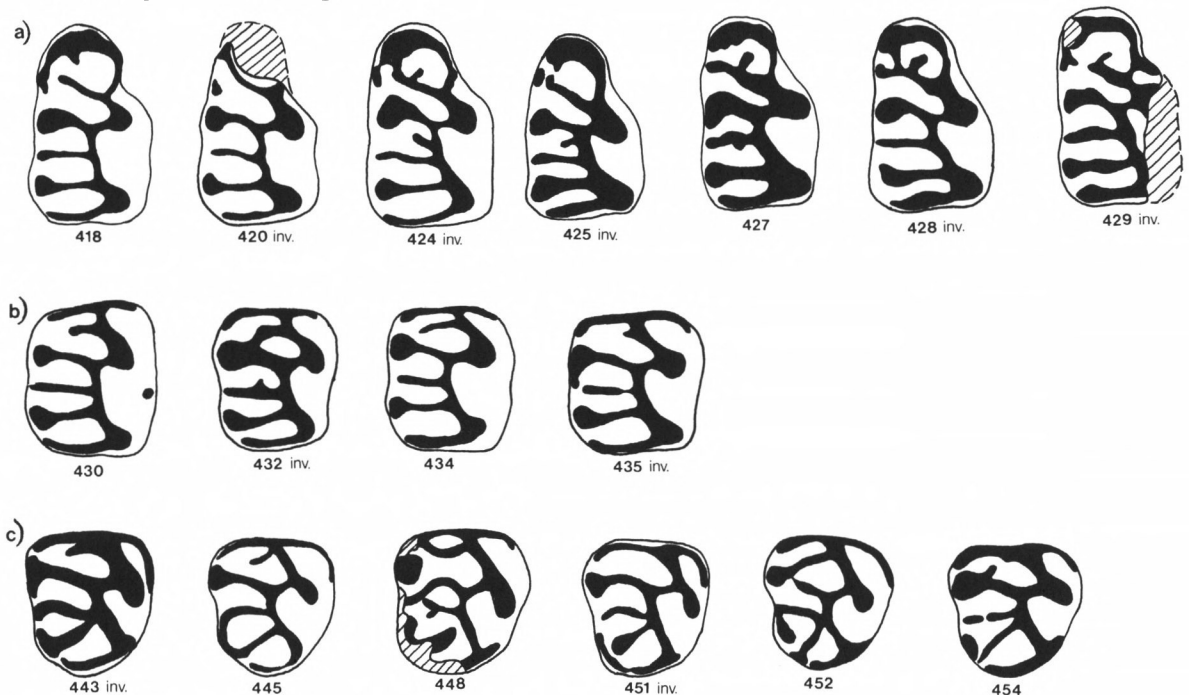


Abb. 42: *Heterocricetodon gaimersheimensis* von Ehrenstein 7 (BSP), M^{sup}: a = M¹, b = M², c = M³ (ca. 12-fach).

Protolophulus I nur zweimal durchgehend (z. B. 1983 XVII 452: hier Protolophulus II in Paraconusnähe fast unterbrochen), sonst nur als Sporn aus dem Anteroconus ausgebildet, der den Paraconus nicht erreicht (z. B. 1983 XVII 445); einmal kein Sporn aus dem Anteroconus ausgebildet (1983 XVII 451), einmal ein Grat aus dem Anteroconus ausgebildet, der mit dem labialen Ende des labialen Anteroloph verschmilzt (1983 XVII 448); einmal ein schwacher Sporn vom Paraconus aus, der auf den Anteroconus zeigt (1983 XVII 454).

Paraconus einmal als isolierter Hügel ausgebildet (1983 XVII 448), hier Protolophulus II an Paraconus vorbei bis zum labialen Zahnrand.

Mesoloph meist getrennt vom Metaloph (z. B. 1983 XVII 445) oder zusammen mit Metaloph (z. B. 1983 XVII 443) aus Entoloph; dreimal ein Mesostyl ausgebildet (z. B. 1983 XVII 454).

Metaconus meist als schwacher Hügel ausgebildet, nur einmal deutlich separiert (1983 XVII 454).

Metaloph annähernd geradlinig postero-extern orientiert, einmal vom Entoloph abgetrennt (1983 XVII 448).

Unterschiede zu *Heterocricetodon* aus Gaimersheim:

- Zähne zum Teil etwas länger und geringfügig breiter,
- M₁ – Mesoconid kann geteilt sein an den Ansatzpunkten vom Mesolophid
 - vorderer Mesolophidsporn kann mesial umbiegen und in Metalophulid II inserieren
 - zwei mesiale Grate vom Protoconid möglich: einer in Metaconid-„Vorderarm“, einer in caudalen Anteroconidgrat,
- M₂ – Mesolophid nicht an Ectolophid angebunden
 - vereinzelt ganz ohne Mesolophid
 - caudaler Sporn aus Metalophulid I möglich,
- M₃ – Metalophulid I vereinzelt unterbrochen
 - selten Ectostylid
 - Metalophulid II kann kurz sein,
- M¹ – vereinzelt kurzer, labialer Sporn aus Entolophid zwischen Protolophulus II und Mesoloph
 - sonst keine bemerkenswerte Unterschiede in der Morphologie,
- M² – bemerkenswerte Unterschiede in der Morphologie bestehen nicht,
- M³ – vereinzelt Protolophulus I und II jeweils nur kurzer, gebogener Grat, nicht durchgehend als Transversale ausgebildet
 - Metaloph zum Teil unterbrochen vor Ectoloph.

Diese Vergleiche zeigen, daß in den Merkmalen der Molaren von *Heterocricetodon* dieser drei Fundstellen keine gravierenden Unterschiede bestehen. Lediglich in den Bereichen der Occlusalmuster, die sowieso einer hohen Variabilität unterliegen, können geringfügige morphologische Abweichungen auftreten.

Ein Schädel von *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim
mit beiden Unterkieferästen
(BSP 1952 II 4124: Abb. 43–47)

Ein nahezu vollständiger und mit beiden Mandibel-Ästen erhaltener Schädel von *H. gaimersheimensis* ermöglicht eine detaillierte Merkmalsbeschreibung. Ein Vergleich mit Schädeln der anderen Arten dieser Gattung muss entfallen, da bisher kein vergleichbares Material zur Verfügung steht. Zur Untersuchung der phylogenetischen Beziehungen von *Heterocricetodon* wird der Schädel von Gaimersheim mit anderen Cricetiden-Schädeln (fossil und rezent) verglichen. Zum erstenmal können auch gesichert zusammengehörende Zahnreihen des Unter- und Oberkiefers dargestellt werden (siehe Abb. 43).

Beschreibungen

Frontalansicht (Abb. 44). Das Foramen infraorbitale (= F.io.) ist relativ groß, die ventrale Partie zwischen Maxillare und unterem Prozessus zygomaticus maxillaris (= Proz. zyg. max.) öffnet sich nach oben mit einem Winkel von ca. 60°. Extern ist das F.io. deutlich gerundet, intern schwach gebogen. Der dorsale Bereich zeigt eine ähnliche Geometrie und Rundung wie der ventrale. Die Incisiven sind auf der Frontalseite freigelegt, der linke stärker als der rechte. Der Schmelz ist glatt. Den Querschnitt der oberen und auch der unteren Incisiven zeigt Abbildung 43.

Die oberen Proz. zyg. max. bilden zur Horizontalen einen etwas spitzeren Winkel (ca. 30°) als die unteren Proz. zyg. max. (ca. 45°). Die Unterkante des Jugale verläuft annähernd auf der Höhe des tiefsten Punktes des F.io. Die Wölbung des Gesichtsschädels (etwa auf der Höhe des Proz. zyg.) entspricht ungefähr der Wölbung des Cerebralschädels. Der Gesichtsschädel besitzt jedoch mit den oberen Proz. zyg. max. etwas steilere Flanken.

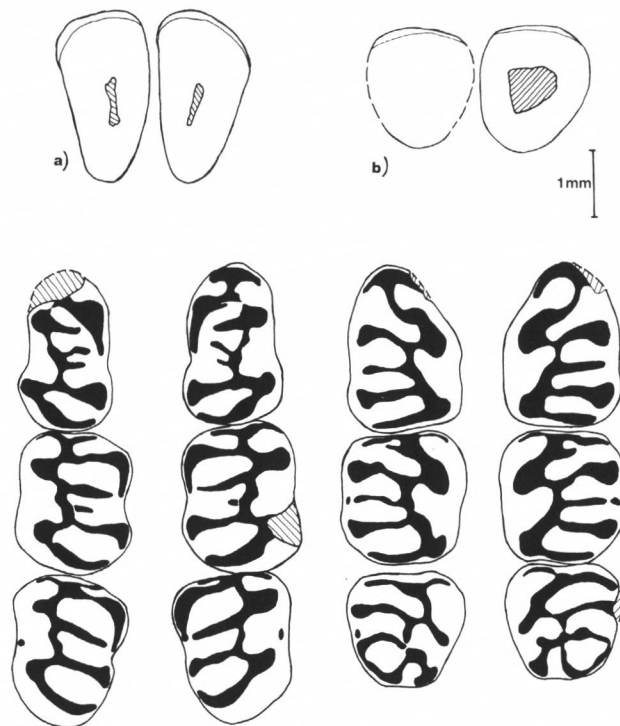
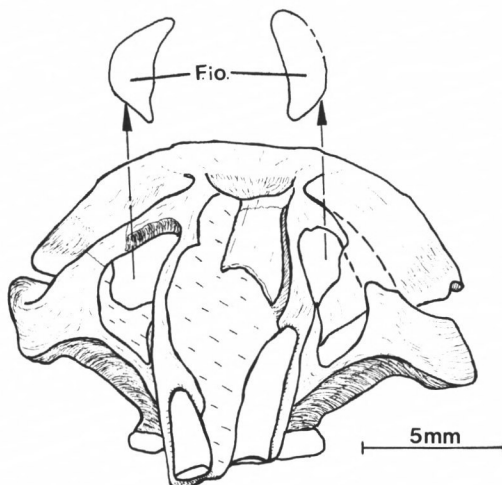


Abb. 43: *Heterocrisetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim: Molaren und Incisiven des Individuums BSP 1952 II 4124, a = untere Zähne, b = obere Zähne.



F.io. = Foramen infraorbitale

Abb. 44: *Heterocrisetodon gaimersheimensis* (BSP 1952 II 4124) aus Gaimersheim: Frontalansicht.

Lateralansicht (Abb. 45). Das Diastema zeigt in der seitlichen Ansicht einen schwach konkaven Verlauf. Mesial vom M^1 steigt es flach an, wölbt sich schwach bis in die Horizontale und zeigt kurz hinter der Sutura Praemaxillare-Maxillare eine schwach konvexe, wulstartige Wölbung. Sodann verläuft es wieder nahezu horizontal und fällt zu den Incisiven hin wieder konkav gewölbt ab. Es mißt mit 7,5 mm ca. die 1,2-fache Länge der Zahnreihe M^{1-3} (6,5 mm). Die deutlich markierte Ansatzfläche des durch das F.io. ziehenden Musculus zygomatico-mandibu-

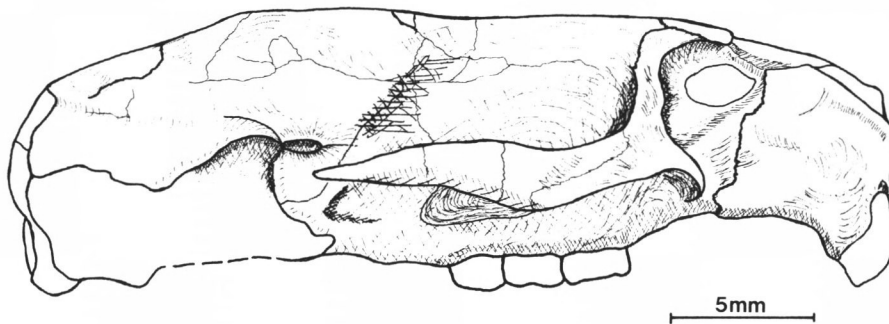


Abb. 45: *Heterocricetodon gaimersheimensis* (BSP 1952 II 4124) aus Gaimersheim: Lateralansicht.

laris maxillo-mandibularis (im folgenden Z.m.m.) besitzt einen unteren Rand, der mit einem Winkel von ca. 40° aus dem F.io. antero-dorsal ansteigt. Die Sutura Praemaxillare-Maxillare steigt vor dem unteren Proz. zyg. max. nahezu senkrecht mit kleinen Versatzbeträgen nach mesial an. Sie trifft an der Sutura zum Nasale auf die Ansatzlinie des Z.m.m. Den caudalen Bereich des Schädels bildet das Supraoccipitale, es überragt auch die Condyli occipitales. Supraoccipitale und Exoccipitale (sin. und dext.) sind nur teilweise erhalten.

Der Übergang vom steilen Occipitalbereich zum (caudal) flacheren Interparietale ist stärker gerundet als z. B. bei *Cricetus cricetus*. Der Occipitalbereich ist weniger gerade, das Interparietale steigt steiler an und zeigt, wenn auch schwach, einen etwas stärker gerundeten Verlauf (caudaler Bereich: konvex, in mesialer Richtung: schwach konkav).

Der Verlauf der dorsalen Linie des langgestreckten Craniums läßt sich aufgrund des Erhaltungszustandes des Schädels gut erkennen. Die höchsten Punkte des Schädeldaches liegen etwa in der Mitte des Parietale und dicht vor der Sutura Frontale-Nasale. Dazwischen senkt sich das Schädeldach (sehr) schwach konkav ein. Mesial fallen die Nasalia wieder leicht ab, deren Spitzen sind abgebrochen. Der erhaltene mesiale Bereich des Rostrums wird von den Praemaxillaria gebildet.

Der Verlauf des Jochbogens kann als nahezu horizontal bezeichnet werden. Der untere Proz. zyg. max. entspringt nur geringfügig unterhalb der Höhe des Jochbogens. Der Prozessus zygomaticus squamosi (= Proz. zyg. squa.) dürfte (nach der Lage der erhaltenen Wurzel) ebenfalls auf der Höhe des Jochbogens oder geringfügig darüber entsprungen sein.

Ventralansicht (siehe Abb. 46). Die Anteorbitalplatten sind relativ schmal und schwächig. Die Sutura Praemaxillare-Maxillare verläuft in etwa transversal dicht vor dem Proz. zyg. max., zur Medianlinie hin leicht caudal orientiert. Der Proz. zyg. max. bildet einen stark gerundeten Bogen, der vom Schädel unter einem Winkel (zur Medianlinie) von ca. 100° – 110° wegstrebt.

Die Foramina incisiva besitzen ungefähr die Länge der Zahnreihen (6,5 mm) und erstrecken sich von der Mitte des Diastema caudal bis auf Höhe des vorderen Drittels der M^1 . Die beiden Zahnreihen sind so orientiert, daß die M^1 geringfügig dichter zusammen stehen als die M^3 .

Die Foramina palatina, jeweils doppelt vorhanden, sind unterschiedlich groß. Die deutlich größeren mesialen liegen etwas eingetieft auf Höhe der Caudalanteile der M^2 . Die erheblich kleineren und nur sehr schwach erkennbaren, caudalen besitzen nur ca. ein viertel der Größe der mesialen. Sie liegen auf Höhe der mesialen Bereiche der M^3 .

Die Choanen senken sich auf Höhe der hinteren Hälfte der M^3 unter den Hinterrand der Palatina. Die vorderen Suturen der Palatina zu den Maxillaria verlaufen diagonal nach vorn-innen. Sie bilden an der medianen Naht eine gerundete Spitze auf Höhe der vorderen Hälfte der M^2 .

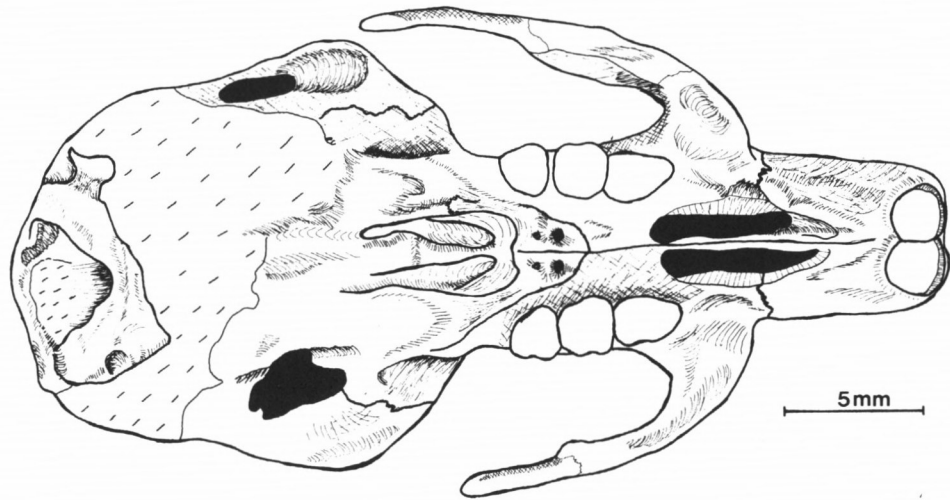


Abb. 46: *Heterocricetodon gaimersheimensis* (BSP 1952 II 4124) aus Gaimersheim: Ventralansicht.

Von den Pterygoiden sind hauptsächlich nur die Ansätze erkennbar. Das Praesphenoid und das Basisphenoid ist von der Schädelbasis erhalten, das Basioccipitale fehlt. Dieser Bereich der Schädelbasis ist zerstört und mit Sediment verfüllt.

Der gesamte Bereich, wo sich die nicht überlieferte rechte Bulla tympanica (= B.t.) befand, fehlt und ist ebenfalls mit Sediment verfüllt. Die erhaltene B.t. stammt von der linken Schädelseite. Durch die Schädelpräparation konnte sie als separates Teil geborgen werden; die dazugehörige Öffnung am Schädel ist erhalten.

Im Occipitalbereich sind in der Ventralansicht die Condyli occipitales zu erkennen.

Dorsalansicht (siehe Abb. 47). Das Rostrum verjüngt sich ganz schwach zu den Incisiven hin, wogegen die Suturen von Praemaxillaria-Nasalia caudal dichter zusammenliegen als mesial. Die Sutura zwischen Frontalia und Parietalia verläuft vor den Proz. zyg. squa. über die horizontalen Schädeldachbereiche nahezu transversal. Sie schwenkt vor dem Erreichen der Interorbital-

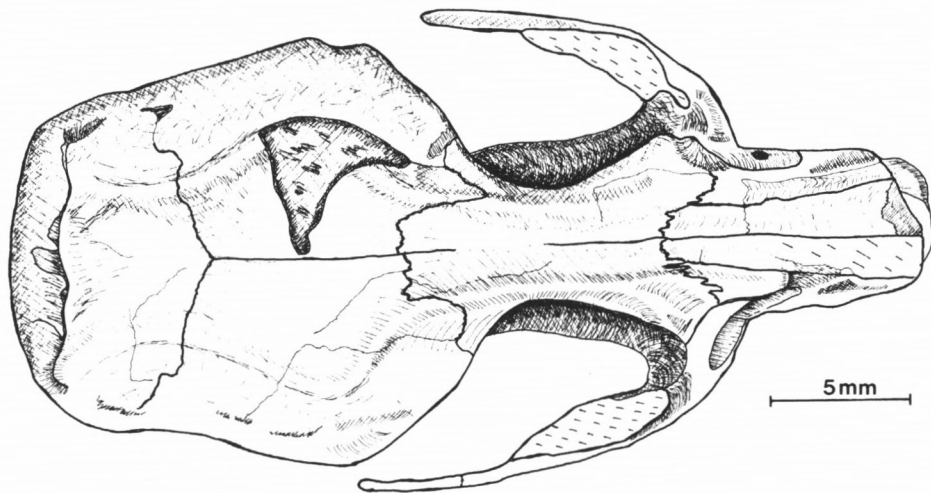


Abb. 47: *Heterocricetodon gaimersheimensis* (BSP 1952 II 4124) aus Gaimersheim: Dorsalansicht.

kanten nach mesial und auf den lateral abfallenden Schädelbereichen wieder caudal um. Das Interparietale wird von den Parietalia durch zwei Suturen getrennt. Diese streben von der Mediansutur caudal auf die Externseiten zu und schließen einen Winkel von ca. 140° ein. Lateral zeigt der Schädel viele feine Bruchstrukturen, die lateralen Grenzsuturen des Interparietale können nicht mehr lokalisiert werden.

Auch die caudale Suture des Interparietale ist nicht erkennbar. Die kräftige caudale Abschlußkante des Schädeldaches bildet die Linea nuchaea. Die Entfernung des Caudalendes der Mediansutur von der Linea nuchaea läßt den Rückschluß auf ein relativ großes Interparietale mit dem Grundriß eines Pentagon zu.

Die Interorbitalkanten gehen hervor aus den Oberkanten der oberen Proz. zyg. max. Sie biegen nach Erreichen des Frontale interno-caudal um, verlaufen über das Frontale nahezu parallel caudal und beginnen erst in dessen hinterem Bereich schwach zu divergieren. Sie bilden die Kante zwischen den steilen Lateralpartien der Orbita und dem flachen, schwach eingetieften Schädeldach. Die Interorbitalregion besitzt hinter der Mitte ihre schmalste Stelle.

Zur Cerebralspartie hin verstärkt sich das Auseinanderstreben der in die Interparietalkanten übergehenden Interorbitalkanten. Ihre größte Entfernung liegt kurz hinter der Wurzel der Proz. zyg. squa., caudal davon laufen sie wieder aufeinander zu; ihre Distanz bleibt jedoch größer als die der Interorbitalkanten. Die kürzeste Entfernung der Interorbitalkanten liegt bereits im Interparietale, von wo aus sie wieder divergierend auf die caudalen „Ecken“ des Schädels zulaufen.

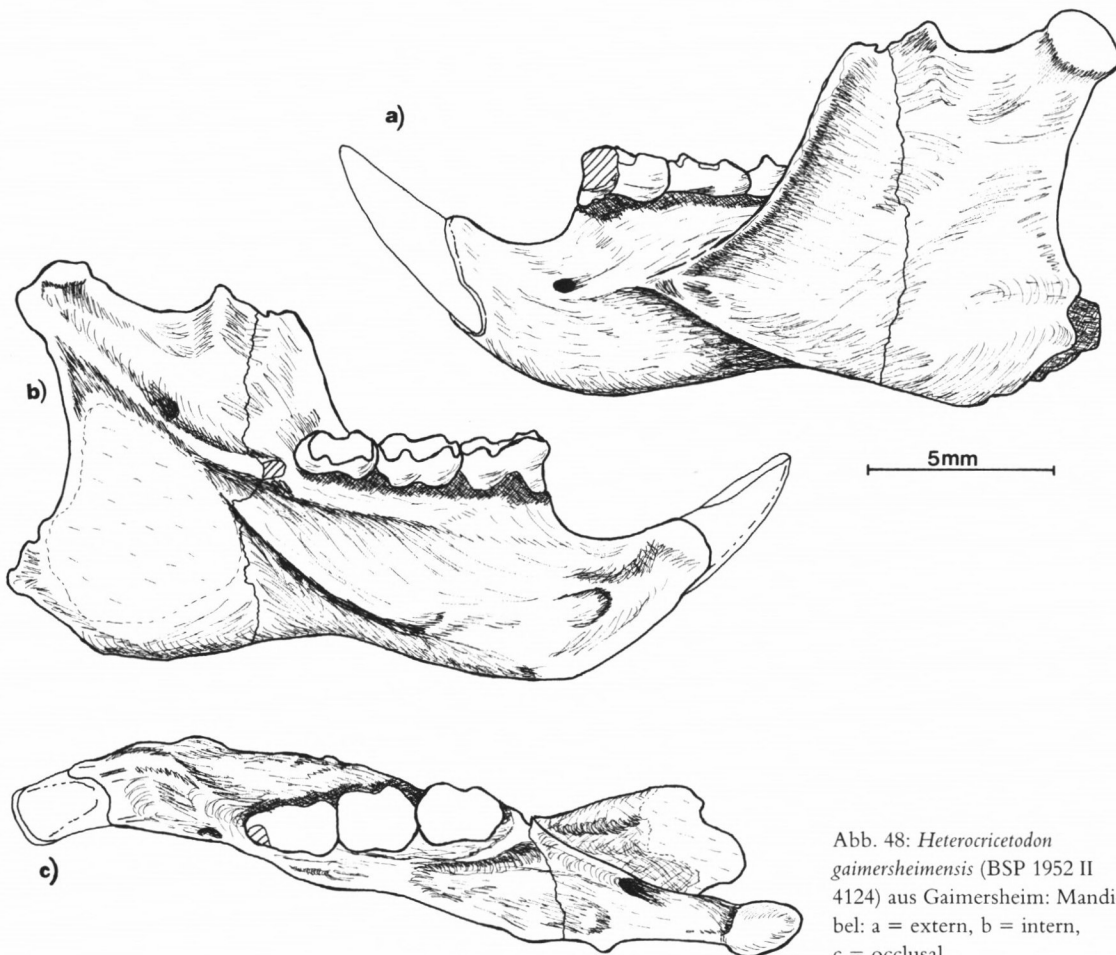


Abb. 48: *Heterocricetodon gaimersheimensis* (BSP 1952 II 4124) aus Gaimersheim: Mandibel: a = extern, b = intern, c = occlusal.

Mandibel (siehe Abb. 48). Auf eine Beschreibung wird hier verzichtet, da eine Mandibel von *H. schlosseri* von VIANEY-LIAUD (1974: 118–121) bereits ausführlich beschrieben wurde. Der einzige, feststellbare Unterschied besteht darin, daß bei den Gaimersheimer Unterkiefern das Foramen mentale aus bis zu drei dicht nebeneinander liegenden Öffnungen bestehen kann.

Differentialdiagnosen (Schädel):

Heterocrisetodon gaimersheimensis aus Gaimersheim unterscheidet sich in folgenden Merkmalen

von *Pseudocrisetodon montalbanensis* (siehe Abb. 49):

Cranium:

- Form des F.io. unten zugespitzt, dorsal-extern stärker gewölbt
- Schmelz der Incisiven glatt
- Incisiven orthodont
- Diastema gebogen
- Foramina incisiva schließen sich caudal erst auf Höhe der mesialen Hälfte der M^1
- Proz. zyg. max. nicht so weit ausgebreitet, Jochbogen nur wenig breiter als Schädelkapsel; Winkel kleiner: 100^0 – 110^0
- Foramina palatina jeweils doppelt: mesiale auf Höhe des caudalen Bereiches von M^2 , caudale auf Höhe der mesialen Hälfte von M^3
- Choanen öffnen sich erst im caudalen Bereich von M^3 ,

Mandibel:

- Symphysalregion: keine oder nur schwache Wulst
- Foramen mentale und mesialer Punkt des Masseter-Dreieckes tiefer liegend
- Foramen mentale kann aus bis zu drei dicht beieinander liegenden Öffnungen bestehen
- Processus coronoideus kaum oder gar nicht nach außen orientiert
- Diastema proportional kürzer,

von *Eucricetodon dubius* (siehe Abb. 50):

Cranium:

- insgesamt deutlich größer
- Diastema stärker gebogen, vor allem zu den Alveolen der Inzisiven und zu den M^1 hin; Diastema proportional deutlich kürzer
- Sutura Praemaxillare-Maxillare weniger gerundet (um die Ansatzfläche des Z. m. m.)
- Foramina incisiva schließen sich weiter mesial
- Anteorbitalplatten steiler ansteigend
- obere Zahnreihe länger, bedingt durch absolute Zahngrößen
- obere Zahnreihe mesial schwach konvergierend
- mesiale Foramina palatina weiter caudal auf Höhe der M^2
- Sutura Maxillare-Praemaxillare im mesialen Bereich stärker gerundet
- Maxillarbereich zwischen Palatinum und oberer Zahnreihe (deutl.) schmaler
- Nasale proportional kürzer
- Frontale proportional kürzer
- Interorbitalkanten vorhanden und deutlich ausgeprägt, Frontale dazwischen schwach konkav eingesenkt
- Maxillare zum Proz. zyg. max. deutlich schwächer ansteigend,

Mandibel:

- Diastema tiefer, stärker konkav, vor allem vor dem M^1 stärker abfallend
- (mes.) Spitze vom Masseter-Dreieck reicht gleich weit mesial, liegt aber deutlich tiefer

- Foramen mentale kann aus bis zu drei dicht beieinander liegenden Öffnungen bestehen
- Ramus ascendens steiler ansteigend
- Kieferhöhe unter M_1 proportional größer,

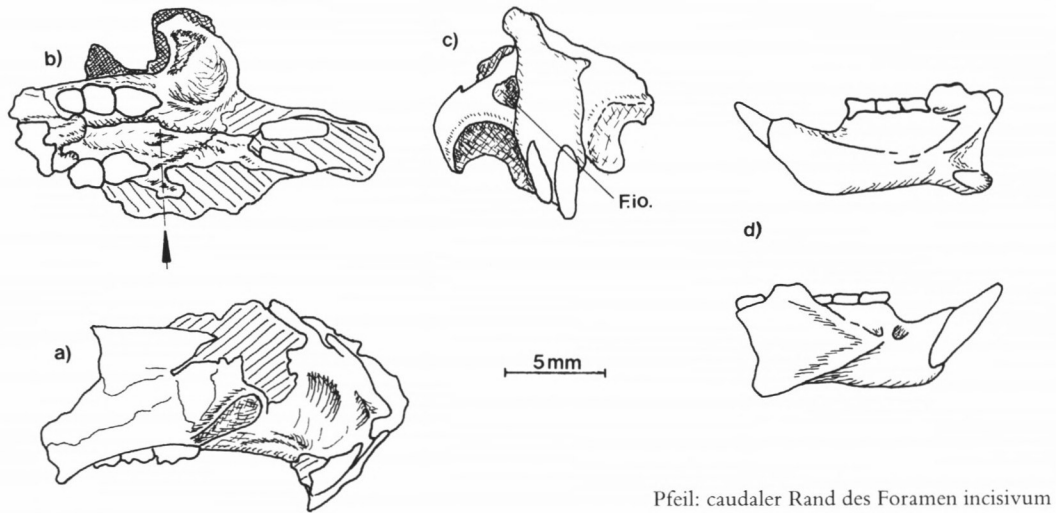


Abb. 49: *Pseudocricetodon montalbanensis* (a-c = Itd 64, d = Itd 63, LPVM): a = lateral, b = ventral, c = frontal, d = Mandibel von lingual (oben) und labial (unten).

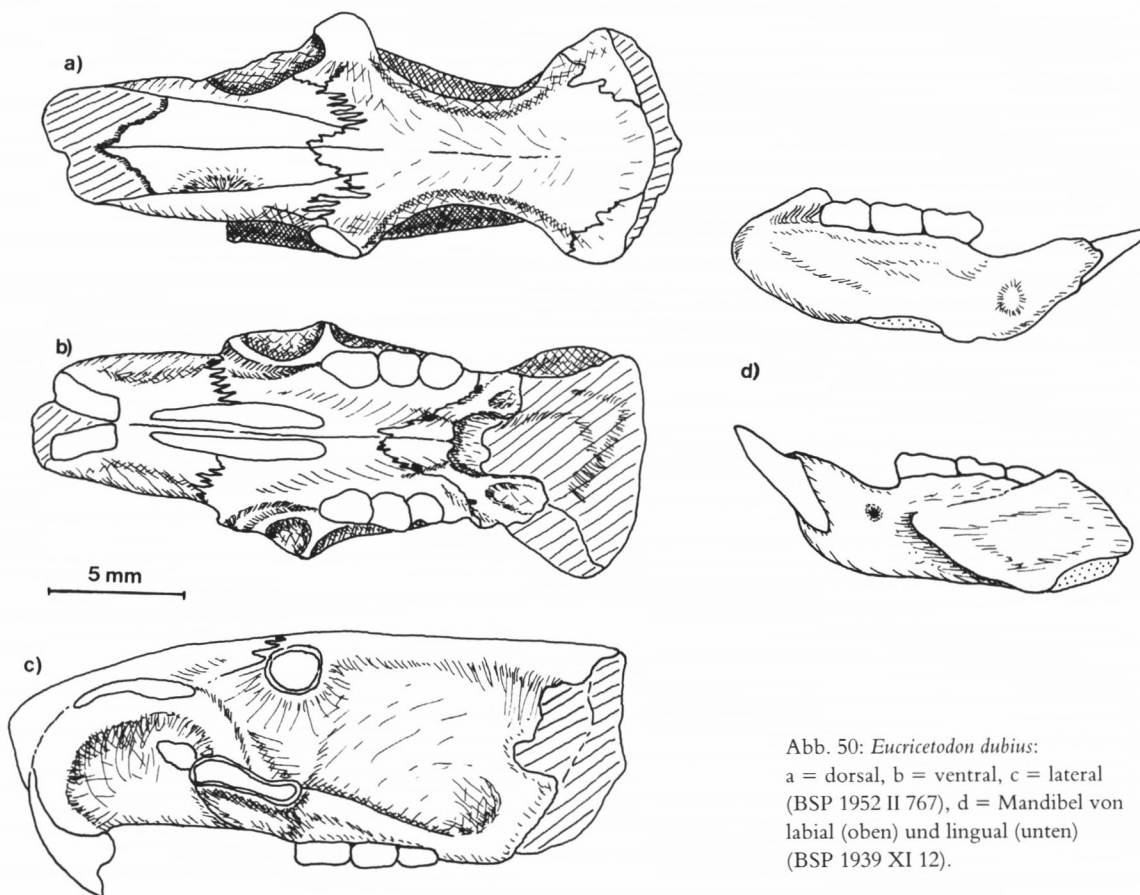


Abb. 50: *Eucricetodon dubius*:
a = dorsal, b = ventral, c = lateral
(BSP 1952 II 767), d = Mandibel von
labial (oben) und lingual (unten)
(BSP 1939 XI 12).

von *Cricetus cricetus* (siehe Abb. 51):

Cranium:

- F.io. weiter geöffnet, im oberen und oberen-äußeren Bereich stärker gerundet, unten breiter
- Schädel insgesamt kleiner
- Diastema gebogen
- Sutura Maxillare-Praemaxillare steiler
- Anteorbitalplatten deutlich kleiner, schwächer
- Jochbögen nahezu horizontal, weniger ausladend
- obere Proz. zyg. max. stärker senkrecht nach unten, weniger nach hinten orientiert
- Interparietale flach-gerundet, caudal abfallend
- hinter Linea nuchaea im Occipitalbereich stärker gerundet, weniger steil
- Rostralländer annähernd parallel, caudal sehr schwach divergierend
- Foramina incisiva schließen sich weiter hinten, auf Höhe der vorderen Hälfte der M¹
- Proz. zyg. max. entspringt viel steiler (100°–110°), Winkel deutlich spitzer
- Zahnreihen annähernd linear, mesial leicht konvergierend
- Sutura Maxillare-Praemaxillare in gerundeter Spitze endend, auf Höhe des mesialen Bereiches der M²
- Choanen öffnen sich schon weiter vorn, im caudalen Bereich der M³,

Mandibel:

- Alveole des Incisiven unterhalb vom Niveau der Alveolen von M_{1–3}
- Diastema enger
- Foramen mentale höher liegend, dichter an Wurzel von M₁
- Foramen mentale kann aus bis zu drei dicht beieinander liegenden Öffnungen bestehen
- Ramus ascendens steiler
- Processus articularis höher
- Processus coronoideus weniger gekrümmt
- Processus angularis deutlich kräftiger, den Processus articularis weit überragend.

	<i>Heterocricetodon gaimersheimensis</i>	<i>Cricetus cricetus</i>
Bulla tympanica	8,5	8,1–10,3
Condyloloballänge	32,0	37,1–49,6
Diastemallänge (Oberschädel)	7,5	11,0–16,6
Länge des Foramen incisivum	6,5	7,4–11,1
Interorbitalbreite	4,0	5,8– 6,6
Occipitalbreite	12,0	17,3–21,3
Länge obere Zahnreihe	6,5	6,8– 8,1
zygomatische Breite	17,5	22,6–30,3

Tabelle 7: Meßdaten zur Unterscheidung (die Zahlenangaben verstehen sich in Millimetern, die Daten von *Cricetus cricetus* aus NIETHAMMER & KRAPP, 1982: 11, zur Lage der Meßlinien: 1982: 48–49).

Differentialdiagnosen (Molaren):

in folgenden Merkmalen anders als *Heterocricetodon gaimersheimensis* ist

Heterocricetodon hausi:

- deutlich kleiner, keine Überlappung der Größenverteilungen
- M³/₃ weit weniger verlängert
- Protolophulus I am M² viel häufiger ausgebildet
- Protolophulus I am M² selten frei,

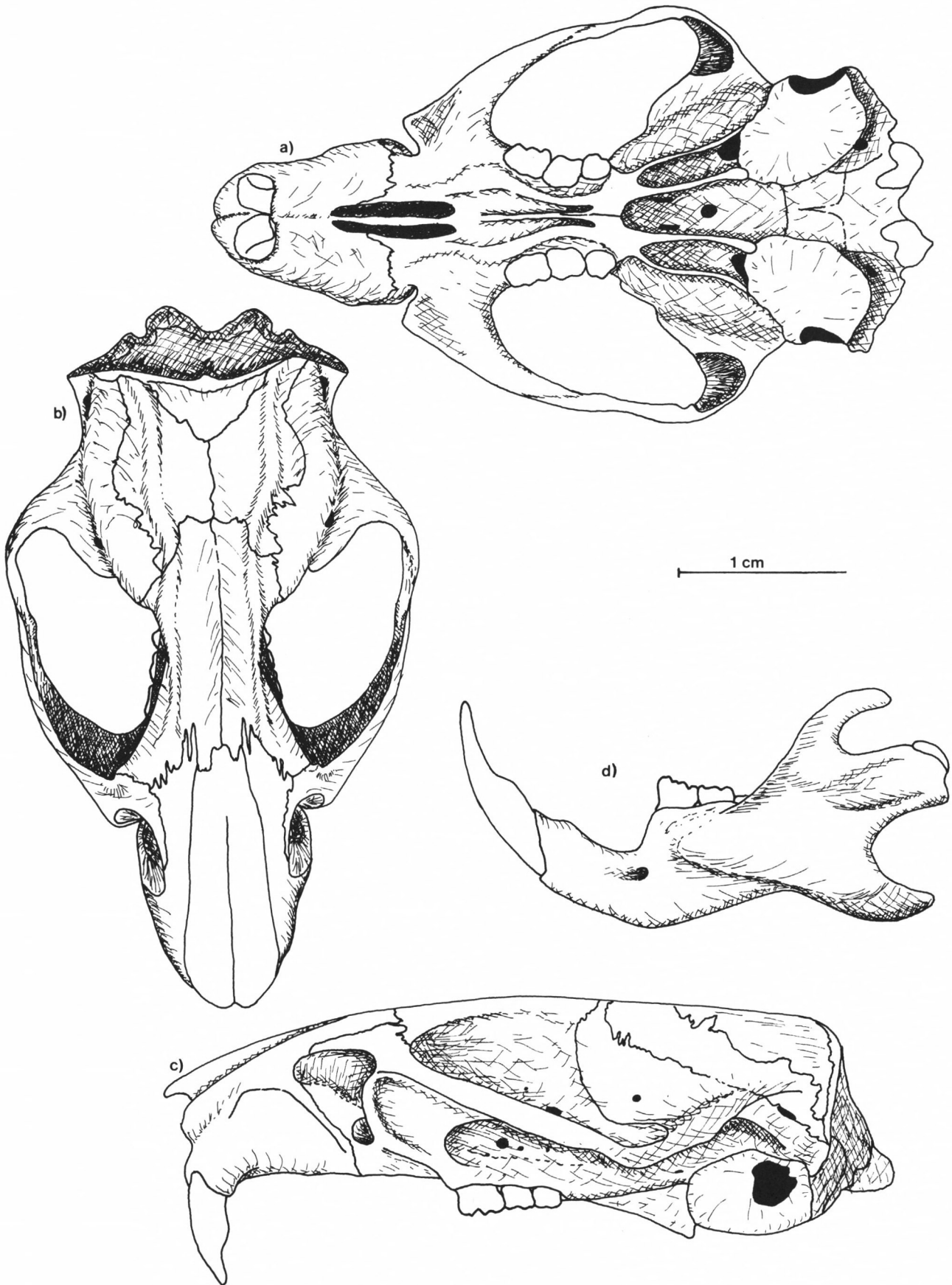


Abb. 51: *Cricetus cricetus* (B. M. No. 8.11.2. 38, rezent): a = lateral, b = Mandibel, labial, c = dorsal, d = ventral.

Heterocricetodon helbingi:

- größer als *H. gaimersheimensis*
- morphologisch innerhalb der Variabilität von *H. gaimersheimensis*,

Heterocricetodon schlosseri:

- im unteren Größenbereich von *H. gaimersheimensis*
- M_2 kaum länger als M_3 , jedoch im Verhältnis deutlich breiter als bei *H. gaimersheimensis*
- caudaler Verlängerungsgrat des Metaconid bei den $M_{inf.}$ kürzer, schwächer
- Metalophulid II am M_2 kürzer
- Posterolophid endet lingual weiter entfernt vom Entoconid,

Heterocricetodon stehlini:

- etwas kleiner als *H. gaimersheimensis*
- morphologisch innerhalb der Variabilität von *H. gaimersheimensis*.

Diskussion

Heterocricetodon ist in den meisten bekannten Fundstellen sehr selten und nur mit wenigen Einzelzähnen oder Zahnreihen belegt. Mit diesem Hintergrund müssen die Argumente betrachtet werden, die zur Artenunterscheidung bisher herangezogen wurden. Aus Gaimersheim liegt erstmalig *Heterocricetodon*-Material mit zahlreichen Einzelzähnen sowie mit etliche Zahnreihen vor.

In der Tabelle 8 sind die Merkmale von *H. schlosseri*, *H. stehlini* und *H. helbingi* jenen von einigen Zahnreihen von *H. gaimersheimensis* gegenübergestellt. Die Art *H. hausi* kann hier wegen der deutlichen Größendifferenz aus der Diskussion ausgeklammert werden.

Eine besondere Bedeutung wurde bisher (z. B. STEHLIN & SCHAUB 1951, ENGESSER 1987) neben der absoluten Größe der Länge und Ausbildungsform des Metalophulid I/II (= „Protoconid-Vorder-/Hinterarm“) bzw. des Protolophulus I/II (= „Protoconus-Vorder-/Hinterarm“) sowie auch der Stärke der Schrägstellung der Transversalgrate beigemessen.

Diese bisher gültigen Unterscheidungsmerkmale treten bei *Heterocricetodon* aus Gaimersheim vor allem auch innerhalb zusammenhängender Zahnreihen zum Teil gemischt und mit allen Übergangsformen auf (siehe Tabelle 8 und S. 73). Für *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim muß deshalb eine relativ hohe Variabilität angenommen werden, von den anderen Fundstellen ist wegen des geringen Materialumfanges noch zu wenig über die Variabilität bekannt.

Obwohl nun zumindest in Gaimersheim einige dieser bisher verwendeten Merkmale ihre Gewichtung zur Artenunterscheidung weitgehend verlieren, gibt es doch einige Argumente, die Arten *schlosseri*, *stehlini* und *helbingi* beizubehalten und daneben *H. gaimersheimensis* aufrechtzuerhalten.

Die morphologische Eigenheit von *H. schlosseri* besteht darin, daß die Grate insgesamt schwächer als bei allen anderen *Heterocricetodon*-Arten ausfallen. Deutlich kürzer und schwächer sind die caudale Metaconid-Verlängerung (M_{1-3}) und das Metalophulid II (M_2). Neben diesen morphologischen Unterschieden zeigt *H. schlosseri* auch deutliche Abweichungen in den Größenverhältnissen $M_1 : M_2$ und $M_2 : M_3$ (siehe Abb. 52).

Sehr viel ähnlicher sind sich in diesen Größenverhältnissen dagegen *H. stehlini*, *H. helbingi* und *H. gaimersheimensis*. Die Holotypen von *H. stehlini* und *H. helbingi* unterscheiden sich in den morphologischen Merkmalen (siehe Tab. 8) und in der absoluten Größe (siehe Abb. 31 und Abb. 52) deutlich, was die Berechtigung beider Arten unterstreicht. Setzt man bei den wenigen Exemplaren von *H. stehlini* und *H. helbingi* Vertreter mittlerer Größe voraus, so ist auch bei umfangreicherem Material keine Deckung der Größenverteilungen dieser beiden Arten unter-

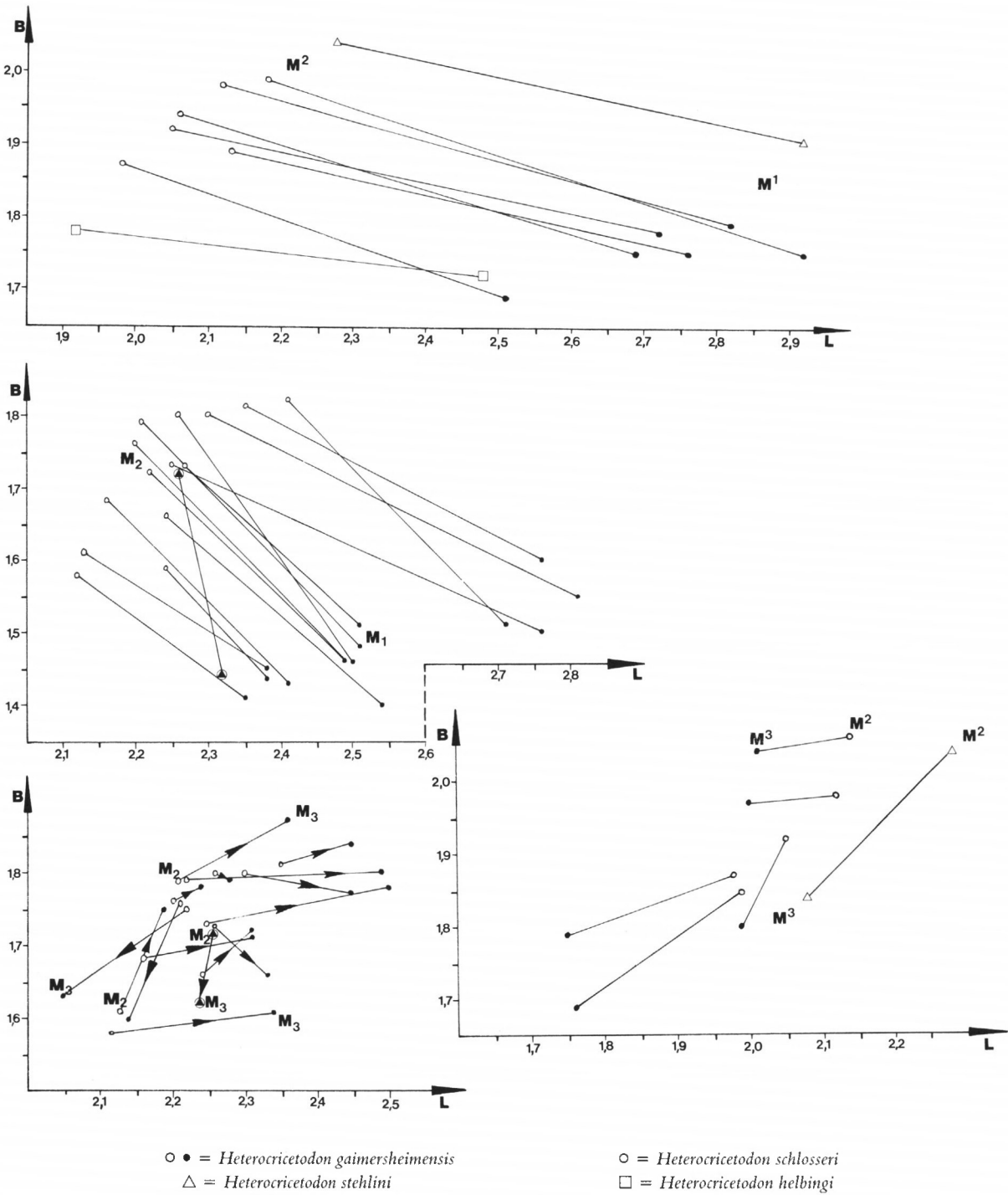


Abb. 52: Vergleichende Darstellung der Größenverhältnisse benachbarter Zahnpositionen bei verschiedenen *Heterocricetodon*-Arten (Erläuterung: der Pfeil auf der Verbindungsgeraden M_2 - M_3 zeigt von M_2 nach M_3).

Merkmal ($M_{inf}/M^{sup.}$)	<i>schlosseri</i>	<i>stehlini</i>	<i>helbingi</i>	4124	4133	4135	4110	4112	4208
M ₁ durchgehendes Metalophulid I	nein	ja	nein	nein	nein	ja	ja	ja	–
M ₁ durchgehendes Metalophulid II	ja	nein	ja	fast	ja	ja	ja	fast	–
M ₂ Metalophulid II	kurz	lang	lang	lang	lang	lang	lang	lang	lang
M ₂ Antiklinen	senkr. zu Longit.	schräg	senkr. zu Longit.	etwas schräg	schräg	schräg	senkr. Longit.	schräg	senkr. Longit.
M ₃ Antiklinen	senkr. zu Longit.	schräg	senkr. zu Longit.	deutl. schräg	senkr. Longit.	etw. gerader	senkr. Longit.	schräg	senkr. Longit.
M ₃ zu M ₂	kürzer	länger	länger	länger	länger	länger	langer	länger	kürzer
					27	4207			
M ² Protolophulus II	–	gut entwickelt.	gut entwickelt.	gut entwickelt.	gut entwickelt.	gut entwickelt.			
M ³ Protolophulus I	gut entwickelt	unterbrochen	unterbrochen	unterbrochen	–	–			
Protolophulus II	unterbrochen	kräftig	kräftig	kräftig	kräftig	kräftig			
M ^{2/3} ling. Anteroloph	nein	nein	ja	schwach	ja	ja			

Tabelle 8: Merkmale verschiedener *Heterocricetodon*-Arten (nach ENGESSER 1987 erweitert), die Zahlen stehen für verschiedene Individuen von *Heterocricetodon gaimersheimensis* aus Gaimersheim.

einander und andererseits mit den Größenverteilungen von *H. gaimersheimensis* zu erwarten (siehe auch Abb. 31).

Die Eigenständigkeit von *H. gaimersheimensis* ist schon wegen dieser Größendifferenzen belegt, der von ENGESSER vorgeschlagenen Synonymisierung (1987: 993) von Teilen des Materials von *H. gaimersheimensis* mit *H. stehlini* kann deshalb nicht zugestimmt werden.

Die Schädelanatomie und die Zahnmorphologie von *Heterocricetodon* zeigen Merkmale, die eine generische Abtrennung fordern und rechtfertigen (z. B. Größe des Schädels, Geometrie des F.io., lophodonte Molaren, Größe der M³/₃).

Einer Zusammengehörigkeit mit *Pseudocricetodon* zu einer Subfamilie (Pseudocricetodontinae ENGESSER, 1987) kann wegen der zahlreichen Unterschiede in der Schädelanatomie (siehe Differentialdiagnose: Schädel) nicht zugestimmt werden. Auch bei den Molaren bestehen Unterschiede, die eine enge phylogenetische Verknüpfung nur schwer vorstellbar erscheinen lassen: z. B. absolute Größe, Größenverhältnis der M³/₃ zu den M²/₂, die Querschnitte der Hügel und Grate, die Steilheit von deren Flanken.

Auch gegen die Stellung zur Unterfamilie der Eucricetodontinae (?) MEIN & FREUDENTHAL, 1971 (mit *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon*) sprechen einige bereits festgehaltene Merkmale in der Zahnmorphologie (z. B. DIENEMANN, 1987: 19, 92), vor allem aber auch Unterschiede in der Schädelanatomie (vgl. Differentialdiagnose: Schädel S. 84).

Der taxonomische Rang einer eigenen Familie (Heterocricetodontidae im Sinne von ÜNAY-BAYRAKTAR, 1989) ist den fünf Arten von *Heterocricetodon* nach heutigem Forschungsstand nicht zuzusprechen. Dies erfordert mehr Kenntnis über die Phylogenie innerhalb der Gattung *Heterocricetodon* und über deren Stellung zu den anderen fossilen Cricetiden.

Familie MELISSIODONTIDAE STEHLIN & SCHAUB, 1951

Einleitung

Einen umfangreichen Überblick über die Erforschungsgeschichte von *Melissiodon* gibt HRUBESCH (1957: 7–13) in seiner Revision dieser Gattung. Unter anderem beschreibt er dort die Variabilität im Okklusalmuster bei *Melissiodon*-Molaren von einigen schweizer, französischen, spanischen und deutschen Fundstellen, darunter auch Gaimersheim, bereits ausführlich. Aus Gaimersheim liegt nach weiteren Präparationsarbeiten nun relativ reichhaltiges *Melissiodon*-Material ($n = 163$) vor. Die Funde einiger Kieferfragmente ließen neue Argumente zur Diskussion über die phylogenetische Stellung der Gattung *Melissiodon* erwarten.

Biometrie

Da bisher für das Genus *Melissiodon* keine Stellungnahme zur Meßmethodik und zur Lage der Meßlinien vorliegt, soll dies hier nachgeholt werden. Vor allem der asymmetrische Grundriß der M^1 zeigt sofort, daß eine eindeutige Festlegung der Meßlinien für einen sinnvollen Vergleich der Meßergebnisse unabdingbar ist.

Da alle anderen Molaren einen leicht asymmetrischen Umriß zeigen, erfolgt die Orientierung der Meßlinien am M^2 . Als Zahnlänge (= L) wird die größte Erstreckung in Sagittalrichtung ermittelt. Beim M^1 differiert somit die Zahnlänge deutlich von der tatsächlich größten Erstreckung, die durch den asymmetrischen Umriß dieses Zahnes eher in diagonaler Richtung liegt. Die Zahnbreite (= B) wird senkrecht zur Zahnlänge gemessen. Eine genaue Darstellung der Lage der Meßlinien gibt Abbildung 53.

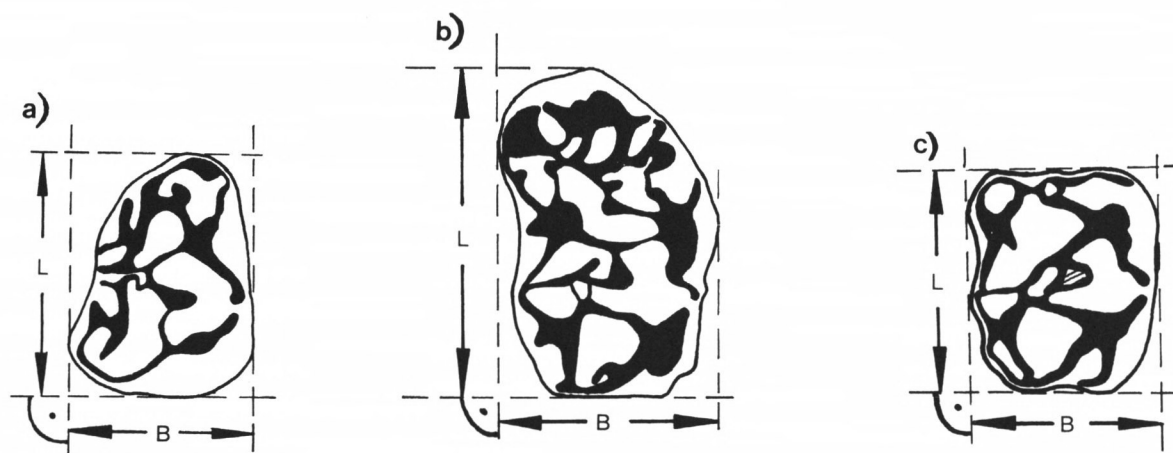
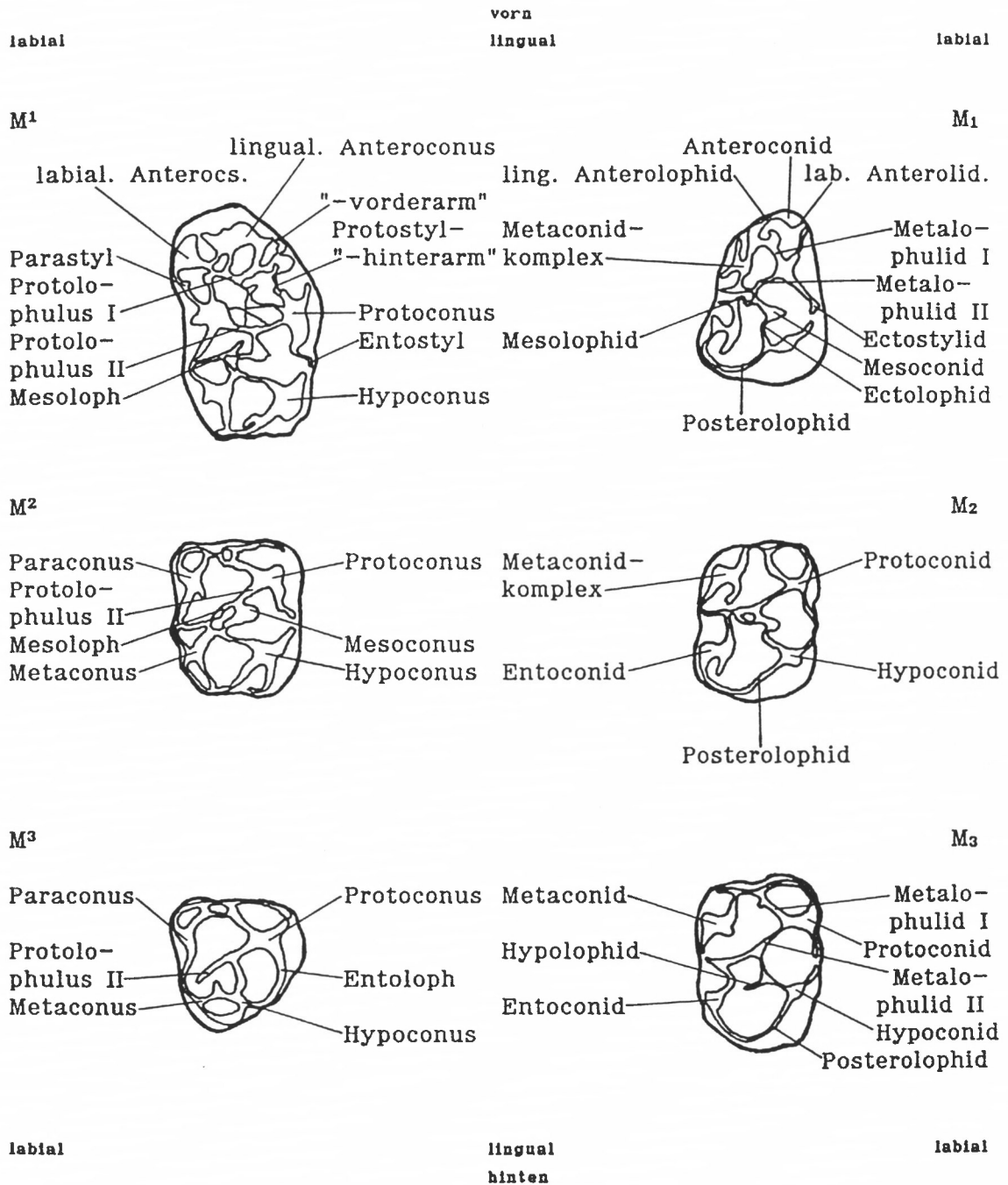


Abb. 53: Lage der Meßlinien bei *Melissiodon*-Molaren für Länge (= L) und Breite (= B); a = M_1 , b = M^1 , c = M^2 .

Nomenklatur der Zahnkronenmerkmale

Die meisten der von HRUBESCH (1957) zur Beschreibung von *Melissiodon*-Molaren gewählten Begriffe sind hier ersetzt worden. Bereits von WOOD & WILSON (1936) und von MEIN & FREUDENTHAL (1971) vorgeschlagen, haben sich diese hier verwendeten Begriffe in neuerer Zeit vor allem für Cricetiden-Molaren immer mehr durchgesetzt. Um die Vielfalt der Fachtermini nicht unnötig zu erweitern, hat sich deren Verwendung auch für das Genus *Melissiodon* angeboten; diese Terminologie soll jedoch keine Homologisierung in stammesgeschichtlichem Sinne andeuten. Die genauen Bezeichnungen der einzelnen Zahnkronenmerkmale sind der Abbildung

Abb. 54: Nomenklatur bei *Melissiodon*-Zähnen.

54 zu entnehmen. Die Begriffe „Protostylvorder-“ und „-hinterarm“ wurden gewählt, da sie den Sachverhalt anschaulich charakterisieren. Die damit beschriebenen Zahnkronenelemente sind bisher ausschließlich von *Melissiodon* bekannt, weswegen es unzweckmässig ist, einen neuen Fachausdruck in die allgemeine Terminologie der Zahnkronenelemente aufzunehmen.

Gattung *Melissiodon* SCHAUB, 1920

Originaldiagnose: SCHAUB, 1920: 44,
Typusart: *Melissiodon quercyi* SCHAUB, 1920,
weitere Arten: siehe HRUBESCH, 1957: 12.

Melissiodon chatticus FREUDENBERG, 1941

(Abb. 57–65, 68, Taf. I b)

Synonymie:
v – 1941: *Melissiodon chatticum* n. sp. – FREUDENBERG: Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim: S. 107–110, Abb. 6–7; Taf. XII: Abb. 6–8,
v – 1957: *Melissiodon chatticum* – HRUBESCH: Zahnstudien an tertiären Rodentia, eine Revision der Gattung *Melissiodon*: S. 26–35, Abb. 30–56, Taf. II: Abb. 1–22.

Originaldiagnose: FREUDENBERG, 1941: 107,
erweiterte Diagnose: HRUBESCH, 1957: 35,
Holotypus: linker Unterkiefer mit M_{1–3} (BSP 1939 XI 1),
Typlokalität: Gaimersheim,
Materialnachweis: siehe Anhang.

Einleitende Bemerkungen:
Zu den von HRUBESCH (1957) besprochenen 133 Molaren und Molarenfragmenten haben umfangreiche Präparationsarbeiten weitere Einzelzähne (insgesamt n = 182) und etliche Kieferfragmente (über 40 Mandibel-, knapp 20 Maxillarfragmente) geliefert. Auf die Variabilität im Occlusalmuster von *Melissiodon* ist HRUBESCH schon im Rahmen seiner Zahnbeschreibungen eingegangen. Für die Artbeschreibung von *Melissiodon chatticus* genügt es daher, den ausführlichen Bemerkungen von HRUBESCH einige ergänzende Beobachtungen einiger Zahnbereiche hinzuzufügen. Zusätzlich können noch einige osteologische Beobachtungen an Mandibeln und an Mandibelbruchstücken gemacht werden.

		M ₁	M ₂	M ₃	M ¹	M ²	M ³
L	n	37	59	48	23	17	17
	min.	2,56	2,41	2,49	3,39	2,42	1,78
	mittl.	2,87 ⁺ /–0,018	2,65 ⁺ /–0,010	2,74 ⁺ /–0,016	3,65 ⁺ /–0,019	2,58 ⁺ /–0,028	1,93 ⁺ /–0,031
	max.	3,11	2,76	3,08	3,81	2,89	2,20
	S	0,109 ⁺ /–0,013	0,080 ⁺ /–0,007	0,114 ⁺ /–0,012	0,089 ⁺ /–0,013	0,114 ⁺ /–0,020	0,126 ⁺ /–0,022
	V	3,81 ⁺ /–0,443	3,01 ⁺ /–0,277	4,15 ⁺ /–0,423	2,44 ⁺ /–0,360	4,43 ⁺ /–0,760	6,54 ⁺ /–1,121
		M ₁	M ₂	M ₃	M ¹	M ²	M ³
B	n	38	58	51	22	16	16
	min.	1,90	1,86	1,89	2,44	1,95	1,85
	mittl.	2,12 ⁺ /–0,016	2,08 ⁺ /–0,010	2,04 ⁺ /–0,011	2,65 ⁺ /–0,022	2,13 ⁺ /–0,027	2,10 ⁺ /–0,030
	max.	2,33	2,28	2,29	2,86	2,34	2,27
	S	0,098 ⁺ /–0,011	0,073 ⁺ /–0,007	0,081 ⁺ /–0,008	0,101 ⁺ /–0,015	0,106 ⁺ /–0,019	0,121 ⁺ /–0,021
	V	4,61 ⁺ /–0,529	3,50 ⁺ /–0,325	3,95 ⁺ /–0,391	3,80 ⁺ /–0,573	4,97 ⁺ /–0,879	5,79 ⁺ /–1,023

Tabelle 9: Statistische Werte der Backenzähne von *Melissiodon chatticus* aus Gaimersheim.

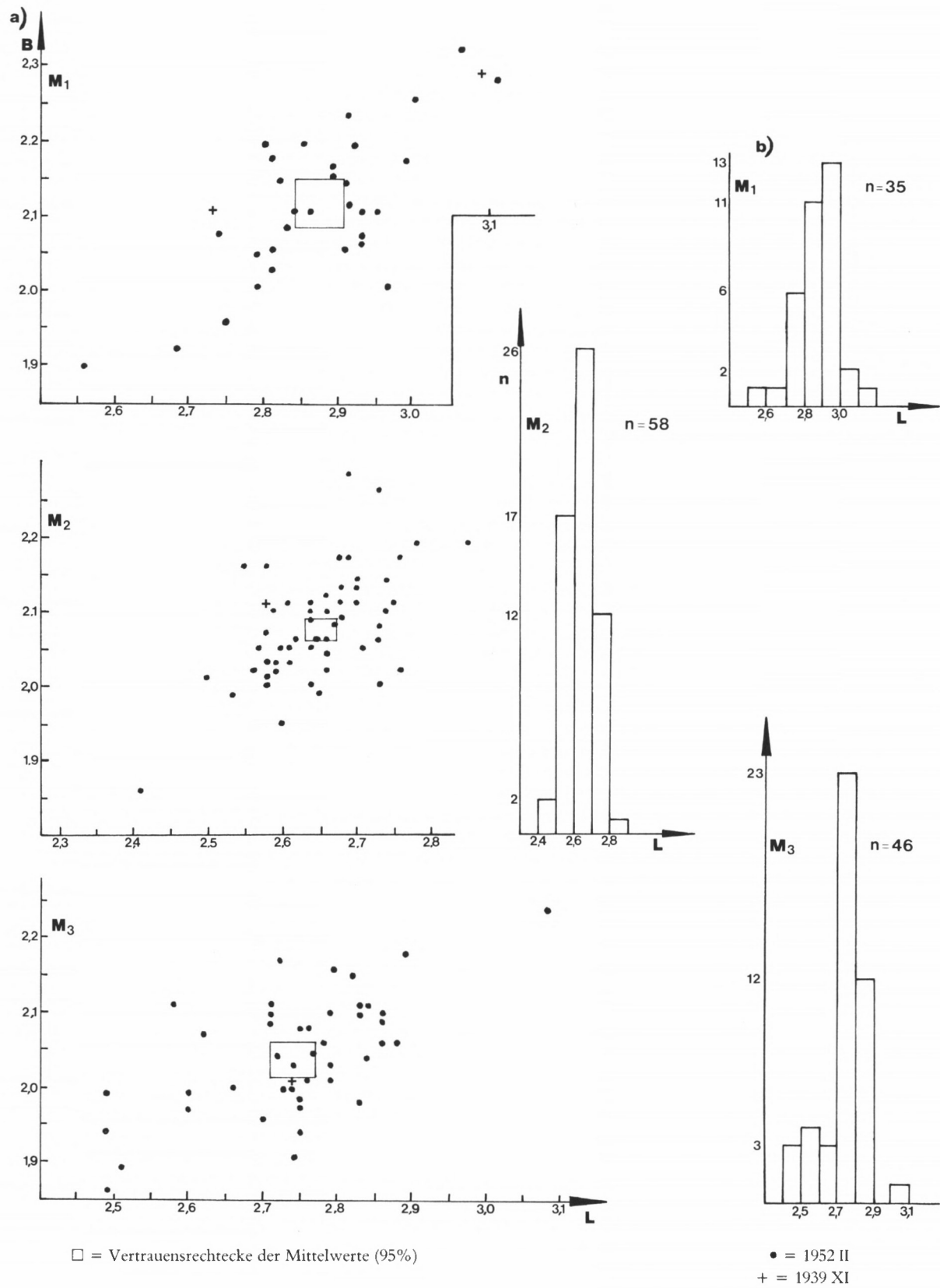
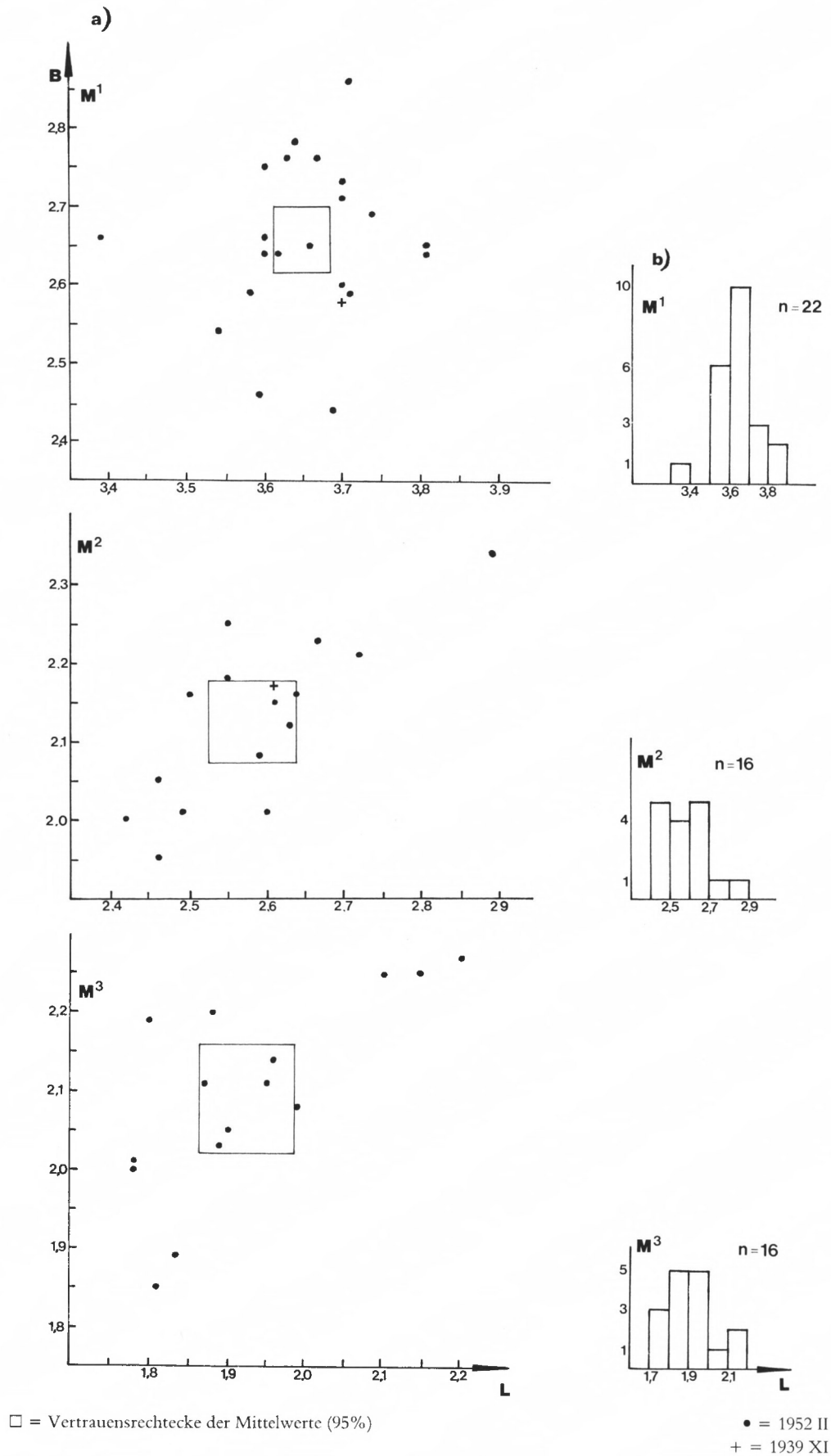


Abb. 55: Darstellung der Längen- und Breitenwerte der M_{inf} von *Melissiodon* aus Gaimersheim: a = Punktediagramme (Länge und Breite), b = Histogramme der Längenwerte.



Ergänzende Beschreibungen ausgewählter Zahnbereiche und Bemerkungen zu deren Variabilität

Mandibularbezahnung (siehe Abb. 57–59)

M₁. Die Zähne dieser Zahnposition antero-labial etwas verlängert durch ein deutlich entwickeltes Anteroconid (jedoch schwächer als die anderen Hügel), antero-lingual abgerundet. Anteroconid deutlich ausgeprägt, mit lingualem und labialem Anterolophid. Linguales Anterolophid häufig verbunden mit vorderem Teil des Metaconidkomplexes; seltener zusätzlich oder ausschließlich ein caudaler Grat aus dem Anteroconid möglich, der an Metalophulid II anbindet (z. B. 67, 127). Labiales Anterolophid überwiegend an Protoconid, zum Teil diese Verbindung auch unterbrochen (z. B. 100).

Metalophulid II grundsätzlich ausgebildet, reicht bis zum lingualen Zahnrand, ist selten in Protoconidnähe unterbrochen (z. B. 136). Am lingualen Zahnrand vereinzelt ein Mesostylid (z. B. 122) ausgebildet, meist deutlich separiert.

Mesoconid etwa in Zahnmitte, Ectolophid von Posterolophid über Mesoconid bis Metalophulid II reichend. Verbindung Mesoconid-Metalophulid II vereinzelt mit kurzem labialem Sporn (z. B. 122), selten unterbrochen (z. B. 105).

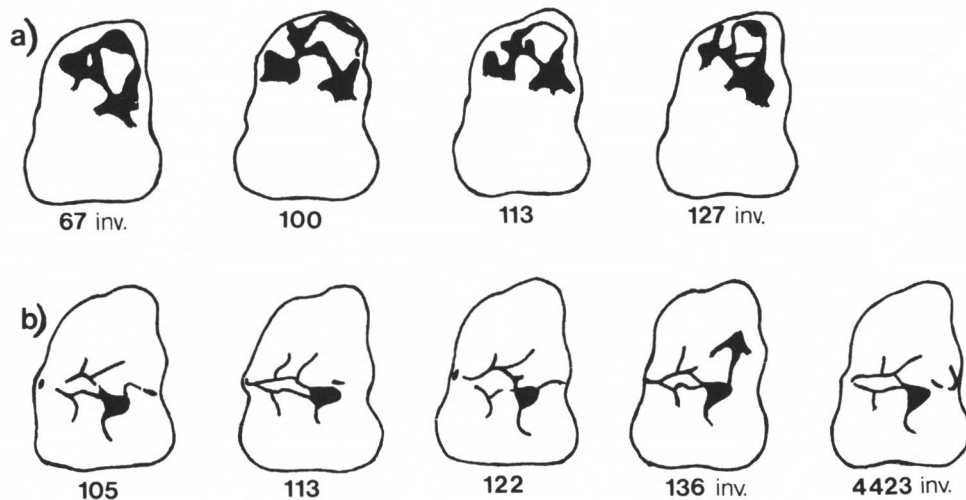


Abb. 57: *Melissiodon chaticus* aus Gaimersheim (BSP): a = mesialer Zahnbereich, b = zentraler Zahnbereich (ca 10-fach).

Ein Mesolophid ist immer ausgebildet, entspringt meist dem mesialen, manchmal auch dem zentralen Bereich des Mesoconid. Mesolophid annähernd geradlinig bis s-förmig geschwungen, transversal orientiert, vereinigt sich vor Erreichen des lingualen Zahnrandes mit Metalophulid II.

Bei einigen Zähnen ein feiner Grat labial vom Mesoconid ausgebildet. Kann etwa zentral oder dem vorderen Bereich des Mesoconid entspringen. Als isolierter kurzer Grat (z. B. 113) oder als Verbindungsgrat zum Protoconid (z. B. 136) ausgebildet. Caudaler Grat aus Protoconid mit integriertem, jedoch relativ deutlichem Ectostylid bei einem Zahn (z. B. 4423).

M₂. Wie beim M₁ grundsätzlich ein kräftiges Metalophulid II ausgebildet, reicht meist bis zum lingualen Zahnrand, hier verbunden mit caudalem Grat aus dem Metaconid (z. B. 4414, 4415); diese Verbindung nur bei wenigen Zähnen unterbrochen (z. B. 107, 4416).

Ein Mesolophid meist zentral aus dem Mesoconid, sehr selten aus dem vorderen oder hinteren Bereich des Mesoconid (z. B. 4445). Mesolophid verläuft nahezu transversal bis zu einem Grat,

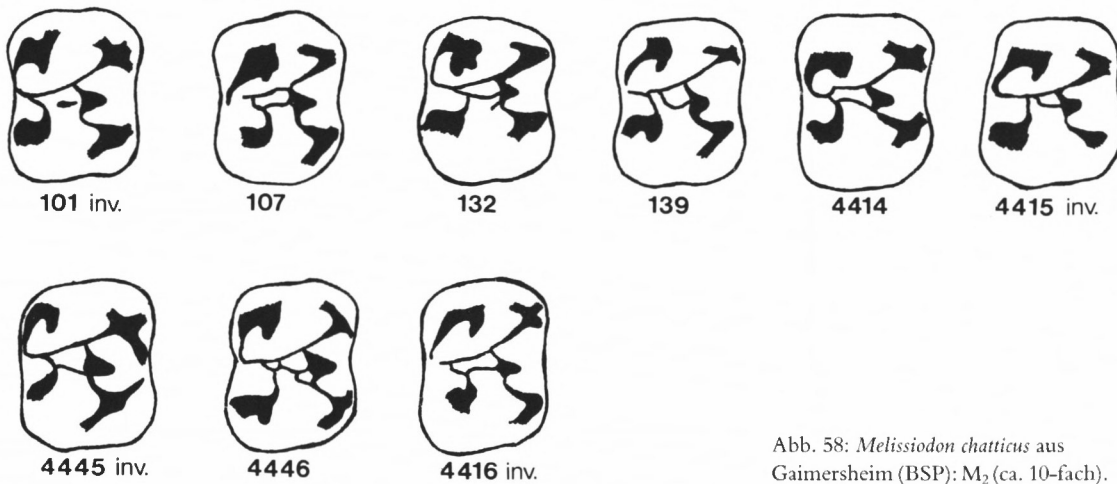


Abb. 58: *Melissiodon chatticus* aus Gaimersheim (BSP): M₂ (ca. 10-fach).

der mesial dem Entoconid entspringt, oder biegt bald hinter dem Mesoconid nach mesial um (z. B. 139) und inseriert in Metalophulid II. Selten entspringt zusätzlich noch ein zweites Mesolophidsporn dem hinteren Mesoconidbereich (z. B. 132, 4446). Mesolophid kann auch nur als kurzer, isolierter Grat in Mesoconidnähe ausgebildet sein. (z. B. 101).

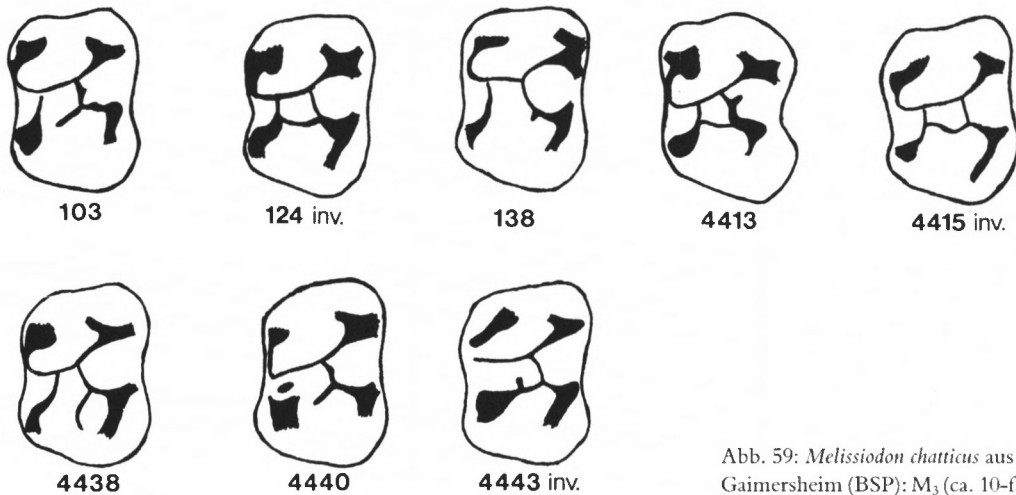


Abb. 59: *Melissiodon chatticus* aus Gaimersheim (BSP): M₃ (ca. 10-fach).

M₃. Deutlich ausgebildetes Metalophulid II, verläuft ähnlich wie beim M₂, reicht nur einmal nicht an Metaconid (4443).

Nur zum Teil ein kleines Mesoconid ausgebildet (z. B. 103), nie ein Mesolophid.

Dagegen ein Hypolophid in verschiedenen Ausbildungsvarianten: durchgehend (z. B. 124, 4413, 4415), unterbrochen (z. B. 103, 4440), caudal umgebogen (z. B. 4438) oder nur als Andeutung (z. B. 138).

Maxillarbezahnung (siehe Abb. 60–63)

M¹. Anteroconusbereich kräftig ausgebildet; besteht aus einem lingualen und einem labialen Anteroconus (z. B. 71), welche den Zahn in mesialer wie auch in labialer Richtung vergrößern. Verbindungsgrat zwischen lingualen und labialen Anteroconus kann geradlinig (z. B. 78, dann Grube dazwischen relativ klein) oder abgelenkt (z. B. 70, dann Grube dazwischen größer) sein.

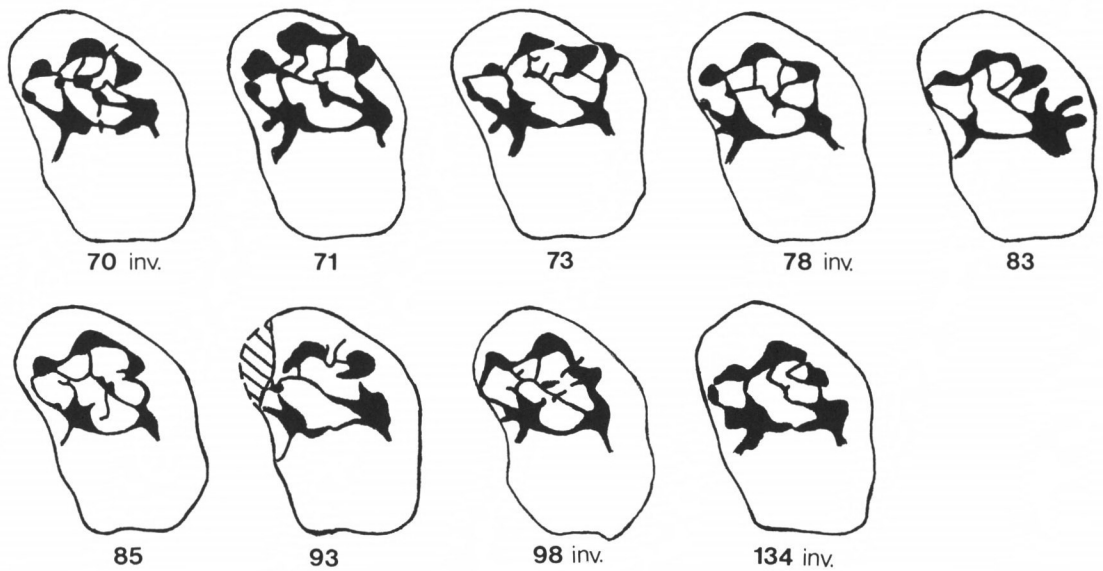


Abb. 60: *Melissiodon chaticus* aus Gaimersheim (BSP): mesialer Zahnbereich von M¹ (ca. 10-fach).

Zwischen lingualem Anteroconus und Protoconus immer ein Protostyl (z. B. 78) ausgebildet, besitzt durch die anbindenden Grate eine V-Form. Öffnung des „V“ transversal Richtung labialem Zahnrand (z. B. 83) oder stärker mesial Richtung lingualem Anteroconus (z. B. 134). Zwischen labialem Anteroconus und Paraconus am labialen Zahnrand grundsätzlich ein kleines Parastyl ausgebildet (z. B. 134).

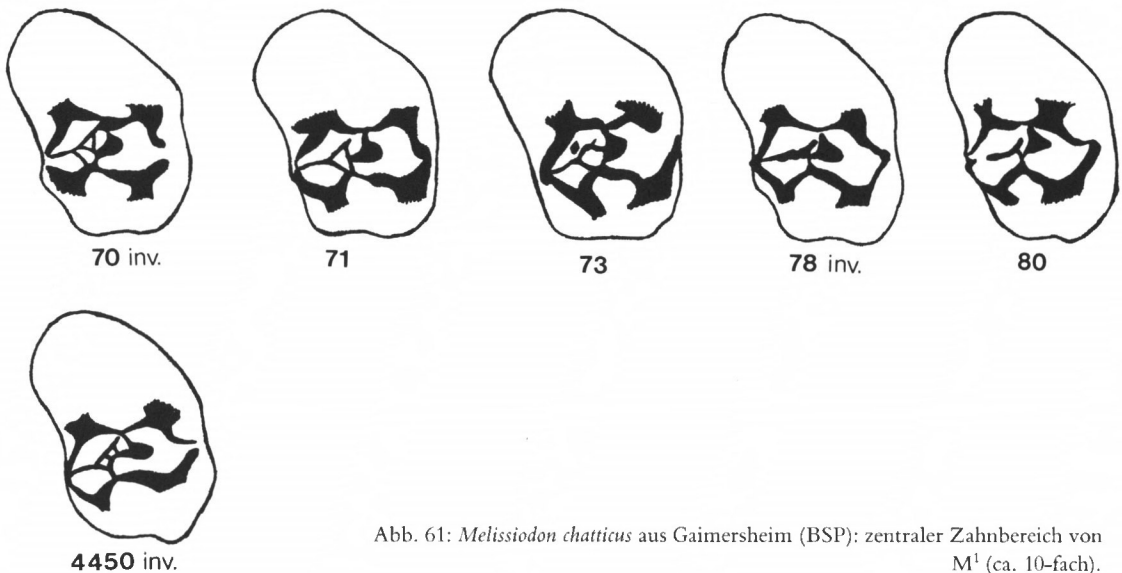


Abb. 61: *Melissiodon chaticus* aus Gaimersheim (BSP): zentraler Zahnbereich von M¹ (ca. 10-fach).

Vom Protoconus diagonal nach vorn auf den Anteroconusbereich verläuft immer ein Protolophulus I, kann jedoch sehr in seiner Ausbildungsform variieren (z. B. 73, 83, 85, 93): geradlinig bis leicht geschwungen (z. B. 93), zum Teil mit kleinen integrierten Hügelchen (z. B. 70, 85), verschiedene Verbindungsgrate vom Protolophulus I zum Protostyl (z. B. 78), zum lingualen (z. B. 73, 83) und labialen Anteroconus (z. B. 71) wie auch zum Paraconus (z. B. 98) möglich.

Mesoconus mesial an Protolophulus II, caudal an Metaloph angebunden. Mesoloph reicht selten nicht bis zum labialen Zahnrand (z. B. 80); die Verbindung zum Metaloph, Mesoconus und Protolophulus II über verschiedene Grate möglich (z. B. 70, 71, 73, 78, 4450).

Selten ein Entostyl, nie ein Mesostyl ausgebildet.

M². Protolophulus II vom Protoconus zum mesialen Bereich des Mesoconus durchgehend, vom Paraconus aus nur ein kürzerer Grat ausgehend, der grundsätzlich frei endet (z. B. 75, 76, 4459).

Mesoloph am labialen Zahnrand überwiegend verbunden mit longitudinal orientiertem Grat zwischen Paraconus und Metaconus (z. B. 4456). Verbindungsmöglichkeiten der Grate im zentralen Zahnbereich labial vom Mesoconus sehr variabel (z. B. 72, 75, 84, 4454).

Metaloph zum Teil annähernd transversal, jedoch leicht gebogen ausgebildet (z. B. 75), meist vom Metaconus und vom Hypoconus annähernd diagonal auf den Mesoconus zulaufend (z. B. 72).

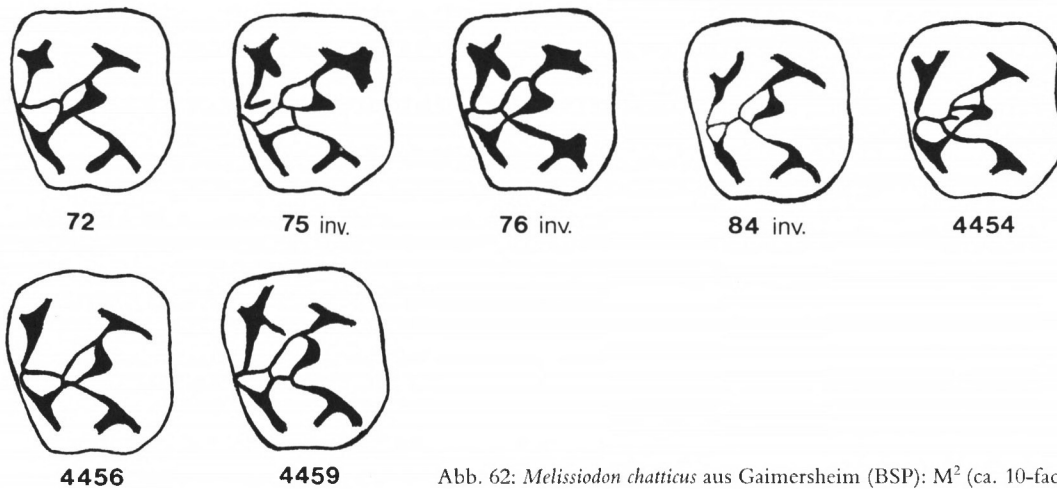


Abb. 62: *Melissiodon chatticus* aus Gaimersheim (BSP): M² (ca. 10-fach).

M³. Bei den Zähnen dieser Zahnposition nur der mesiale Zahnbereich wenig variabel, übrige Zahnbereiche mit großer Variabilität.

Grundsätzlich ein diagonalen, caudal-extern orientierter Protolophulus II vom Protoconus aus vorhanden; kann fast transversal verlaufen und dicht hinter Paraconus in caudalen Grat aus Paraconus inserieren (z. B. 68); oder diagonal caudal orientiert sein (z. B. 4462) und deutlich geschwungenen Verlauf zeigen (z. B. 81). Im caudalen Zahnbereich verschiedene transversale, longitudinale und diagonale Grate möglich (z. B. 71, 134, 4461, 4462).

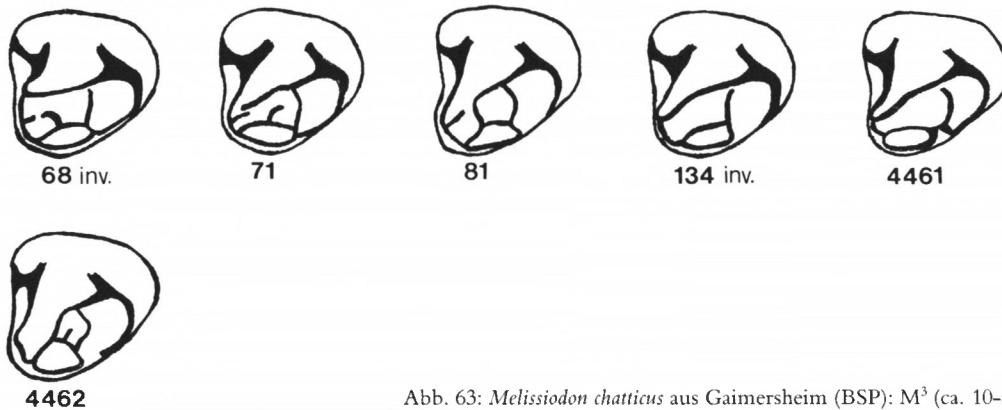


Abb. 63: *Melissiodon chatticus* aus Gaimersheim (BSP): M³ (ca. 10-fach).

Differentialdiagnosen:

Melissiodon chaticus unterscheidet sich in folgenden Merkmalen von *Melissiodon emmerichi*:

- Mandibular-Bezahnung größer
- M₁: – Anteroconid deutlich terminal, streckt den Zahn in die Länge
- M₃: – labialer Zahnbereich caudal etwas verlängert
 - Hypoconid meist weiter entfernt vom caudalen Zahnende.
- M² größer
- M³: – mit deutlich ausgebildetem Hypoconus
 - Protolophulus II nie in Paraconus einmündend.

Melissiodon chaticus unterscheidet sich in folgenden Merkmalen von *Melissiodon schalki*:

- größere Dimensionen
- M¹: – deutlicher extern verschobener labialer Anteroconus
 - labialer und lingualer Anteroconus deutlicher getrennt, dadurch Verbindungsgrat deutlicher (v-förmig geknickt oder geradlinig)
 - linguale Hügel voluminöser
- M³: – stärker längsgestreckt
 - grundsätzlich längerer und kräftigerer Protolophulus II, verläuft meist deutlicher diagonal; caudales Ende des Protolophulus II überwiegend angebunden
 - Zahnmuster im zentralen und caudalen Bereich wesentlich komplizierter.

Melissiodon chaticus unterscheidet sich in folgenden Merkmalen von *Melissiodon schröderi*:

- größere Dimensionen, besonders bei den Maxillarmolaren
- insgesamt kräftiger ausgebildete Hügel
- deutlichere Verlängerung des M₁ nach mesial; Anteroconid bildet den terminalen Punkt des Zahnes
- Metaconidkomplex voluminöser, Hügelteile stärker verschmolzen (Trennung der beiden Hügelteile nur durch eine den Zahn antero-intern hinablaufende Rille)
- M¹: – kräftigere Ausbildung der Elemente im Anteroconus-Bereich
 - labialer Anteroconus deutlicher extern versetzt
 - Protostyl stärker, mit deutlichem „Vorder-“ und „Hinterarm“
 - schwacher Verbindungsgrat zwischen Protoconus und Protostyl meist vorhanden
 - häufig Quergrate senkrecht zum Protolophulus I (Protoconus – lingualer Anteroconus) zwischen Protostyl und lingualem Anteroconus
 - mesialer Grat aus labialem Anteroconus teilweise kräftiger
- kräftigere Wölbung des Lingualabhangs am M³.

Melissiodon chaticus unterscheidet sich in folgenden Merkmalen von *Melissiodon quercyi*:

- M_{inf.} größer
- insgesamt voluminösere Hügel
- M₁: – Anteroconidbereich: Anteroconid ungeteilt
- M₂: – Metalophulid I diagonal orientiert, mesial umgebogen, häufig mit kleinem, lingualem Sporn
 - Ectolophid zwischen Hypoconid und Mesoconid länger und weniger gebogen
- M₃: – stets einfaches Hypolophid, vom Ectolophid intern-caudal auf das Ectolophid gerichtet.

Bemerkungen zum Habitus der Mandibeln (vgl. Abb. 64)

Die Form des Unterkiefers von *Melissiodon* zeigt einige ungewöhnliche Ausbildungsformen. Aus der Spaltenfüllung von Gaimersheim liegt mit mehr als 30 Unterkieferfragmenten ein für die Gattung *Melissiodon* reichhaltiges Material vor. Dies gestattet, auch auf die Merkmale des Unterkiefers und deren Variabilität näher einzugehen.

Auffallend ist der insgesamt „schlanke“ Habitus der Mandibeln. Dies betrifft zum Einen den vorderen Bereich des Unterkiefers. Der Durchmesser der den Incisiven umhüllenden Knochenpartie besitzt einen nur geringfügig größeren Durchmesser als der Schneidezahn selbst. Weiterhin folgen diese Knochenpartien der Rundung des Incisiven von dessen Alveole bis etwa unterhalb des M_2 . Bei Cricetiden sind die Knochenpartien unter- und oberhalb des Incisiven deutlich stärker und erhöhen somit den Querschnitt der Mandibel (vgl. Abb. 66 und 67). Dies wirkt sich sowohl im Bereich des Diastema wie auch unterhalb der Molaren aus.

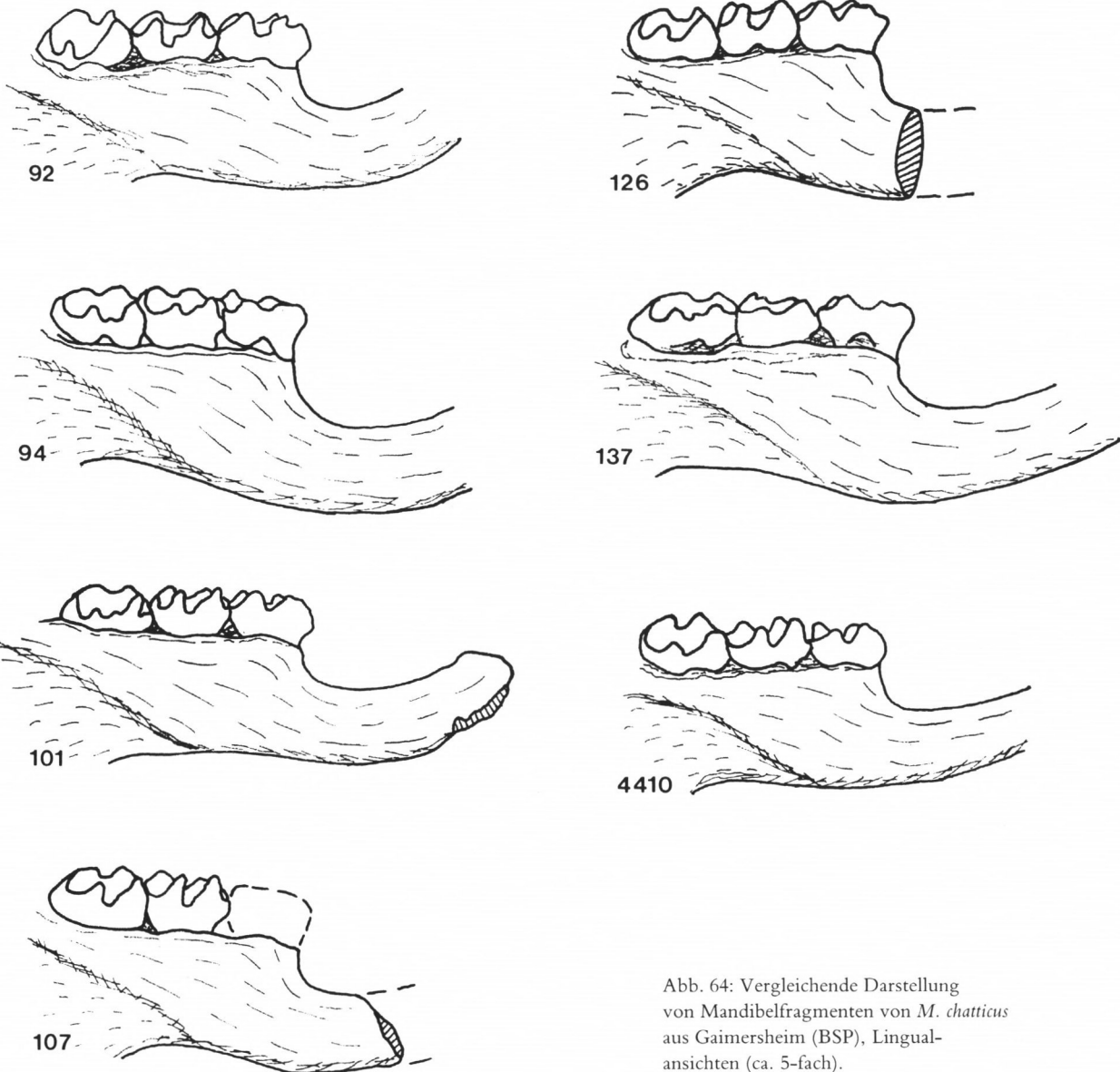


Abb. 64: Vergleichende Darstellung von Mandibelfragmenten von *M. chaticus* aus Gaimersheim (BSP), Lingualansichten (ca. 5-fach).

Das Diastema ist bei den *Melissiodon*-Mandibeln relativ flach und weit ausgebildet. Die Alveolen vom M_1 und vom Incisiven sind relativ weit von einander entfernt (z. B. Abb. 64: 101, 137). Mesial vom M_1 fällt die Linie des Diastema relativ steil ab, um zur Alveole des Incisiven hin deutlich flacher anzusteigen. Diese Ausbildung des Diastemaquerschnitts tritt bei allen vorhandenen *Melissiodon*-Mandibelfragmenten in ähnlicher Weise auf. Eine Ausnahme hierzu bildet die Mandibel 94, wo das Diastema etwas tiefer mit einem steileren Abfall der Partie unterhalb des M_1 , erscheint. Diese Mandibel ist auch unterhalb der Molaren etwas höher. Eine ähnliche Ausbildung zeigt die Mandibel 126, die jedoch nur fragmentarisch erhalten ist. Da bei diesen beiden *Melissiodon*-Unterkiefern die Occlusalmuster der Backenzähne jedoch ohne weiteres innerhalb der Variabilität der übrigen Molaren liegen, soll die oben beschriebene osteologische Abweichung hier nur erwähnt werden, die Existenz einer weiteren *Melissiodon*-Art in Gaimersheim läßt sich daraus keinesfalls ableiten.

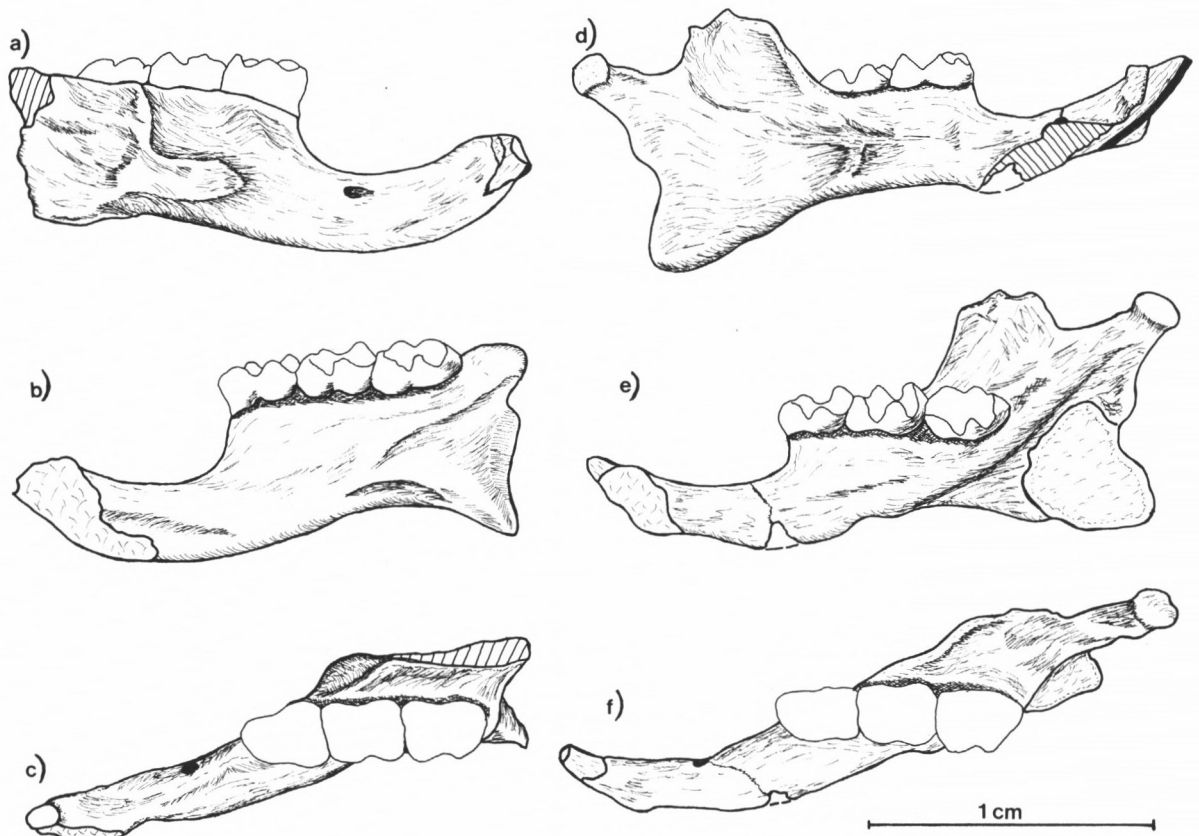


Abb. 65: Mandibeln von *Melissiodon chatticus* aus Gaimersheim (BSP); linke Seite 1952 II 94, rechte Seite 1952 II 4410, a und d = Labialansicht, b und e = Lingualansicht, c und f = Occlusalansicht.

Ein weiterer Bereich morphologischer Variabilität wird in der Occlusalansicht des Unterkiefers erkennbar (vgl. Abb. 65 c und f). Die mesiale Spitze des Masseterdreieckes ist unterschiedlich kräftig ausgebildet, d. h. sie stülpt sich unterhalb des M_2 unterschiedlich weit nach außen. Ebenfalls (geringfügig) variabel ist der Winkel, den die Mesialkante des Processus coronoideus zur Linie der M_{1-3} bildet. Da der Processus coronoideus meistens abgebrochen ist, wird hier darauf hingewiesen, daß sich diese Beobachtung zunächst nur auf die wenigen, einigermäßen

erhaltenen Exemplare stützt. Zur auswertbaren sinnvollen Erfassung der Variabilität sind größere Stückzahlen notwendig.

Die insgesamt auffallend schlanke Form des *Melissiodon*-Unterkiefers läßt vermuten, daß die Vertreter dieses Genus auf jeden Fall zu weniger kräftiger Nagetätigkeit befähigt waren als die Cricetiden. Die feinen Grate und Hügel des Occlusalmusters der Zähne weisen darauf hin, daß die zu zerkleinernde Nahrung wohl nicht allzu hart gewesen ist.

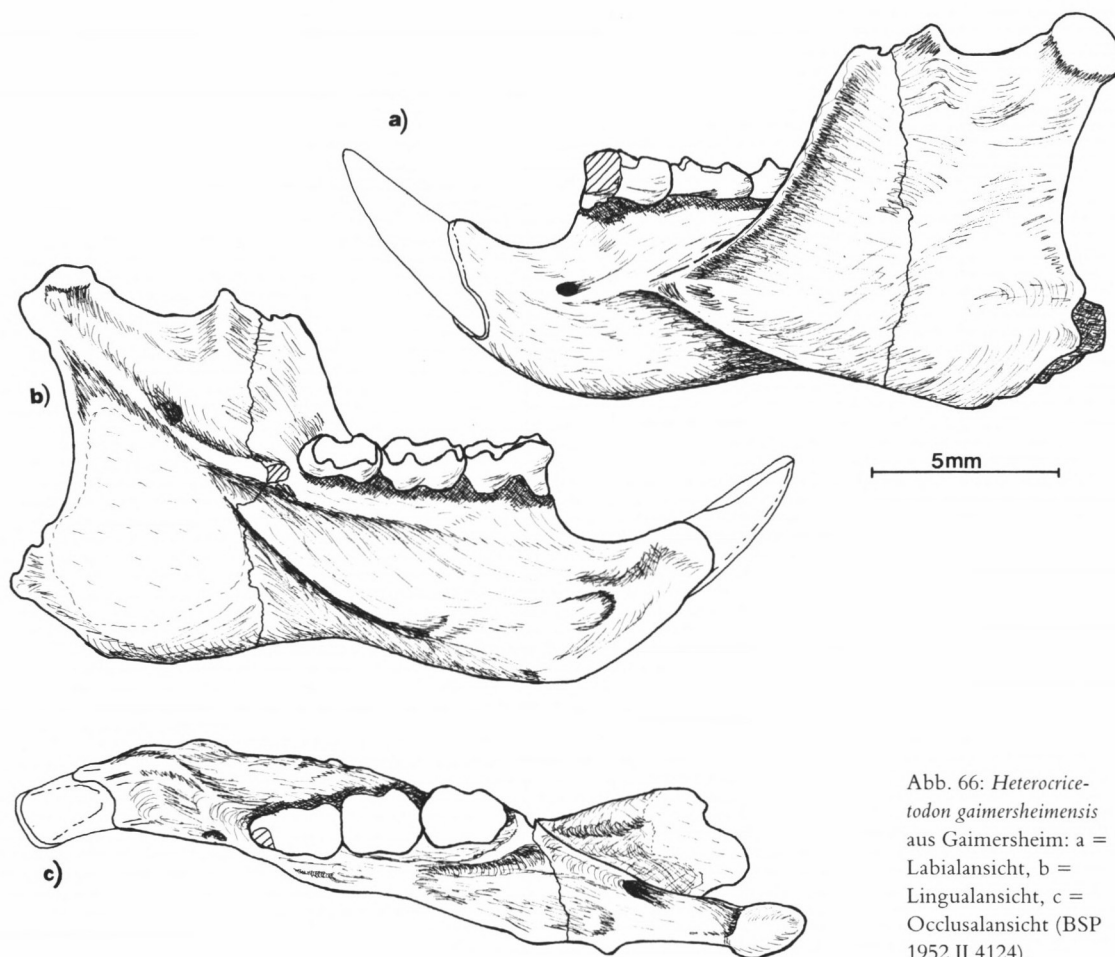


Abb. 66: *Heterocrice-ton gaimersheimensis* aus Gaimersheim: a = Labialansicht, b = Lingualansicht, c = Occlusalansicht (BSP 1952 II 4124).

Zur phylogenetischen Stellung von *Melissiodon chaticus*

Die systematische Eigenständigkeit bzw. Zugehörigkeit der Gattung *Melissiodon* ist seit ihrer Entdeckung (SCHAUB, 1920) immer wieder diskutiert worden. Einige wenige Merkmale (zum Teil bereits von SCHAUB bei der Erstbeschreibung erwähnt) würden in ihrer Kombination die Zuordnung von *Melissiodon* zu den Cricetiden fordern:

- je 3 Molaren im Unter- und Oberkiefer
- Molaren 4-hügelig
- im mesialen Zahnbereich der M1: deutliche Entwicklung eines Anteroconus (bzw. -id)
- M3 reduziert und vereinfacht.

Einige wichtige Argumente verbieten jedoch die Zuordnung dieser Gattung zu irgendeiner bereits bestehenden Familie. Bei HRUBESCH sind folgende zahnmorphologische Merkmale bereits ausführlich diskutiert worden:

- Molaren: - Querschnitte der Grate und Hügel: überwiegend schmal, hoch, steilwandig
 - Täler tief, von der Grundfläche größer als die Grate und Hügel
 - Strukturelemente zum Teil nicht homologisierbar
 - Zahnbau wird bei den jüngeren Formen komplizierter.

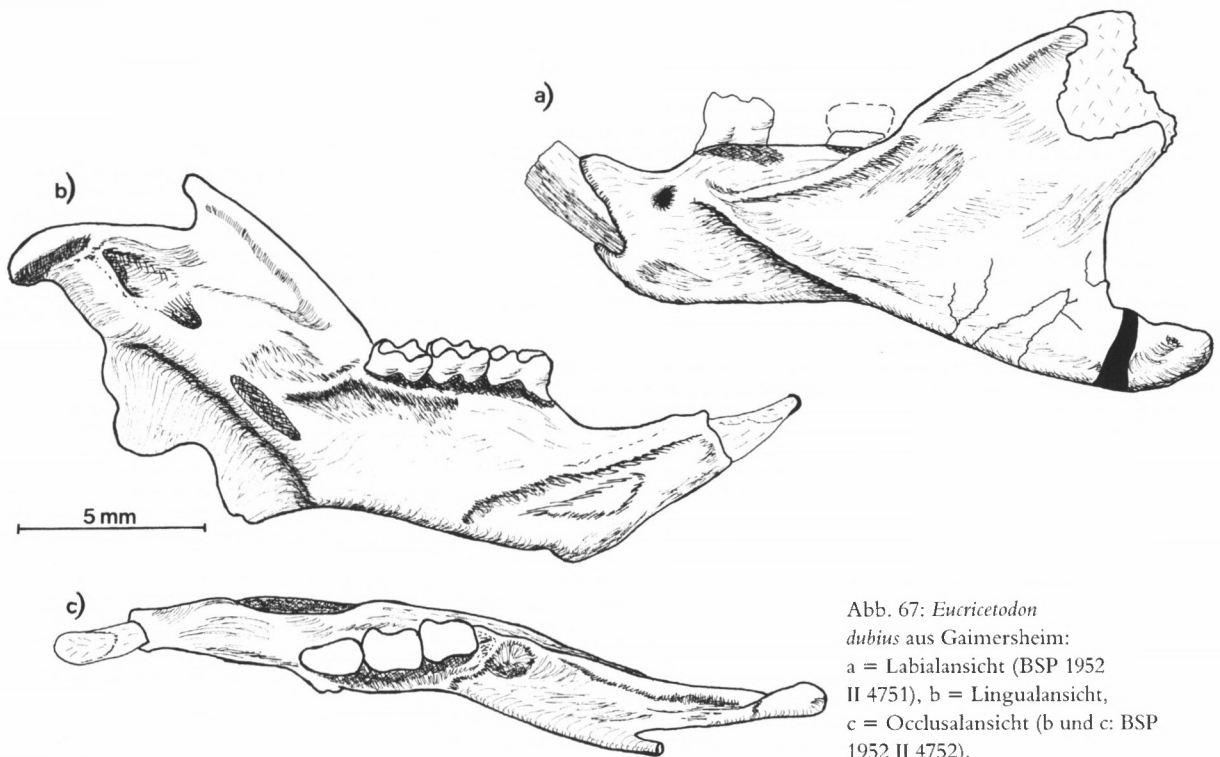


Abb. 67: *Eucricetodon dubius* aus Gaimersheim:
 a = Labialansicht (BSP 1952 II 4751), b = Lingualansicht,
 c = Occlusalansicht (b und c: BSP 1952 II 4752).

Auch einige osteologische Merkmale verbieten die Zuordnung von *Melissiodon* zu einer der bereits bestehenden Familien:

- Maxilla: - Foramen infraorbitale weit
 - Jochbogen „waagrecht absteigende Spange“ (SCHAUB 1933: 247);
- Mandibel: - insgesamt deutlich schlanker als bei Cricetiden, vor allem in den Knochenpartien des Diastema, die den Incisiven umhüllen
 - nicht so hoch unter den Molaren
 - Foramen mentale weit mesial vom M_1
 - Masseterdreieck viel schwächer abgesetzt vom Ramus mandibulae.

Ähnlichkeiten in einigen zahnmorphologischen Merkmalen weisen auf engere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Gattungen *Melissiodon* und *Edirnella* hin. Diese Merkmale wurden bei ÜNAY-BAYRAKTAR (1989: 34) bereits ausführlicher diskutiert. Die Zusammenfassung dieser beiden Gattungen zu einer Subfamilie (Melissiodontinae ÜNAY-BAYRAKTAR, 1989) dürfte jedoch ohne nähere Kenntnis über die Ausbildungsformen von Schädel und Mandibel etwas voreilig sein. Ein Vergleich der schädelanatomischen Merkmale und der Unterkiefer verbietet vor allem auch das Zusammenfassen von *Melissiodon* und *Paracricetodon* zur Familie der Melissiodontidae (im Sinne von ÜNAY-BAYRAKTAR, 1989).

Nach heutigem Kenntnisstand bleibt als einzige Schlußfolgerung, die Familie der Melissiodontidae SCHAUB, 1925 mit der alleinigen Gattung *Melissiodon* beizubehalten.

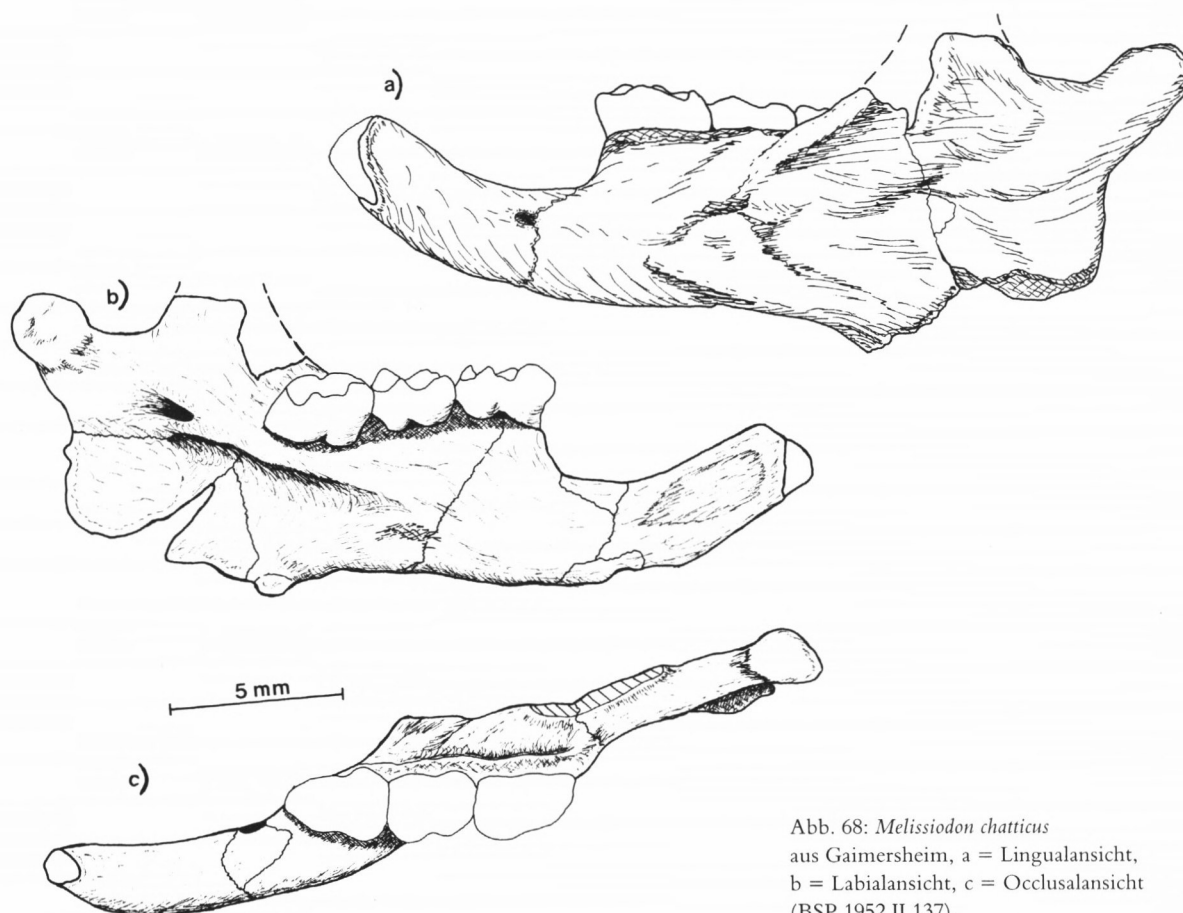


Abb. 68: *Melissiodon chatticus*
aus Gaimersheim, a = Lingualansicht,
b = Labialansicht, c = Occlusalansicht
(BSP 1952 II 137).

Familie DIPODIDAE WATERHOUSE, 1842

Einleitung

In Asien tauchen die ersten Dipodiden mit der Gattung *Parasminthus* im Obereozän auf. Aus dem Oberoligozän in W-Europa (MP 26: La Devèze, Mas de Pauvie) ist als älteste Form *Plesiosminthus promyaron* bekannt. Für Gaimersheim (MP 28) stellte FREUDENBERG (1941) die Art *Plesiosminthus bavaricus* auf. *Plesiosminthus schaubi* kommt nur im Niveau von Coderet (MP 30) vor. Aus der Schweizer Molasse hat ENGESSER (1987) aus dem Niveau „Brochene Fluh 53“ (terminales Oligozän, MP 30: Findreuse 11 u. 14) die deutlich größere Art *Plesiosminthus wini-stoerferi* bekannt gemacht. Im Untermiozän (bis MN 2a) wird nur *Plesiosminthus myaron* beschrieben. Die verschiedenen *Plesiosminthus*-Arten wurden zum Großteil nur auf der Grundlage geringer Materialmengen aufgestellt.

Die Gattung *Plesiosminthus* wird hier zur Familie der Dipodidae gestellt. Diese wird hier als die einzige Familie der Dipodoidea (im Sinne von ELLERMANN, 1940) betrachtet. Das neubearbeitete Material aus Gaimersheim hat bezüglich der systematischen Stellung von *Plesiosminthus* innerhalb der Dipodidae und für die Zuordnung zu einer der Unterfamilien keine weiterbringenden Funde (z. B. des Postcranialeskelettes) geliefert.

Biometrie

Die Abbildung 69 zeigt, wie die Meßlinien angelegt wurden, um Länge und Breite der *Plesiosminthus*-Zähne zu ermitteln. Dies erfolgt in Anlehnung an die von HUGUENEY & VIANEY-LIAUD (1980: 323 und Abb. 3) gewählte Methode.

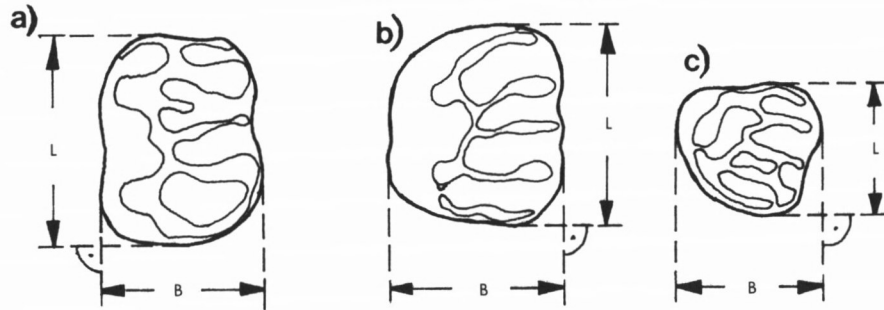


Abb. 69: Lage der Meßlinien bei *Plesiosminthus* für L (= Länge) und B (= Breite), a = M₂, b = M¹, c = M³.

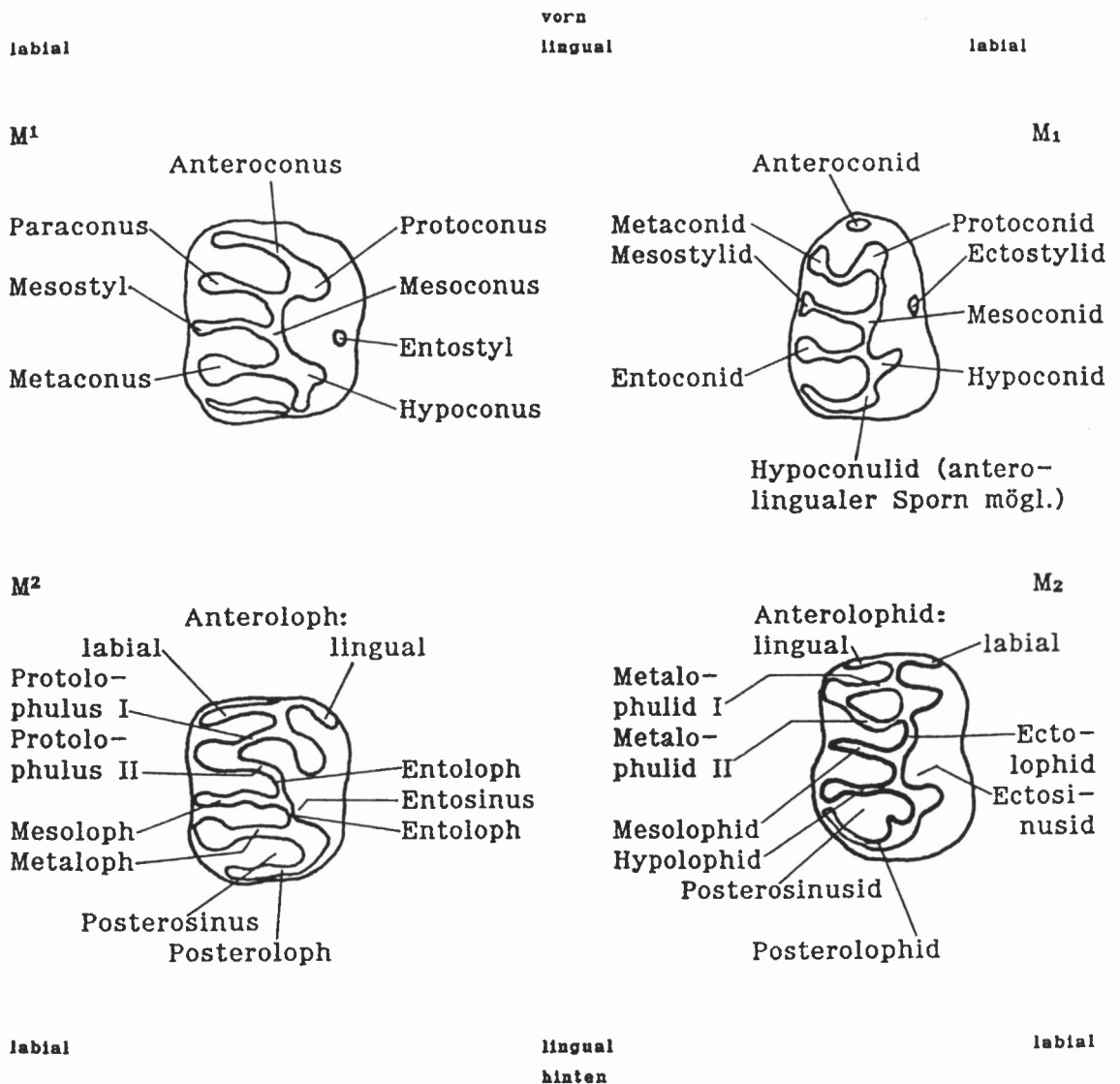


Abb. 70: Bezeichnungen für die Zahnkronenelemente von *Plesiosminthus*.

Nomenklatur

In Abbildung 70 sind die Bezeichnungen wiedergegeben, die in den Beschreibungen der Zahnkronenmerkmale von *Plesiosminthus* verwendet wurden. Quergrate, die niemals doppelt auftreten, sind mit der Endung -lophid bzw. -loph bezeichnet. Ist eine Verdoppelung dieser Grate möglich, so erhalten deren Bezeichnungen die Endung -lophulid I/II bzw. -lophulus I/II. Diese Benennungen erfolgen nach WOOD & WILSON (1936).

Gattung *Plesiosminthus* VIRET, 1926

Originaldiagnose: VIRET, 1926: 70,
 erweiterete Diagnose: SCHAUB, 1930: 617–618,
 Typusart: *Plesiosminthus schaubi* VIRET, 1926,
 weitere Arten: *P. promyarion* SCHAUB, 1930,
 P. myarion SCHAUB, 1930,
 P. winistoerferi ENGESSER, 1987.

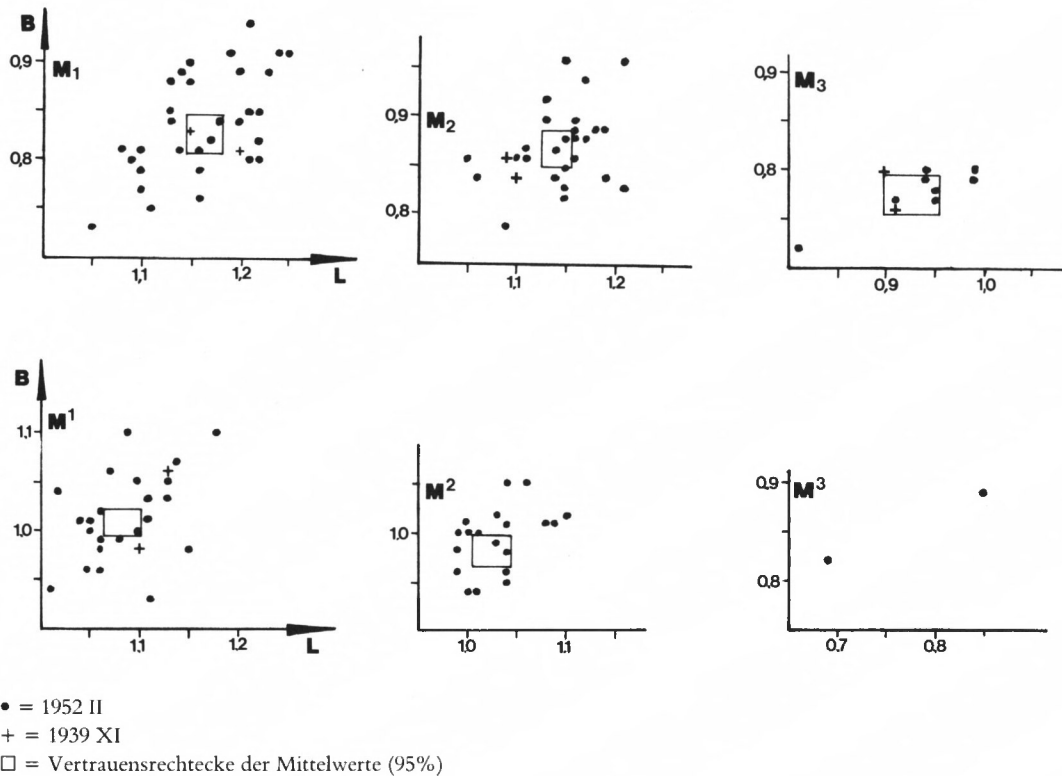


Abb. 71: Darstellung der Längen- und Breitenwerte von *Plesiosminthus promyarion* aus Gaimersheim in Punktediagrammen.

***Plesiosminthus promyarion* SCHAUB, 1930**

(Abb. 73–74, 78, 80 d–f, 81, Taf. I c)

Synonymie:

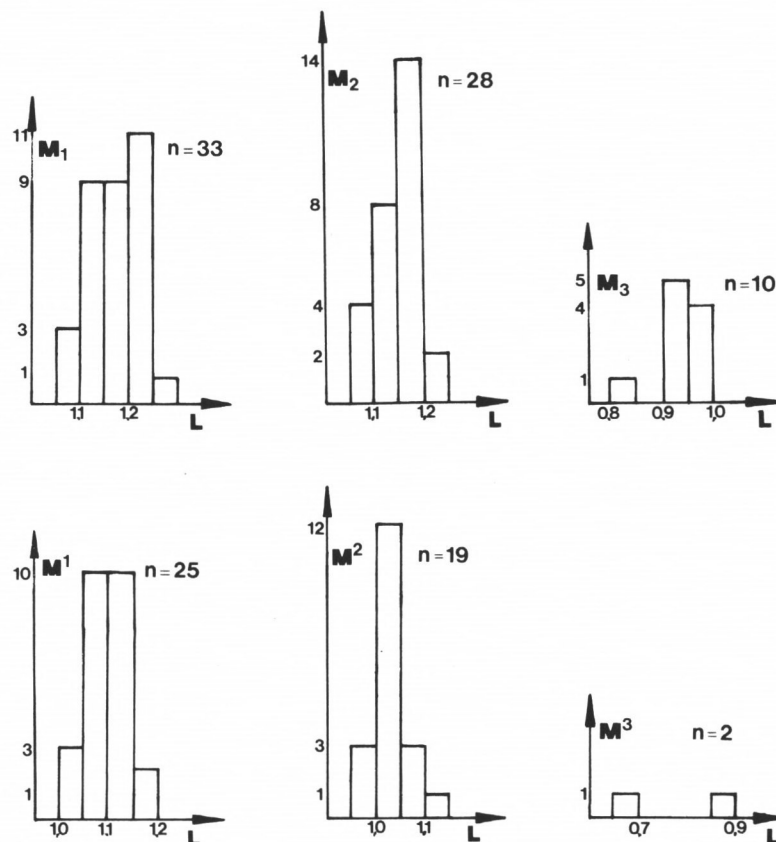
- 1853: *Myarion minutum* nob. oder *Myarion angustidens* nob. – POMEL: Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles: S. 31,
- v – 1925: ?*Cricetodon* sp. – SCHAUB: Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs: S. 52, Taf. II: Abb. 10,
- v – 1925: *Cricetodon* sp. – SCHAUB: Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs: S. 52, Taf. IV: Abb. 17,
- v – 1930: *Plesiosminthus promyarion* n.sp. – SCHAUB: Fossile Sicistinae: S. 625,
- v – 1941: *Plesiosminthus bavaricus* n.sp. – FREUDENBERG: Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim: S. 110, Abb. 8, Taf. XII, Abb. 17.

Holotypus: M₃, AU 1214, NMBS,

Typlokalität: Puy-de-Montdoury (bei Les Chaufours, Auvergne),

Originalbeschreibung: SCHAUB, 1930: 625,

'Diagnose nouvelle': HUGUENEY & VIANEY-LIAUD, 1980: 307.

Abb. 72: Darstellung der Längenwerte von *Plesiosminthus promyarion* aus Gaimersheim in Histogrammen.

		M ₁	M ₂	M ₃	P ⁴	M ¹	M ²	M ³
L	n	34	32	11	01	28	23	03
	min.	1,05	1,05	0,81	—	1,01	0,99	0,63
	mittl.	1,16 ⁺ /-0,009	1,14 ⁺ /-0,007	0,93 ⁺ /-0,015	0,50	1,09 ⁺ /-0,008	1,03 ⁺ /-0,007	0,72
	max.	1,25	1,21	0,99	—	1,18	1,10	0,85
	S	0,051 ⁺ /-0,006	0,041 ⁺ /-0,005	0,050 ⁺ /-0,011	—	0,044 ⁺ /-0,006	0,034 ⁺ /-0,005	—
	V	4,37 ⁺ /-0,530	3,56 ⁺ /-0,445	5,35 ⁺ /-1,141	—	3,99 ⁺ /-0,533	3,29 ⁺ /-0,485	—
		M ₁	M ₂	M ₃	P ⁴	M ¹	M ²	M ³
B	n	34	31	11	01	28	22	02
	min.	0,73	0,79	0,72	—	0,93	0,94	0,82
	mittl.	0,84 ⁺ /-0,009	0,87 ⁺ /-0,007	0,78 ⁺ /-0,007	0,60	1,01 ⁺ /-0,009	0,99 ⁺ /-0,007	0,86
	max.	0,94	0,96	0,80	—	1,10	1,05	0,89
	S	0,051 ⁺ /-0,006	0,039 ⁺ /-0,005	0,024 ⁺ /-0,005	—	0,045 ⁺ /-0,006	0,032 ⁺ /-0,005	—
	V	6,09 ⁺ /-0,738	4,48 ⁺ /-0,569	3,12 ⁺ /-0,665	—	4,45 ⁺ /-0,595	3,22 ⁺ /-0,485	—

Tabelle 10: Statistische Werte der Backenzähne von *Plesiosminthus promyarion* aus Gaimersheim.

Materialnachweis: siehe Anhang.

Zahnbeschreibungen und Variabilität

Mandibularbezahnung (siehe Abb. 73)

M₁. Anteroconid bei fast allen Zähnen als konischer Hügel ausgebildet (einzige Ausnahme 4522: hier nur sehr schwach angedeutet), transversal manchmal leicht in die Breite gestreckt, selten zusätzlich mit einem schwachen Caudalgrat; in diesem Falle mit fast dreieckigem Grundriß (z. B. 531, 538, 539, 4508). Anteroconid überwiegend frei, caudale Anbindung an das Protoconid bei einem Zahn (538) deutlich, bei einem Zahn (539) schwach.

Protoconid und Metaconid deutlich höher als Anteroconid; Protoconid überragt das Metaconid meist noch geringfügig; Protoconid deutlich höher als das Metaconid bei 4523. Metalophulid II bei drei Zähnen annähernd gerade (536, 4523, 4558), überwiegend jedoch gebogen, die konkave Seite dem Anteroconid zugewandt.

Das Ectolophid entspringt dem Protoconid annähernd zentral in caudaler Richtung; diese Verbindung leicht labial verschoben (4518), leicht lingual verschoben (531, 532, 533, 535), getrennt oder nur ganz schwach angedeutet (534, 4516, 4519, 4523). Ectolophid gerade bis leicht geschwungen, mündet in das mehr zentral sitzende Mesoconid. Dieses immer mehr oder weniger deutlich als Hügel ausgebildet, mit fließenden Übergängen in das Ectolophid integriert. Caudale Anbindung des Ectolophid an Hypolophid etwa in der Mitte zwischen Hypoconid und Entoconid. Hypolophid entspringt transversal aus Entoconid, berührt das caudale Ende des Ectolophid und inseriert dann in das Hypoconid.

Mesolophid geradlinig bis leicht geschwungen, nahezu rechter Winkel zum Ectolophid, zur Longitudinalachse jedoch kleiner als 90°. Tal zwischen Mesolophid und Metalophulid II immer schmäler und weniger tief als Tal zwischen Mesolophid und Hypolophid. Mesostyloid als leichte Erhebung in linguales Ende von Mesolophid integriert. Ectostyloid bei 20 Zähnen nicht vorhanden, bei 16 Zähnen schwach bis deutlich ausgebildet als spitzer kleiner Hügel, zum Teil leicht in Längsrichtung gestreckt.

Anbindung des Posterolophid an Entoconid vorhanden, jedoch nur geringfügig über Niveau des Posterosinusid. Hypoconulid immer vorhanden, schwach bis deutlich ausgebildet und dicht

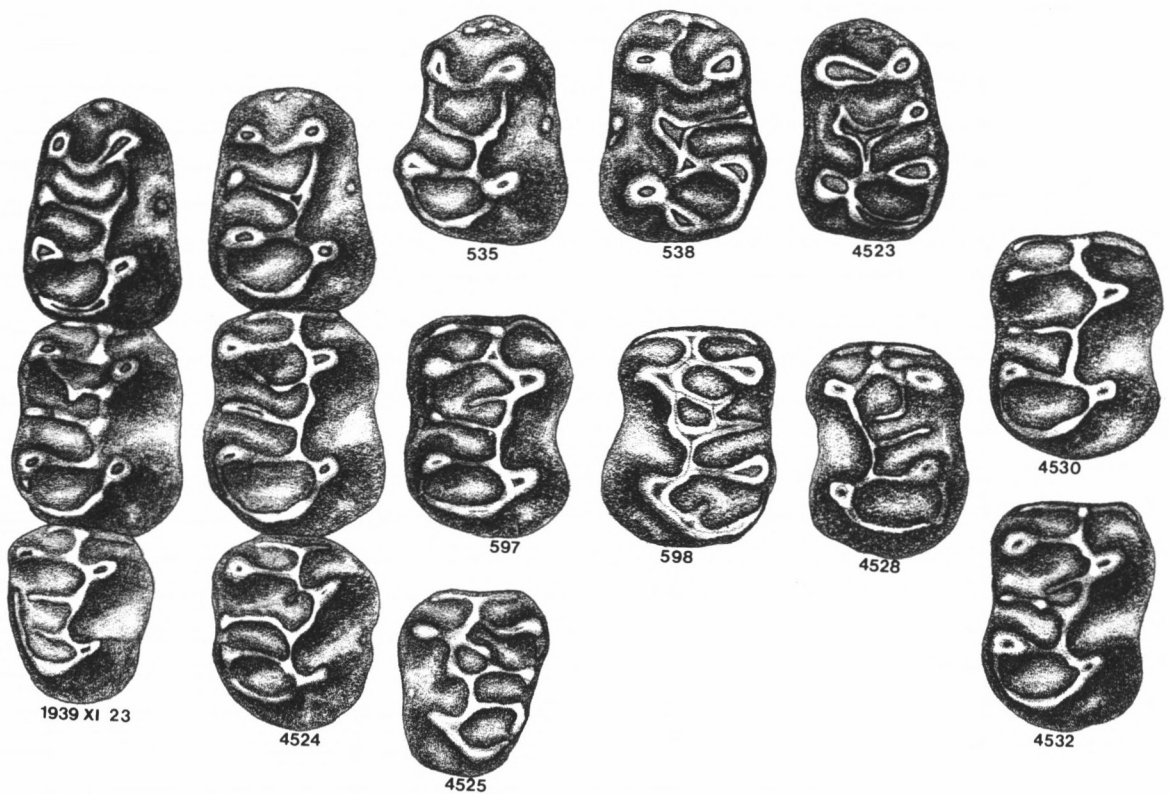


Abb. 73: Mandibularbezahnung von *Plesiosminthus promyaron* aus Gaimersheim (BSP): M_1 = 1939 XI 23, 535, 538, 4523, 4524; M_2 = 1939 XI 23, 597, 598, 4524, 4528, 4530, 4532; M_3 = 1939 XI 23, 4524, 4525 (ca. 25-fach).

beim Hypoconid ins Posterolophid integriert. Selbständiger Hypoconulidarm (im Posterosinusid) nie ausgebildet.

Basis vom Ectosinusid deutlich niedriger oder gleich hoch im Vergleich zur Basis der labialen Täler. Ectostylid kann ausgebildet sein oder fehlen.

M_2 . Anteroconid grundsätzlich vorhanden, jedoch nur als kleines Hügelchen; etwa in der Mitte des mesialen Zahnrandes ausgebildet, über caudalen Grat mit Metalophulid I verbunden; vom Anteroconid je ein linguales und labiales Anterolophid. Linguales Anterolophid verläuft etwa in Höhe der Occlusalfläche, labiales fällt steil ab bis auf Niveau von Ectosinusid.

Metalophulid I (mit lingualem und labialem Anteil) immer ausgebildet, bei 603 labialer Anteil stärker mesial gerichtet, bei 4532 fast longitudinal orientiert. Metalophulid II fehlt bei drei Zähnen. Nur lingualer Anteil des Metalophulid II bei vier (davon einmal ganz schwach), nur labialer Anteil bei neun Zähnen ausgebildet (davon einmal ganz kurz); vollständiges Metalophulid II bei 15 Zähnen (davon einmal sehr schwach, eher kleines Hügelchen und einmal mit Verbindungsgrat an Mesolophid).

Mesolophid verläuft geradlinig bis leicht geschwungen, nie ganz transversal, linguales Ende meist dichter an Metaconid als an Entoconid (kann mesial umbiegen und in diesen inserieren: 593, 600, 601). Mesostylid meist relativ deutlich als konische, linguale Erhebung in Mesolophid integriert, nur bei 4527 schwach isoliert. Mesoconid meist nur als schwache Verdickung im Ectolophid ausgebildet, wo Mesolophid entspringt. Ectolophid mesial in Protoconid, wo Metalophulid II (falls vorhanden) inseriert, caudal in Hypolophid etwa in der Mitte zwischen Entoconid und Hypoconid, letzterer leicht caudal versetzt.

Ectostylid bei 12 Zähnen als schwacher Hügel ausgebildet, sonst fehlend. Hypoconulid schwach bis deutlich, in Hypoconid-Nähe in Posterolophid integriert, bei einem Zahn (598) mit kurzem, antero-lingualem Grat. Posterolophid mündet immer in Entoconid, hier jedoch meist nur geringfügig über Niveau von Posterosinusid.

M₃. Anteroconid (Position wie bei M₂) nur noch sehr schwach ausgebildet; linguales Anterolophid etwa auf Niveau der Occlusalfläche, labiales steil abfallend. Metalophulid I wie bei M₂, einmal (4534) vor Protoconid unterbrochen. Metalophulid II siebenmal nicht vorhanden, zweimal schwacher, posterolingual orientierter Sporn aus dem Metalophulid I in Protoconidnähe (4490, 4524), einmal kräftiger, deutlich bis an Mesolophid und von diesem nur oberflächlich getrennt (4525), einmal vollständiges, insgesamt aber schwaches Metalophulid II mit caudalem Verbindungsgrat zu Mesolophid (4523).

Als eigentliche Hügel nur Protoconid, Hypoconid und Metaconid ausgebildet, letzterer deutlich alle überragend; Entoconid als, wenn auch schwacher Hügel, nur bei 4524; Caudal- und Lingualseite des Zahnes von einem mehr oder weniger durchgehenden Grat begrenzt, darin Mesostylid, Entoconid und Hypoconulid (dieser sehr schwach) als hügelartige Verdickungen integriert. Ectolophid gerade bis leicht geschwungen, Mesoconid wenig deutlich. Mesolophid leicht geschwungen, fast immer bis an lingualen Zahnrand, nur einmal (4490) unterbrochen und mit deutlich abgesetztem Mesostylid.

Maxillarbezahnung (siehe Abb. 74)

P⁴. Von dieser Zahnposition konnte nur ein Exemplar geborgen werden; Lage zentral vor M¹; mit einem Hügel in der vorderen Zahnhälfte, leicht extern versetzt und fast so kräftig ausgebildet wie labiale Hügel von M¹. Caudale Zahnbegrenzung ein Loph mit integriertem, schwach erhabenem, labialem Hügelchen. Eine Zahngrube zwischen dem deutlichen Mesialhügel und dem caudalen Grat, labial offen, lingual begrenzt durch einen Grat, der den caudalen Grat mit dem mesialen Haupthügel verbindet.

M¹. Umriß subquadratisch bis rechteckig, caudal meist etwas verjüngt. Anteroloph bei allen Zähnen deutlich aus Protoconus hervorgehend und auf antero-labiale Zahnecke zulaufend, vor dem Protoconus selten ein schwach angedeuteter lingualer Wulst (z. B. 4541), meist jedoch fehlend; labialer Anteroloph immer mit schwacher labialer Erhebung, als Hügel im eigentlichen Sinne nie ausgebildet; eine schwache Verdickung (Anteroconus?) im Anteroloph in Protoconusnähe selten.

Paraconus und Metaconus deutliche, konische Erhebungen, überragen die restliche Occlusalfläche des Zahnes. Stets nur Protolophulus II ausgebildet. Entoloph caudal aus Protolophulus II in Protoconusnähe, diese Anbindung bei 4547 oberflächlich unterbrochen; Mesoconus wenig markiert; bei einem Individuum (375) lingualer Grat aus Mesoconus in den Entosinus reichend; Entostyl nur bei fünf Zähnen vorhanden, hier relativ undeutlich. Mesoloph bis zum labialen Zahnrand durchgehend, fast transversal orientiert, labial etwas dichter an Paraconus als an Metaconus; konisches, schwach erhabenes Mesostyl in labiales Ende des Mesoloph integriert, nie von diesem separiert.

Posteroloph etwa parallel zu Metaloph, linguale und labiale Enden leicht mesial umgebogen, von Hypoconus oberflächlich leicht abgeschnürt, labial Metaconus gerade nicht erreichend.

M². Diese Zähne unterscheiden sich von den M¹ nur in einigen Merkmalen.

Anteroloph labial deutlich ausgebildet, der bei den M¹ meist fehlende linguale Ast bei M² relativ deutlich. Labialer Anteroloph ungefähr transversal orientiert. Anteroconus immer als Hügelchen erkennbar, der diesem entspringende caudale Grat zum Teil etwa in Diagonalrichtung orientiert. Protolophulus I fast immer (Ausnahme: 374) ausgebildet; Protolophulus II bei 12 Zähnen zwischen mesialem Ende von Entoloph und Protoconus unterbrochen, vollständiger

Protolophulus II nur an zwei Zähnen ausgebildet. Ein mesial frei endender Entoloph kommt achtmal vor, hierbei einmal Protolophulus II kurz und nur in Paraconusnähe; einmal Entolophanbindung an Protolophulus I, hier Protolophulus II sehr kurz und dem Paraconus entspringend. Verbindung Entoloph-Protoconusvorderarm existiert nie; M^2 wirkt intern-caudal reduziert gegenüber M^1 , da Hypoconus weniger ausgebaucht.

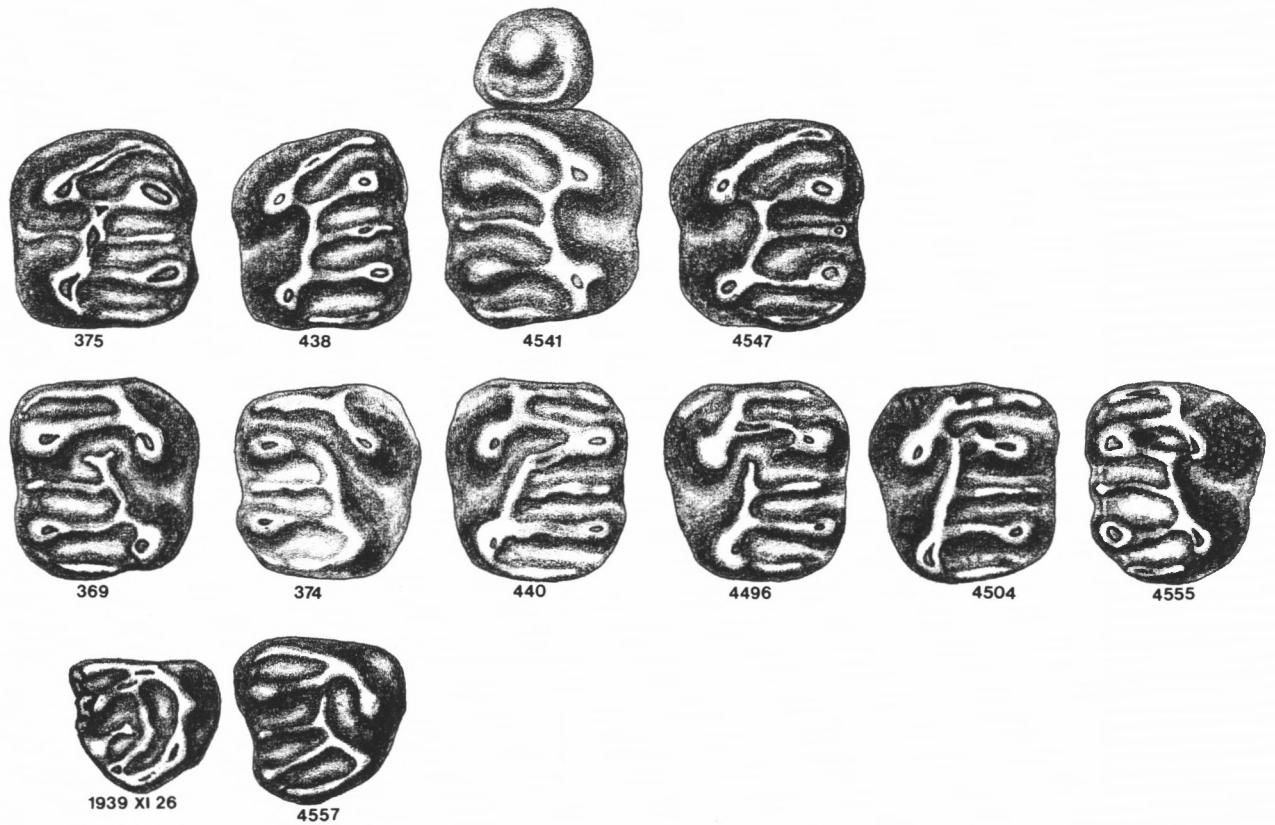


Abb. 74: Maxillarbezahnung von *Plesiosminthus promyarion* aus Gaimersheim (BSP) P^4 = 4541; M^1 = 375, 438, 4541, 4547; M^2 = 369, 374, 440, 4496, 4504, 4555; M^3 = 1939 XI 26, 4557 (ca. 25-fach).

M^3 . Nur drei Zähne dieser Zahnposition, davon zwei in vollständiger Zahnreihe (M^{1-3}). Caudaler Zahnbereich im Vergleich zu M^2 reduziert. Endosinus zwischen Protoconus und Hypoconus deutlich geöffnet (4557), fast geschlossen oder Protoconus und Hypoconus nur als Verdickungen in einen Grat integriert (1939 XI 26), der den Zahn lingual und caudal umläuft. Linguales Vordercingulum einmal angedeutet. Zentraler Zahnbereich in der Anbindung bzw. Abtrennung von Graten mit großer Variabilität. Diese mit M^1 und M^2 nicht vergleichbar, deren Kronenelemente jedoch erkennbar.

Beziehungen

Die verschiedenen *Plesiosminthus*-Arten wurden zum Großteil nur auf der Grundlage geringer Materialmengen aufgestellt. Deshalb war bei den Erstbeschreibungen noch wenig über deren Variabilität bekannt. Dies galt vor allem für die in diesem Zusammenhang relevanten Formen *P. promyarion*, *P. bavaricus* und *P. myarion*. Diese Formen sind sich in der Zahnmorphologie und in der Größe relativ ähnlich (vgl. z. B. HUGUENEY & VIANEY-LIAUD 1980, ENGESSER 1987).

Die oberoligozäne Art *P. promyarion* wurde von SCHAUB (1930) anhand von zwei M_3 (NMBS: Au 1214 und 1215) und zwei I^{sup} vom Puy-de-Montdoury neu beschrieben. Auch einen M_2 von der Rickenbacher Mühle (NMBS: UM 1227) zählte er zu dieser Art.

Die Aufstellung der Gaimersheimer Art *P. bavaricus* gründete FREUDENBERG 1941 ebenfalls auf wenig Material: 6 Molaren in 8 Unterkiefern, 4 Molaren in 2 Oberkiefern und einige (?) Einzelzähne. Er unterschied *P. bavaricus* von den *Plesiosminthus*-Arten *promyarion* und *myarion*: Der M_3 von *P. promyarion* von Puy-de-Mondoury sei schmaler, strukturell aber gleich mit *P. bavaricus*. Ein M^2 von *P. promyarion* aus Rickenbach zeige im Gegensatz zu *P. bavaricus* eine 'doppelte Vorjochkante'. *P. myarion* besitze ebenfalls eine 'doppelte Vorjochkante' am M^2 , ein 'Paraconid' am M_2 und eine 'nur wenig gebogene hintere Trigonidkante' am M_1 .

Die im Miozän (bis MN 2a = Montagu) vorkommende Art *P. myarion* wurde zum ersten Mal von SCHAUB 1925 anhand eines einzelnen M_2 von Chavroches als ?*Cricetodon* sp. beschrieben. 1930 stellte er dann die Art *P. myarion* mit einigen Zahnreihen und Einzelzähnen aus Chavroches auf. Zur selben Art rechnete er einen M_2 (NMBS: Pa. 12232) von Paulhiac und Unterkiefermaterial von Tomerdingen (Ulmer Alb, Württemberg, von SEEMANN & BERCKHEMER 1930 als *Cricetodon* sp. signalisiert).

Von verschiedenen Autoren wurden vergleichende Untersuchungen an den einzelnen *Plesiosminthus*-Arten veröffentlicht. SCHAUB (1930) konnte wegen des damals noch sehr geringen Materialumfanges die morphologischen Differenzen der vor allem altersmäßig verschiedenen Formen *P. promyarion* und *P. myarion* nur andeuten. Er hat bereits auf eine wahrscheinliche Abstammung der Art *P. myarion* von *P. promyarion* hingewiesen. HUGUENEY & VIANEY-LIAUD (1980) haben Material einiger französischer, ENGESSER (1987) das vieler Schweizer Fundstellen aus dem Oberoligozän und dem Untermiozän beschrieben.

Von allen Bearbeitern wurde die Eigenständigkeit von *P. schaubi* bestätigt, die der neuen Art *P. winstoerferi* aus der Schweizer Molasse von ENGESSER (1987) herausgearbeitet. Deshalb können diese beiden Formen aus der Diskussion ausgeklammert werden.

Plesiosminthus aus dem Oberoligozän von Gaimersheim wird in folgenden Merkmalen mit *Plesiosminthus promyarion* und *P. myarion* von Fundstellen aus der Schweiz und Frankreich verglichen: 1. Absolute Größe der Zähne, 2. Größenvergleich der Mittelwerte, 3. Ausbildung der Mandibel, 4. Lage des Foramen mentale, 5. Lage der Caudalränder der Foramina incisiva, 6. Ausbildung des Metalophulid II.

1. Absolute Größe der Zähne

Die Größenunterschiede der Zähne der fünf verglichenen Fundstellen sind meistens sehr gering (siehe Abb. 75). Die Punkteverteilungen von Pech du Fraysse und Chavroches sind HUGUENEY & VIANEY-LIAUD 1980, die von Ruisseau du Bey und Fornant 11 ENGESSER 1987 entnommen; von Pech Desse lagen keine Einzelmeßwerte vor. Ruisseau du Bey liefert die kleinsten ($M^1/1$, M^2) oder im unteren Größenbereich (M_2 , $M^3/3$) dieser fünf Fundstellen liegenden Vertreter von *Plesiosminthus*. Am längsten sind Zähne aus Fornant 11 ($M^1/1$) und Pech du Fraysse ($M^2/2$, M_3), am breitesten Zähne aus Chavroches (M_{1-3} , M^3 , M^2). Die Zähne aus Gaimersheim nehmen eine mittlere Position innerhalb der Größenverteilungen ein.

2. Größenvergleich der Mittelwerte

ENGESSER (1987: 985, Abb. 25) konnte zeigen, daß bei *P. promyarion* (aus dem Oberoligozän von Ruisseau du Bey) die M_1 und M_2 des Unterkiefers, vor allem aber die des Oberkiefers in der Größe dichter zusammenliegen als bei *P. myarion* (aus dem Untermiozän von Fornant 11). Der Vergleich von *Plesiosminthus promyarion* aus Gaimersheim mit *Plesiosminthus* von fünf weiteren Fundstellen (Abb. 76) bestätigt diese Befunde teilweise.

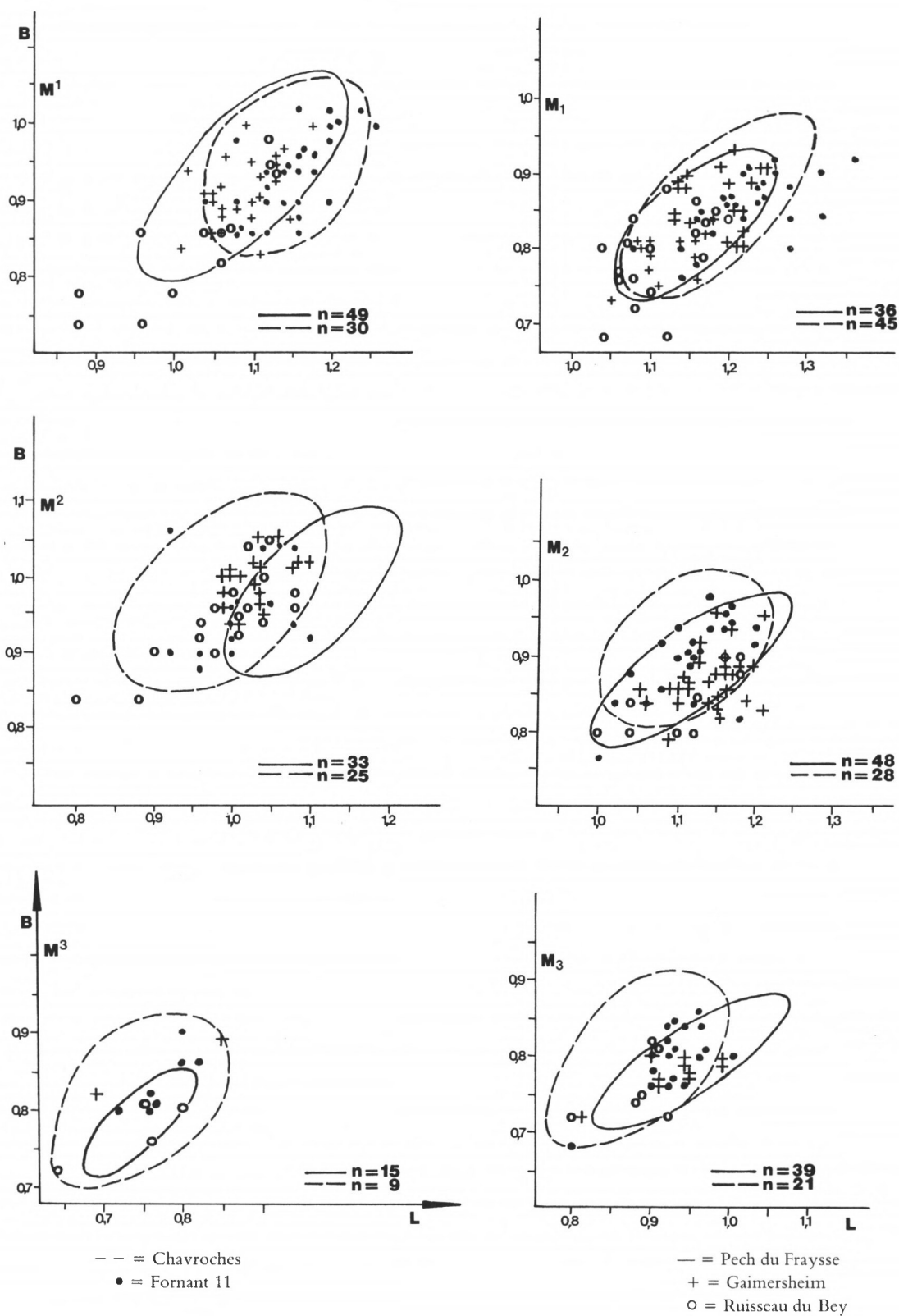


Abb. 75: Vergleichende Darstellung der Längen- und Breitenwerte von *Plesiosminthus* verschiedener Fundstellen.

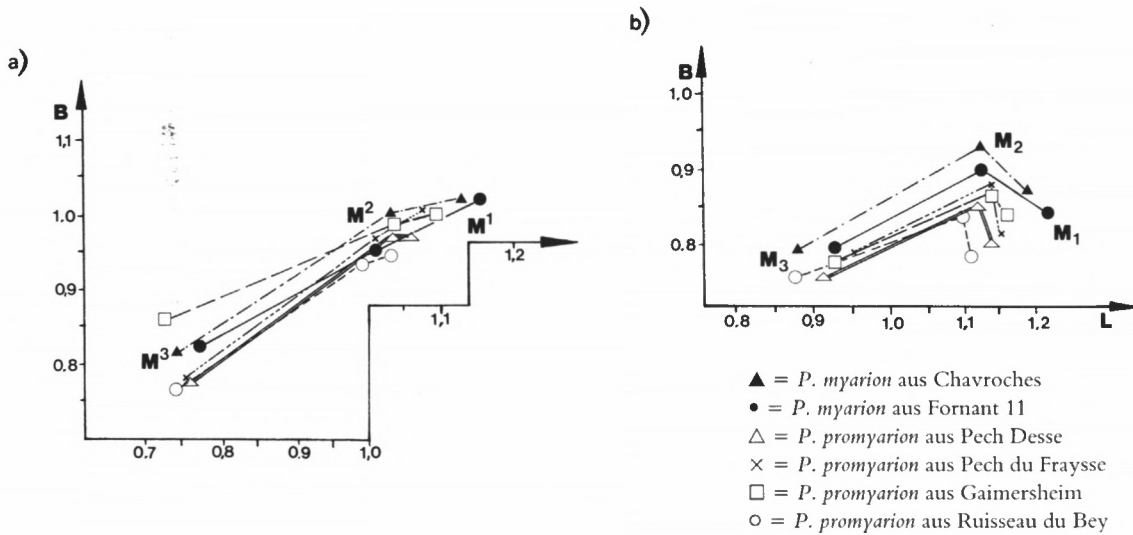


Abb. 76: *Plesiosminthus* von verschiedenen Fundstellen: a = Größenvergleich der Mittelwerte der M^{sup} , b = Größenvergleich der Mittelwerte der M^{inf} .

Der Größenunterschied der M^1/M^2 von *P. promyaron* aus Ruisseau du Bey ist (gemeinsam mit Pech Desse) am geringsten. Der größte Unterschied besteht zwischen den M^1 und M^2 aus Fornant 11. Die M^1/M^2 der anderen Fundstellen (Gaimersheim, Pech du Fraysse, Pech Desse, Chavroches) liegen dicht zusammen und zwischen den M^1 und M^2 von Ruisseau du Bey, Pech Desse und Fornant 11. Eine Unterscheidungsmöglichkeit oder Tendenz ist nicht erkennbar. Die M^3 aller Fundstellen sind schmaler und kürzer als die M^2 , deren Größenverhältnisse bei allen sechs Fundstellen annähernd gleich. Eine Trennung der oligozänen von den miozänen *Plesiosminthus*-Vertretern anhand der Größenverhältnisse der M^{sup} ist nicht möglich.

Neue Ergebnisse bringt der Vergleich der Mittelwerte der M^{inf} : hier unterscheiden sich vor allem die Längenverhältnisse der M_1/M_2 . Bei *P. promyaron* aus Ruisseau du Bey, Gaimersheim, Pech du Fraysse und Pech Desse sind die Mittelwerte der M_1 kaum länger ($1/100$ bis $2/100$ mm) als die der M_2 . Die Mittelwerte der M_1 und M_2 von *P. myarion* aus Fornant 11 und Chavroches unterscheiden sich dagegen um fast $1/10$ mm. Da die M_1/M_2 der oligozänen Fundstellen konstant die geringere, die der miozänen konstant die größere Längendifferenz zeigen, liegt damit eine Unterscheidungsmöglichkeit der beiden Arten vor. Abbildung 77 zeigt an zusammenhängenden M_{1-2} , welche Schwankungen in einer Mittelwertdarstellung enthalten sein können. Daraus ist ersichtlich, daß nur die Mittelwerte (größerer Populationen) zur Unterscheidung geeignet sind.

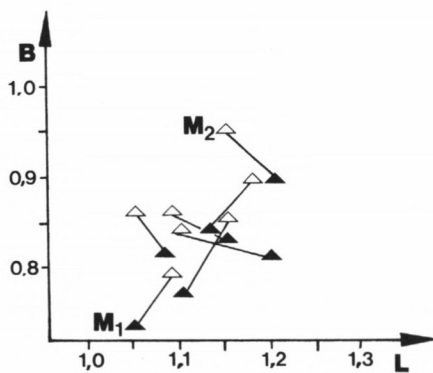


Abb. 77: Vergleichende Darstellung zusammenhängender M_{1-2} von *Plesiosminthus promyaron* aus Gaimersheim.

Die Breitenverhältnisse von M_1 zu M_2 sind bei allen verglichenen Fundstellen sehr ähnlich. Gleiches gilt bei diesen Fundstellen für das Größenverhältnis von M_2 zu M_3 .

3. Ausbildung der Mandibel

Zur Unterscheidung der oligozänen und miozänen *Plesiosminthus*-Formen stellten HUGUENEY & VIANEY-LIAUD (1980: 311) fest: „La mandibule (*P. promyarion* de Pech Desse) . . . apparaît plus grêle que celle de *P. myarion* de Chavroches, avec sa branche horizontale moins élevée et sa branche montante moins large. Le foramen mandibulaire se place légèrement au-dessus du niveau de la surface occlusale, alors qu'il est nettement au-dessus chez *P. myarion* . . .“ Da keine Größenangaben für die Mandibelelemente sondern lediglich die Bewertungen „plus grêle“, „moins élevée“ und „moins large“ vorliegen, können diese Kriterien hier nicht verglichen werden. Ein Foramen mandibulae ist bei keiner Gaimersheimer Mandibel erhalten.

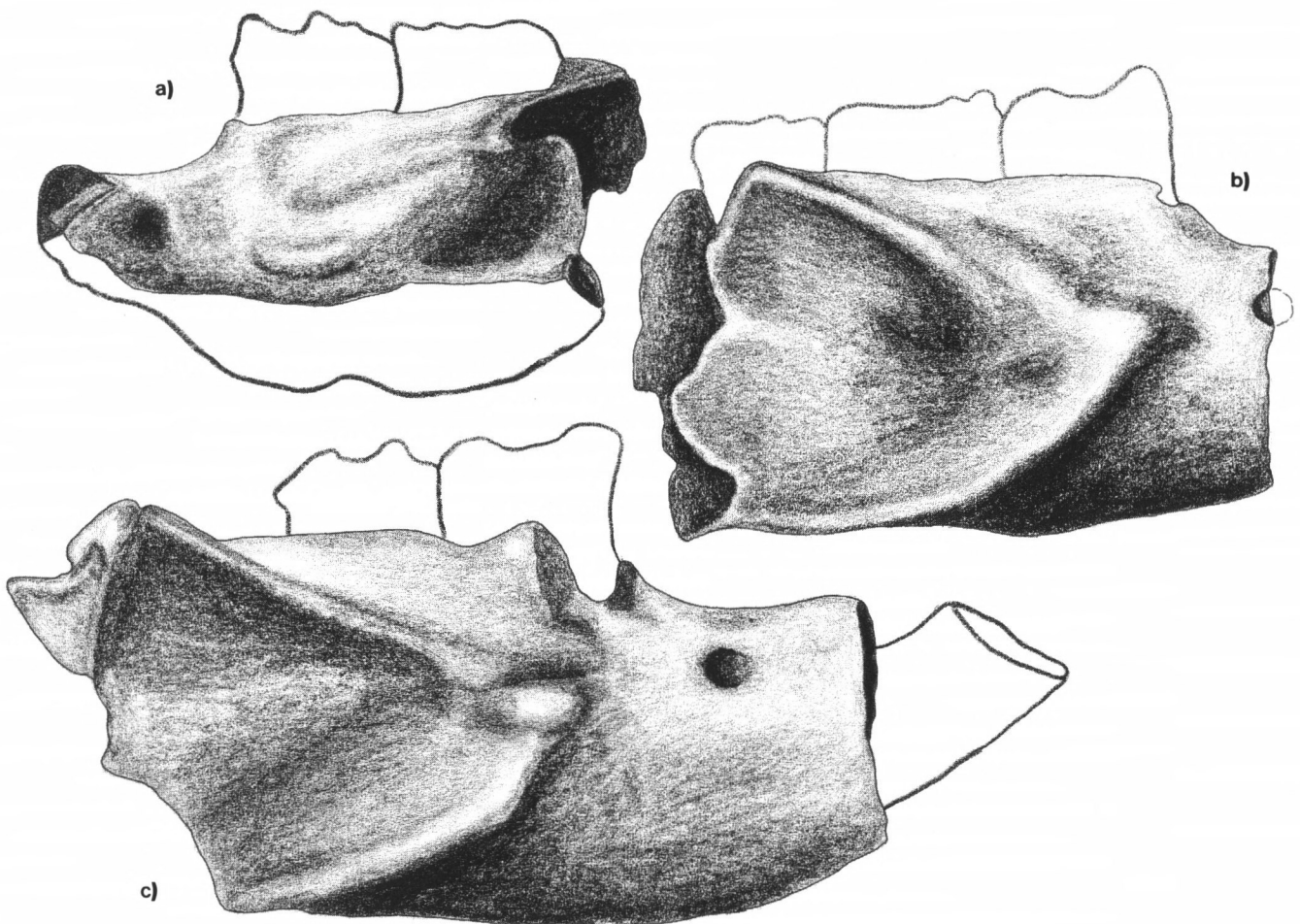


Abb. 78: Mandibularfragmente von *Plesiosminthus promyarion* aus Gaimersheim (BSP): a = 1952 II 4522, b = 1952 II 4524, c = 1952 II 756 (ca. 22-fach).

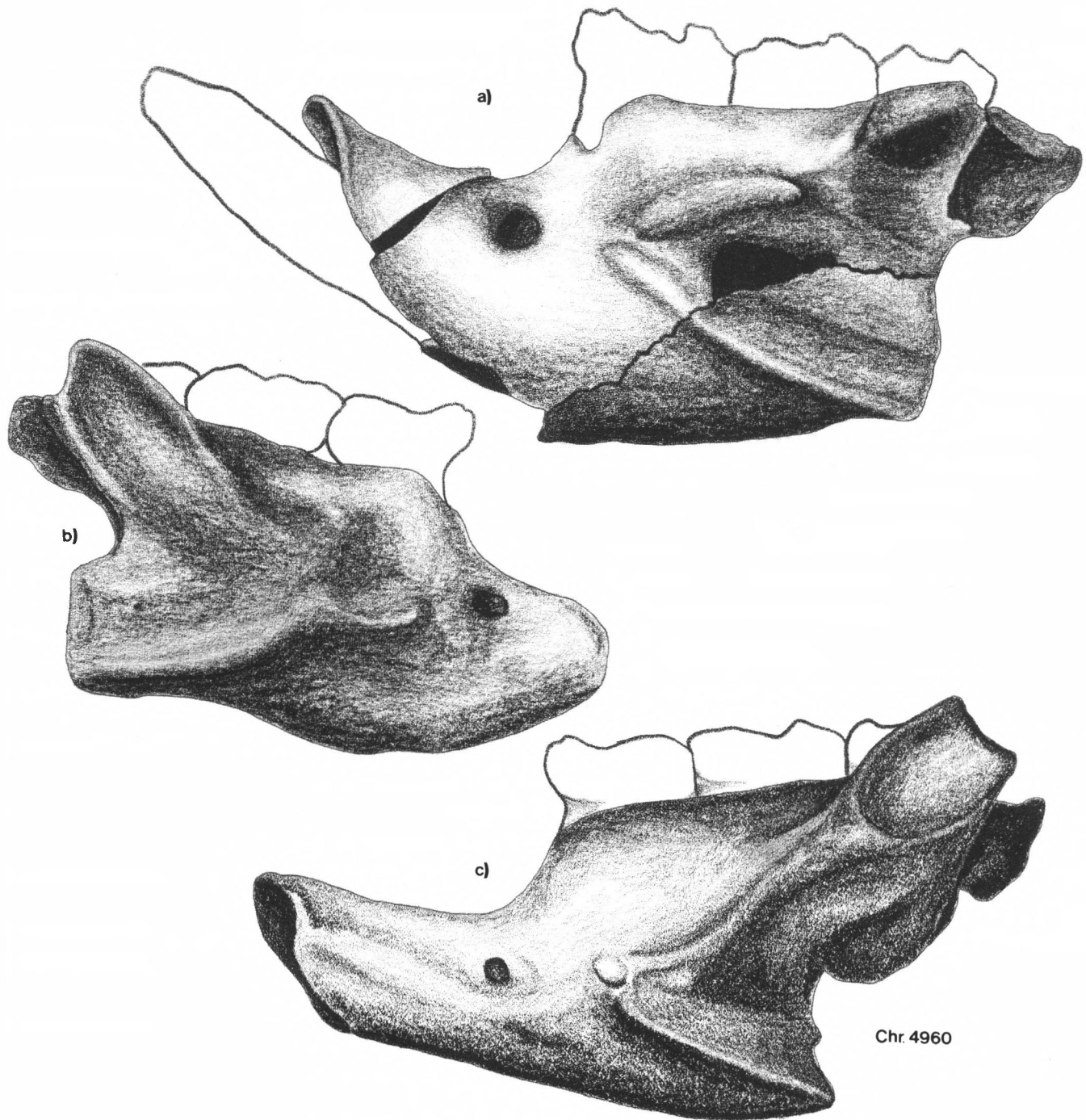


Abb. 79: Mandibularfragmente von *Plesiosminthus myarion* aus Chavroches (NMBS): a = Chr. 4961, b = Chr. 4959, c = Chr. 4960 (ca. 22-fach).

4. Lage des Foramen mentale

Bei dem von HUGUENEY & VIANEY-LIAUD (1980) bearbeiteten Material konnte die Lage des Foramen mentale zur Arten-Unterscheidung herangezogen werden (1980: 311–313). „La position du foramen mentale est bien différente chez *P. promyaron* et *P. myarion*. Chez ce dernier, il

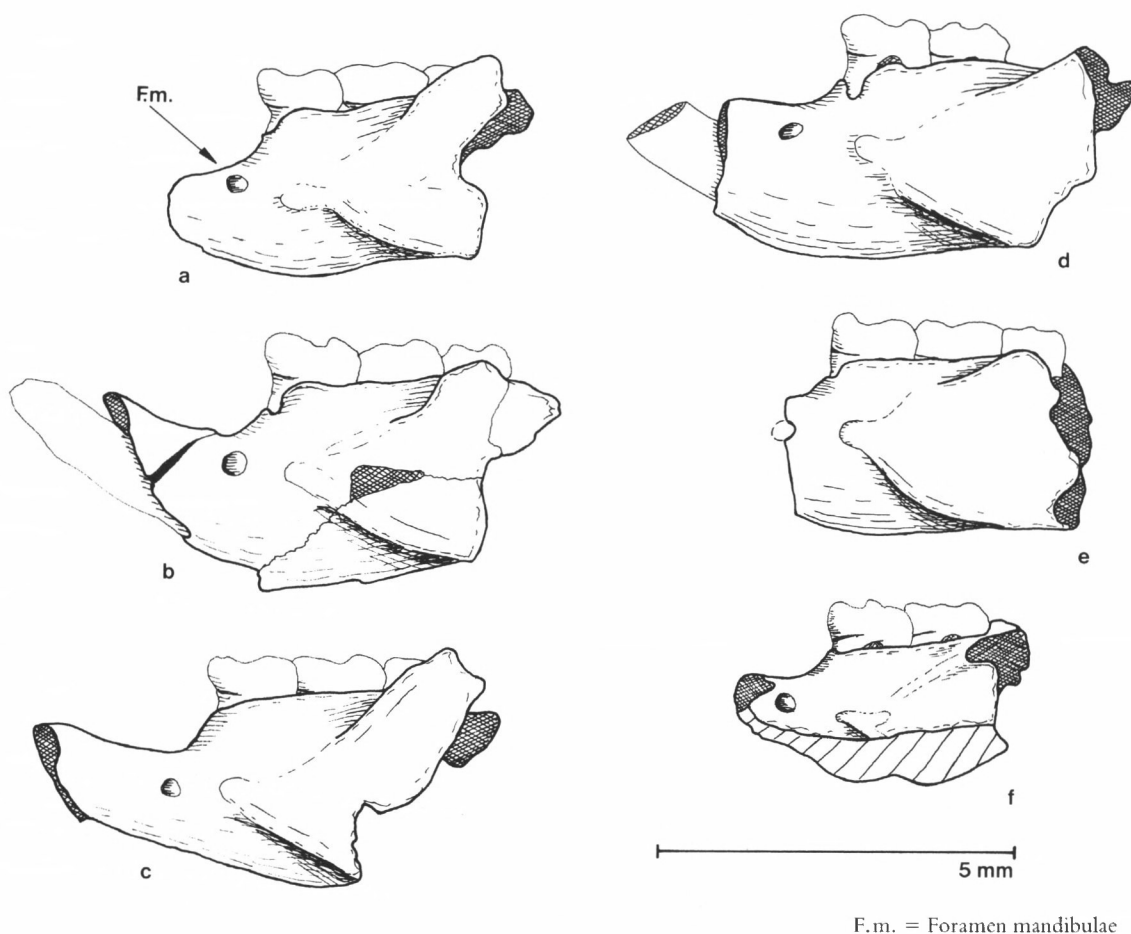
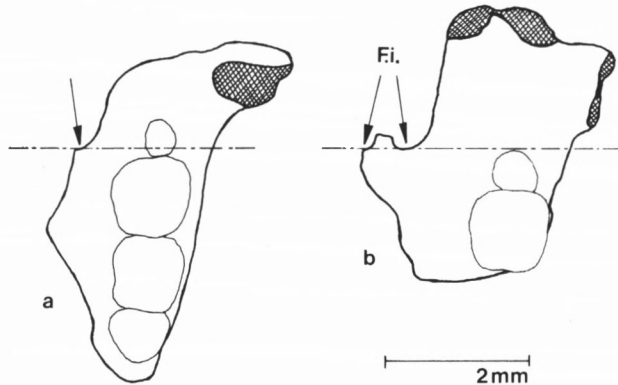


Abb. 80: Vergleichende Darstellung von Mandibularfragmenten von *Plesiosminthus* aus Chavroches (NMBS: a–c) und aus Gaimersheim (BSP: d–f); a = Chr. 4959, b = Chr. 4961, c = Chr. 4960, d = 1952 II 756, e = 1952 II 4524, f = 1952 II 4522.

occupe une position basse, au-dessous du niveau du tubercule massétérique – à peu près à mi-hauteur du corps mandibulaire – à peine en avant du niveau du bord antérieur de M_1 . Chez *P. promyarion*, ce foramen remonte vers le bord du diastème, légèrement au-dessus du niveau du tubercule massétérique, et il est nettement décalé vers l'avant par rapport au bord antérieur de M_1 ." Wie in Abbildung 80 (a–c) dargestellt, liegt das Foramen mentale bei den untersuchten Mandibeln von *Plesiosminthus* aus Chavroches auf Höhe des Massetertuberkels oder etwas darüber. Bei der von HUGUENEY & VIANEY-LIAUD (1980: 312, Abb. 2 d) abgebildeten Mandibel (Chr. 759) befindet sich das Foramen mentale unterhalb der Höhe des Massetertuberkels. Bei *Plesiosminthus* aus Gaimersheim (Abb. 80 d–f) liegt das Foramen mentale ebenfalls auf Höhe des Massetertuberkels oder geringfügig darüber, gleichzeitig aber weiter mesial als bei *Plesiosminthus* aus Chavroches. Die gleiche Lage wie bei *Plesiosminthus* aus Gaimersheim besitzt das Foramen mentale bei *Plesiosminthus* aus Pech Desse (nach HUGUENEY & VIANEY-LIAUD 1980: 312, Abb. 2 a–c). Diese Unterschiede sind jedoch sehr gering, schwanken bei den Mandibeln aus Chavroches und müßten an umfangreicherem Material metrisch exakt untersucht werden. Sie sind anhand des derzeit verfügbaren Materials nicht zur Trennung der oligozänen und miozänen *Plesiosminthus*-Vertreter geeignet.

5. Lage des Caudalrandes des Foramen incisivum

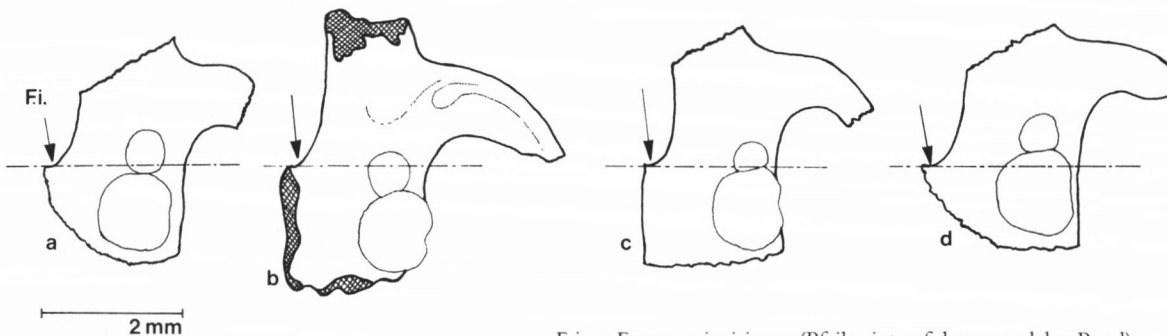
Aus Gaimersheim liegen zwei Maxillarfragmente (Abb. 81) vor, wo der Caudalrand des Foramen incisivum (= F.i.) erkennbar ist. Dieser Caudalrand befindet sich auf Höhe des Mesialrandes von P^4 (Abb. 81b) oder auf Höhe des caudalen Bereiches der Alveole des P^4 (Abb. 81a). Von den Vergleichsstücken am weitesten mesial ist dieser Caudalrand bei einem Maxillarfragment aus Chavroches (Abb. 83a: auf Höhe des Mesialrandes vom P^4), am weitesten caudal bei einem Maxillarfragment aus Pech Desse (Abb. 82d: auf Höhe des mesialen Bereiches vom M^1). Aus Ruisseau du Bey sind keine Vergleichsstücke bekannt.



F.i. = Foramina incisiva (Pfeil zeigt auf deren caudalen Rand)

Abb. 81: Maxillarfragmente von *Plesiosminthus promyarion* aus Gaimersheim (BSP): a = 1952 II 4548, b = 1952 II 4541.

Damit befindet sich die Position des Caudalendes des F. i. von *Plesiosminthus* aus Gaimersheim in der Mitte zwischen dem mesialen Extrem (Chavroches) und dem caudalen Extrem (Pech Desse). Die Caudalränder des F. i. befinden sich bei allen untersuchten Formen in etwa auf Höhe des P^4 , sind jedoch den oben besprochenen Schwankungen unterworfen. Sie gestatten deshalb keine Trennung von *P. promyarion* und *P. myarion*.



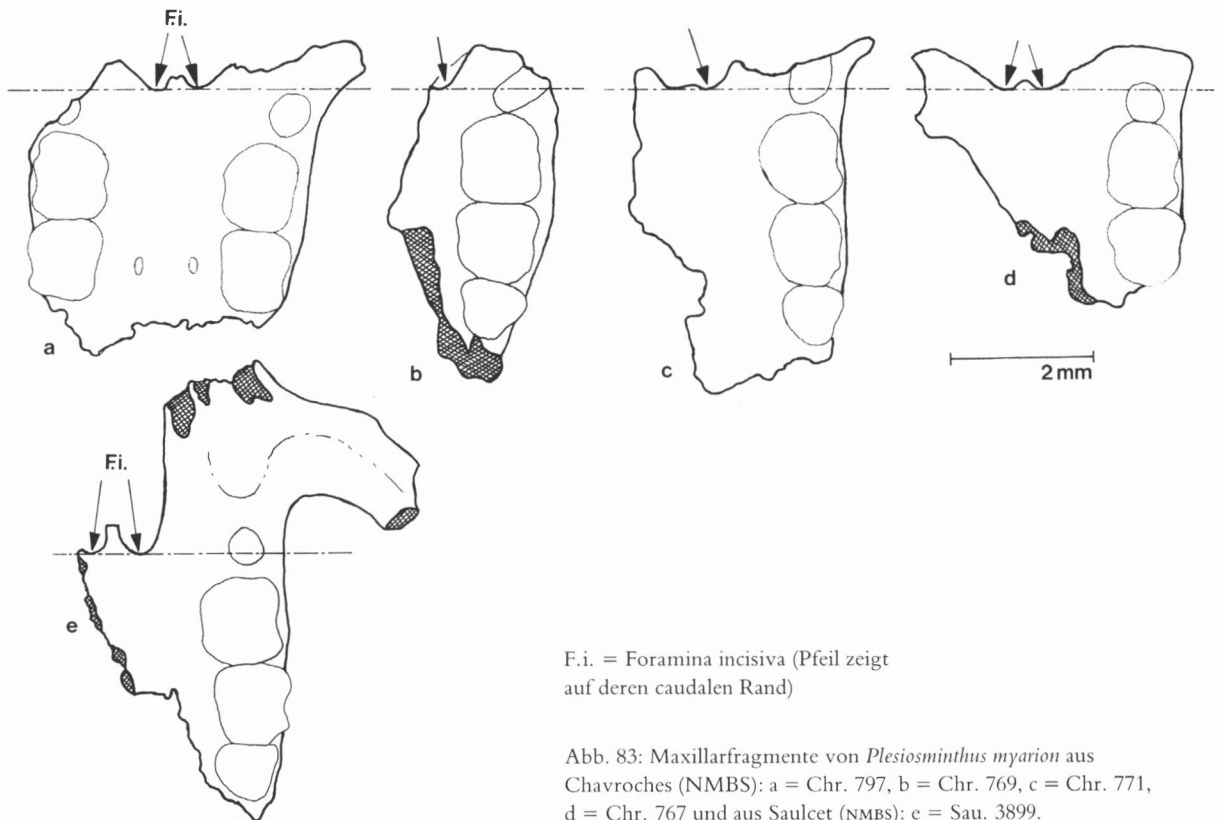
F.i. = Foramen incisivum (Pfeil zeigt auf deren caudalen Rand)

Abb. 82: Maxillarfragmente von *Plesiosminthus promyarion* aus Pech Desse (LPVM): a = PDS 457, b = PDS 451, c = PDS 455, d = PDS 453.

6. Ausbildung des Metalophulid II

Nach HUGUENEY & VIANEY-LIAUD (1980: 329) geht beim M_2 von *P. promyarion* (Pech du Fraysse, Pech Desse) die Tendenz dahin, daß das Metalophulid II häufiger eine Unterbrechung zeigt oder vollständig verschwindet. Dagegen ist das Metalophulid II bei *P. myarion* (Chavroches) überwiegend (75%) vorhanden. ENGESSER (1987: 984) stellte fest, daß beim M_2 dieses Metalophulid II („Protoconid-Hinterarm“) bei *P. promyarion* (Ruisseau du Bey) immer gut

entwickelt ist, bei *P. myarion* (Fornant 11) 22% der M_2 jedoch keine Spur dieses Grates aufweisen. Eine Darstellung der Häufigkeiten (in Prozent) des Vorkommens eines Metalophulid II zeigt Abbildung 84. Eine Unterscheidung zwischen einem unvollständigen und einem vollständig vorhandenen Metalophulid II erwies sich als nicht sinnvoll, da das unvollständige Metalophulid II bei jeder Fundstelle etwa bei der Hälfte (41% – 69%) der M_2 ausgebildet ist. Die Ausbildung des Metalophulid II am M_3 wurde nicht untersucht, da ENGESSER (1987: 979, Abb. 21) die minimalen Unterschiede zwischen *P. promyarion* und *myarion* bereits feststellte (M_3 ohne Metalophulid II, *promyarion*: 100%, *myarion*: 94%).



Es zeichnet sich eine Tendenz ab, an deren Anfang *P. promyarion* aus Ruisseau du Bey und an deren Ende *P. myarion* aus Chavroches liegt. Die Vertreter der dazwischen liegenden Fundstellen Gaimersheim, Pech du Fraysse, Pech Desse und Fornant 11 ergeben eine Reihenfolge, die in dieser Form nur bei diesem Merkmal existiert. Von Ruisseau du Bey bis Chavroches nimmt die Zahl der Zähne ohne Metalophulid II nahezu kontinuierlich zu, die Zähne mit diesem Grat werden analog dazu immer weniger (vgl. Abb. 84). Die Unterschiede in der prozentualen Verteilung dieses Merkmals sind jedoch nicht sehr groß. Eine Unterscheidung von *P. promyarion* und *P. myarion* ist in diesem Merkmal mit Einzelzähnen nicht möglich.

Diskussion

Diese Untersuchungen an *Plesiosminthus* von verschiedenen Fundstellen zeigen, daß die meisten Merkmale einzeln keine Trennung der oligozänen (*Plesiosminthus promyarion*) von den miozänen (*Plesiosminthus myarion*) Vertretern erlauben.

M ₂		ohne		unvollst.		vollst.	n	
Metalophulid II (Protoconid-/Metaco- nid-Hinterarm, beides)								
Chavroches (Allier)		38%		50%		12%	50	Miozän
Fornant 11		22%		52%		26%	27	
Pech Desse		23%		45%		32%	53	Oligozän
Pech du Fraysse		11%		53%		36%	28	
Gaimersheim		09%		41%		50%	32	
Ruisseau du Bey		00%		69%		31%	13	

M ₂		ohne		unvollst.		vollst.	n	
Metalophulid II (Protoconid-/Metaco- nid-Hinterarm, beides)				mit				
Chavroches		38%				62%	50	Miozän
Fornant 11		22%				78%	27	
Pech Desse		23%				77%	53	Oligozän
Pech du Fraysse		11%				89%	28	
Gaimersheim		09%				91%	32	
Ruisseau du Bey		00%				100%	13	

Abb. 84: Ausbildung des Metalophulid II am M₂ von *Plesiosminthus* verschiedener Fundstellen.

Einige Merkmale schwanken in ihrer Erscheinungsform, lassen aber keine Entwicklungstendenz erkennen:

- Ausbildung der Mandibel
- Lage des Foramen mentale
- Caudalränder der Foramina incisiva.

Andere Merkmale zeigen eine gewisse Entwicklungstendenz, lassen jedoch eine eindeutige Unterscheidung von *P. promyarion* und *P. myarion* ebenfalls nicht zu:

- absolute Größe der Zähne
- Ausbildung des Metalophulid II.

Ein Merkmal konnte festgestellt werden, das bei *P. promyarion* und *P. myarion* unterschiedlich ausgebildet ist:

- Größenvergleich der Mittelwerte (Länge) bei M₁₋₂.

Die Untersuchung verschiedener Merkmale und vor allem der Vergleich mit *P. promyarion* haben gezeigt, daß kein Argument die Aufrechterhaltung der Art *P. bavaricus* aus Gaimersheim rechtfertigt. Die Unterscheidung von *P. promyarion* oder *P. myarion* ist, wie die oben durchgeführten Untersuchungen ebenfalls gezeigt haben, trotz größerer Materialmengen in den meisten Merkmalen nach wie vor schwierig. Dies gilt vor allem, falls nur Einzelmerkmale betrachtet

werden. Daß tatsächlich morphologische Unterschiede zwischen *P. promyarion* und *P. myarion* bestehen, zeigte erst die Untersuchung mehrerer Merkmale an möglichst großen Populationen.

Ein weiteres Argument zum Beibehalten dieser beiden, morphologisch so ähnlichen Arten besteht darin, daß im terminalen Oligozän kurzfristig *P. schaubi* auftritt. In diesem Zeitabschnitt fehlt *P. promyarion* (oder *P. myarion*) vollständig (vgl. hierzu auch ENGESSER, 1987: 986, HUGUENY & VIANEY-LIAUD, 1980: 333).

3. BIOSTRATONOMIE

Die Zusammensetzung der Nagetierfauna von Gaimersheim

Einen Überblick über die Zusammensetzung der Nagetierfauna von Gaimersheim zeigt Abbildung 85. Grundlage für die statistischen Angaben sind jeweils die M1 und M2. An dieser Stelle sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Theridomyiden von Gaimersheim derzeit in Mainz und Basel bearbeitet werden und deshalb im Rahmen dieses Projektes nur für die prozentuale Zusammensetzung der Nagetierfauna von Gaimersheim Berücksichtigung fanden. Zum Vergleich der Fauna von Gaimersheim mit Fundstellen aus Frankreich, Spanien und der Schweiz wird auf das Kapitel 'Zeitliche Einordnung der Fundstelle' (vgl. S. 127) hingewiesen.

Eomyiden und Cricetiden haben mit jeweils etwas mehr als einem Viertel ungefähr gleiche Anteile an der Gesamtfaua. Die Theridomyiden, *Melissiodon*, die Sciuriden, Dipodiden, Gliriden, Castoriden und Aplodontiden (in der Reihenfolge abnehmender Häufigkeit) machen gemeinsam etwas weniger als die Hälfte der Gesamtfaua aus.

Auffällig ist, daß *Eomys major* nur in dem von FREUDENBERG (1941) bearbeiteten Material, dagegen „*Pseudotheridomys pusillus*“ (= *Eomyodon pusillus* und *Eomyodon volkeri*) ausschließlich in dem von FAHLBUSCH bearbeiteten, neueren Material aufgetreten ist. Im Rahmen der älteren Aufsammlungen wurde kein Vertreter der Aplodontiden gefunden, gleiches gilt für *Bransatoglis*. „*Sciurus chalaniati*“ (1939 XI 29; FREUDENBERG 1941: 116–117) ist zu *Gliravus* zu stellen.

Ein Vergleich der quantitativen Verteilungen des Materials aus den Grabungen vor und nach dem Krieg konnte nicht durchgeführt werden, da FREUDENBERG (1941) sich bei den Einzelzähnen auf Angaben wie beispielsweise „selten“ oder „zahlreich“ beschränkte.

Zur Ökologie der Fundstelle Gaimersheim

Im allgemeinen repräsentiert eine Spaltenfüllung eine Taphozoenose ehemaliger Lebewesen, deren Lebensräume sich in unterschiedlichen Entfernungen von der heutigen Fundstelle befanden. Zu unterscheiden sind dabei Lebewesen, die in unmittelbarer Nähe der Karstspalte lebten von anderen, die aus größeren Entfernungen zum Beispiel zur Tränke kamen. In unmittelbarer Nähe können kleinere und größere Tiere gelebt haben, die Überbrückung größerer Distanzen war wohl eher den größeren und vor allem schnelleren Tieren vorbehalten. Weiterhin können die Tiere auch passiv in die Spalte gelangt sein. Mögliche Ursachen hierfür wären zum Beispiel Einschwemmungen oder Gewölle von Raubvögeln. Anhand des Erhaltungszustandes der Fossilreste könnten Rückschlüsse auf die Transportweite und -art gezogen werden. Nach den sedimentologischen Verhältnissen innerhalb der Spaltenfüllung ließen sich eventuell die Geschwindigkeit der Einbettung oder die Strömungsverhältnisse während der Ablagerungsvorgänge rekonstruieren.

Einige Probleme bei Rekonstruktionsversuchen anhand von Spaltenfüllungen sind bereits verschiedentlich untersucht worden (z. B. TOBIEN 1968, FAHLBUSCH 1970, ANDREWS, 1990).

FAMILIE	INDIVIDUENZAHL UND ANTEIL AN DER FAUNA	NEUE AUFSAMMLUNG (1952 II) ANTEIL (JE FAMILIE) & GATTUNG/ART	ALTE AUFSAMMLUNG (1939 XI) GATTUNG/ART
EOMYIDAE	n = 584 28,9%	83,6% <i>Eomys zitteli</i> 16,4% " <i>Pseudotheridomys pusillus</i> "	" <i>Eomys schlosseri</i> var. <i>minor</i> " " <i>Eomys schlosseri</i> var. <i>major</i> "
CRICETIDAE	n = 581 28,8%	65,2% <i>Eucricetodon dubius</i> 26,9% <i>Heterocricetodon galmerzhelmense</i> 6,2% <i>Pseudocricetodon montalbanensis</i> 1,7% <i>Pseudocricetodon ? incertus</i>	" <i>Cricetodon dubium</i> " <i>Heterocricetodon galmerzhelmense</i> " <i>Cricetodon</i> n.sp." (?) " <i>Cricetodon incertum</i> "
THERIDOMYIDAE	n = 327 16,2%	80,1% <i>Archaeomys intermedius</i> 19,9% <i>Issiodoromys cf. quercyi</i>	<i>Archaeomys arvernensis</i> <i>Issiodoromys pseudanaema</i>
MELISSIODONTIDAE	n = 163 8,1%	<i>Melissiodon chaticum</i>	<i>Melissiodon chaticum</i>
SCIURIDAE	n = 133 6,6%	<i>Heteroxerus costatus</i>	" <i>Sciurus costatus</i> "
DIPODIDAE	n = 125 6,2%	<i>Plesiosminthus promyaron</i>	" <i>Plesiosminthus bavaricus</i> "
GLIRIDAE	n = 92 4,5%	67,4% <i>Microdyromys praemurinus</i> 25,0% <i>Bransatoglis aff. planus</i> 7,6% <i>Gliravus aff. bruijnl</i>	" <i>Dryomys praemurinus</i> " " <i>Sciurus chalanlati</i> "
CASTORIDAE	n = 10 0,5%	<i>Steneofiber dehmi</i>	" <i>Chalicomys (Steneofiber) dehmi</i> "
APLODONTIDAE	n = 4 0,2%	<i>Plesiospermophilus macrodon</i>	

Abb. 85: Die Nagetiere aus Gaimersheim: prozentuale Verteilung (jeweils M1/M2) des neueren Materials (1952 II) im Vergleich mit dem (überlieferten) Material der alten Aufsammlung (1939 XI).

ANDREWS (1990: 165) diskutierte ausführlich verschiedene Möglichkeiten, die palökologische Situation von Fossilfundstellen zu interpretieren. Die von ihm gewählte Methode hat als Grundlage eine Liste aller in der Fundstelle vorkommenden Arten, ohne deren relative Häufigkeit zu berücksichtigen. Er gab neun Lebensräume wie beispielsweise Tundra, Steppe oder mediterranen Bereich an und erstellte eine Reihenfolge, wie stark diese einzelnen Bereiche von den verschiedenen Arten bevorzugt werden. Daraus schloß er auf einen Gesamtlebensraum.

Diese Methode von ANDREWS verspricht eine gute Näherung an die tatsächlichen ökologischen Bedingungen zur Entstehungszeit einer Fundstelle, ist für die vorliegende Bearbeitung von Gaimersheim jedoch nicht uneingeschränkt anwendbar. Die hier vorliegende Bearbeitung umfaßt einige Nagetiergruppen, bei einer möglichst vollständigen Rekonstruktion der palökologischen Situation müßten dagegen alle Faunenelemente wie zum Beispiel auch die hier nicht bearbeiteten Mollusken und Großsäuger eingehender berücksichtigt werden.

Weitere sehr wertvolle Hinweise zur Rekonstruktion der Palökologie liefert die möglichst detaillierte Aufnahme der sedimentologischen Daten einer Fundstelle. In dieser Hinsicht ist von Gaimersheim leider nicht sehr viel bekannt. Eine Beschreibung der geologischen Situation der Fundstelle, wie sie während der Beprobung 1937 bis 1939 vorlag, gab FREUDENBERG (1941: 100). Von einem Teil des 1949 bis 1953 beprobten Bereiches der Fundstelle ist lediglich bekannt, daß er in der Struktur an die „Füllung“ einer eingebrochenen Doline erinnert (frdl. mdl. Mitt. Heißig, 1990).

Nach diesen Überlegungen wird deutlich, daß die palökologische Situation der Fundstelle Gaimersheim im Rahmen der vorliegenden Bearbeitung einiger Nagergruppen nicht abschließend geklärt werden kann. Es können lediglich einige Lebensräume aufgezählt und mit dem Wissen über die rezenten Gruppen in Beziehung gebracht werden. Aussagen über Entfernungen oder Verknüpfungen der Lebensräume des Gebietes um Gaimersheim zur Zeit des Oberoligozän bleiben aus den oben genannten Gründen Spekulation.

Das häufige Auftreten vor allem kleiner Cricetiden wird allgemein als Hinweis auf trockene, steppenartige und weitgehend waldfreie Bereiche angesehen. Maxillar- und Mandibularfragmente dieser Cricetiden fehlen nahezu völlig, was durch einen längeren Transportweg bedingt sein könnte. Unter den Fossilresten des ebenfalls relativ häufigen *Heterocricetodon* befinden sich dagegen etliche Maxillar- und Mandibularfragmente, was jedenfalls andere Transportbedingungen oder kürzere Transportentfernungen als bei den anderen Cricetiden andeutet. Dies könnte für den größeren *Heterocricetodon* auf einen anderen Lebensraum als bei den kleineren Cricetiden hinweisen, der sich eventuell dichter an der Fundstelle befand.

Gleichfalls relativ häufig sind von *Melissiodon* Mandibularfragmente erhalten. Diese Fragmente wie auch die wabenartigen Occlusalmuster der Zähne sind zierlich. Sie deuten auf keine große mechanische Belastbarkeit hin. Dieser Nager muß weichere Nahrung zu sich genommen haben, die er zum Beispiel mit Hilfe der scharfen Grate der Backenzähne zerschnitten haben kann.

Die in Gaimersheim vorkommenden Gliriden (MEULEN, van der & BRUIJN, de 1982) und Sciuriden bevorzugen eher trockenere, schattige Gebiete mit Wäldern und Büschen sowie auch teilweise offeneres Gelände. Die rezenten Dipodiden (außer den Sicistinen) leben im holarktischen Raum und in Nord-Afrika. Dies spricht nicht gegen die aus den bisherigen Überlegungen für Gaimersheim angenommenen ökologischen Bedingungen. Ähnliches gilt für den im Westen der nordamerikanischen Rocky Mountains gelegenen Lebensraum der rezenten Aplodontiden.

Für die Rhinozerotiden beschrieb Heißig (1969: 124–126) unspezialisierte (*Aceratherium*) und grasfressende (*Ronzotherium*) Ernährungsweise. Größere Wärme liebende Eidechsen und Schildkröten sind in dem Fossilmaterial aus Gaimersheim sehr selten.

Der ökologische Rahmen reicht also von steppenartigem, waldfreiem Gelände bis zum Nadel- oder Laubwald mit Büschen, das Klima dürfte gemäßigt bis kühl gewesen sein. Eine weitere Eingrenzung der Bedingungen ist aus den diskutierten Gründen nicht möglich.

4. ALTERSSTELLUNG DER FAUNA VON GAIMERSHEIM

Zur Homogenität des Materials

Die hier bearbeitete Säugetierfundstelle im Gemeindesteinbruch von Gaimersheim (bei Ingolstadt) besteht aus zwei Spaltensystemen. Sie befanden sich in ca. 10m Abstand an der Ostwand des Steinbruches und wurden in zwei Grabungszyklen (1937–1939 und 1949–1953) beprobt. Das aus beiden Spalten gewonnene Material wurde nicht getrennt gehalten (vgl. z. B. FAHLBUSCH, 1970).

BERGER (1959) stellte im Rahmen seiner Bearbeitung der Cainotherien eine Inhomogenität innerhalb der Art *Caenotherium filholi* fest. Die Histogramme der Zahnreihenlängen dieser Art zeigten zwei Gipfel, er unterschied die kleinere „forma b“ und die größere „forma a“. Er konnte rekonstruieren, daß die kleinere „forma b“ aus der Südspalte geborgen worden war und vermutete, daß diese Spalte älter sei.

Weitere Hinweise auf Abweichungen in der Faunenzusammensetzung der zwei Spalten lieferte die Eomyiden-Fauna. Der von FREUDENBERG (1941) signalisierte *Eomys major* tauchte in dem von FAHLBUSCH (1970) bearbeiteten Material nicht auf. Andererseits konnte FAHLBUSCH (1970) in seinem Material „*Pseudotheridomys pusillus*“ unterscheiden, dieses Taxon war in dem von FREUDENBERG (1941) bearbeiteten Material nicht enthalten. Beide Bearbeiter beschrieben den zahlenmäßig dominierenden *Eomys zitteli* (= „*Eomys schlosseri* var. *minor*“). Bei den Eomyiden liegt also auch eine größere und eine kleinere Form vor: das ausschließliche Auftreten von *Eomys major* oder „*Pseudotheridomys pusillus*“ legt ebenfalls die Vermutung nahe, daß die zwei Spalten geringfügig altersverschieden sind.

Das im Rahmen dieses Projektes bearbeitete Material wurde einerseits (in sich) metrisch und morphologisch untersucht und andererseits mit dem wenigen überlieferten Material der alten Aufsammlung (1939 XI) verglichen. Dieses neubearbeitete Material besitzt unterschiedliche Variabilitäten bei den verschiedenen Gruppen.

Bei *Heteroxerus costatus* zeigen die $M_{1/2}$ eine relativ große Längenvariabilität, die Länge der $M^{1/2}$ ist gering variabel. Die variationsstatistische Auswertung liefert keinen Hinweis auf Inhomogenität. Die Morphologie ist relativ einheitlich.

Von *Gliravus* aff. *bruijni* liegt für eine Abschätzung der Variabilität zu wenig Material vor.

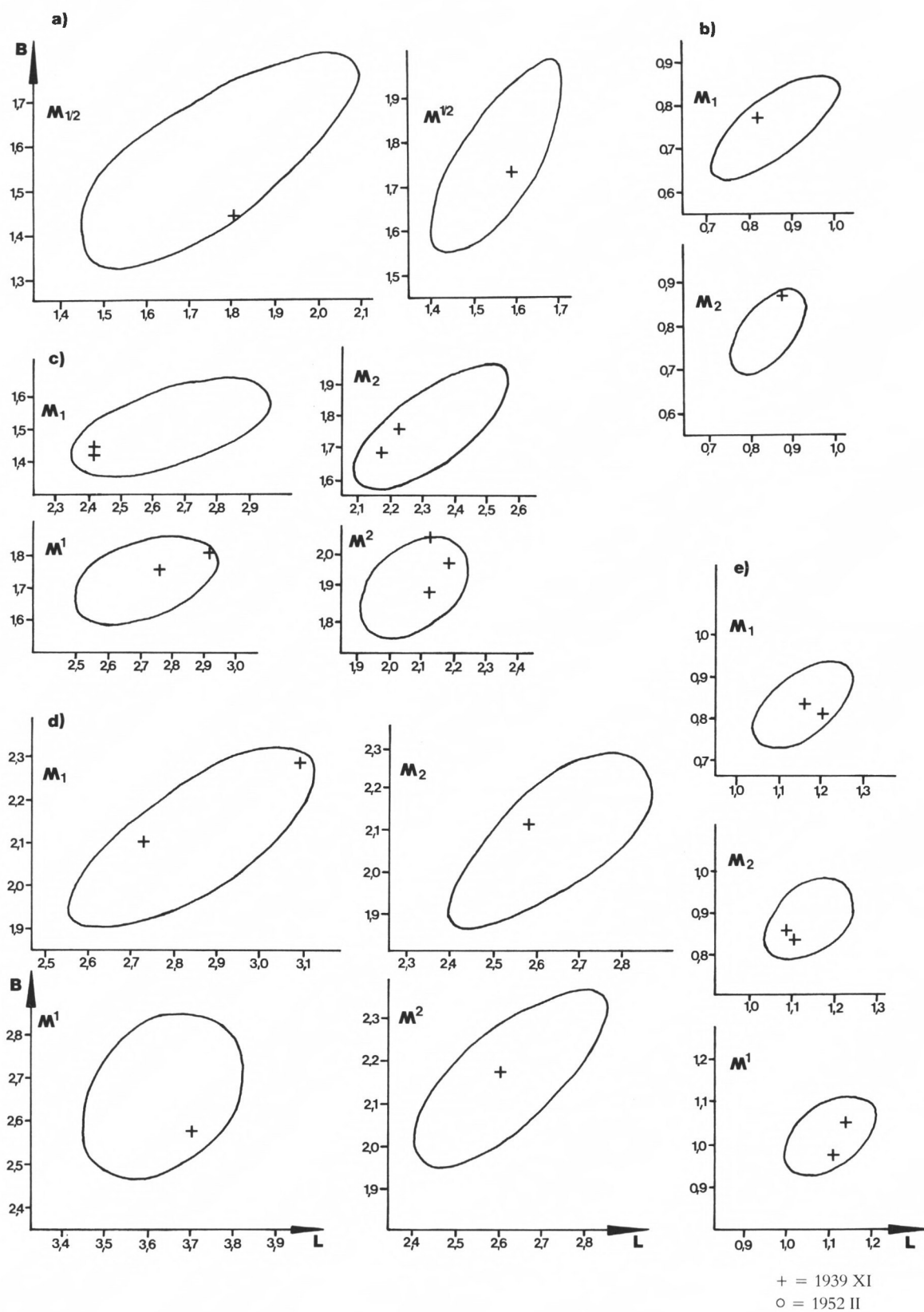
Bransatoglis aff. *planus* ist morphologisch stark variabel, für variationsstatistische Berechnungen ist das Material zu wenig umfangreich.

Microdyromys praemurinus variiert metrisch und morphologisch nicht sehr stark.

Zur Variabilität von *Eomys zitteli* und „*Pseudotheridomys pusillus*“ sei hier auf FAHLBUSCH (1970), zur Variabilität von *Eucricetodon dubius*, *Pseudocricetodon incertus* und *Pseudocricetodon montalbanensis* auf DIENEMANN (1987) hingewiesen.

Von *Heterocricetodon gaimersheimensis* liegen einige zusammenhängende Zahnreihen vor. Innerhalb dieser Zahnreihen gehört z. B. ein großer $M^{1/1}$ zu mittelgroßen $M^{2/2}$ und $M^{3/3}$. Dies kann eventuell auf Ereignisse in der Ontogenie des Einzelindividuums zurückgeführt werden. Die variationsstatistische Auswertung liefert keine Hinweise auf Inhomogenität. Innerhalb der Zahnreihen existieren an verschiedenen Zahnpositionen Merkmale, die bisher verschiedenen Arten zugeordnet wurden. Um befriedigendere Methoden zur Artentrennung zu erhalten, müssen von stratifizierten Fundstellen erst umfangreichere *Heterocricetodon*-Funde vorliegen.

Von *Melissiodon chaticus* sind ebenfalls einige Zahnreihen überliefert. Es liegen Reihen vor, wo der Zahn einer Zahnposition in der Größe aus der Reihe fällt, die anderen Zähne dagegen mittlere Größe besitzen (vgl. auch *Heterocricetodon*). Dies zeigt die große metrische Variabilität



von *Melissiodon chaticus* aus Gaimersheim. Die morphologische Variabilität der Zahnmuster von *Melissiodon chaticus* ist ebenfalls relativ groß.

Diese Unterschiede in der Variabilität innerhalb der Gruppen und zwischen den Gruppen gestatten zwar keine eindeutigen Aussagen über eventuelle Inhomogenitäten, legen aber den Verdacht darauf weiterhin nahe.

Bei der Betrachtung der Stellung der wenigen Stücke der alten Aufsammlung (1939 XI) innerhalb der Verteilungen des neu bearbeiteten Materials (vgl. Abb. 86) ist auffällig, daß sich die alten Stücke häufig deutlich am Rand der Punkteverteilungen befinden. Weiterhin fällt auf, daß sie zum Teil innerhalb einer Gruppe im unteren und im oberen Größenbereich liegen (z. B. *Heterocricetodon gaimersheimensis* M_{1/2} und M^{1/2}). Die Möglichkeit besteht zwar, daß diese Randlage der alten Stücke im Vergleich zu den neuen Stücken zufällig ist. Diese Randlage, die mehr oder weniger stark bei jeder Gruppe auftritt, kann jedoch auch auf einen eventuellen Größenunterschied des alten und des neueren Materials hinweisen. Naheliegender ist deshalb der Verdacht auf einen geringfügigen Altersunterschied der zwei Spalten.

Zur Größe dieser Zeitdifferenz liefert die Betrachtung von *Eomys major* und *Eomys zitteli* einige Hinweise. An spanischen Fundstellen konnte durch das sich gegenseitig ausschließende Vorkommen dieser beiden Arten eine Biozonierung vorgenommen werden (AGUSTI et al. 1988: südöstliches Ebrobecken, Nord-Ost-Spanien). Hier folgt die *Eomys major*-Zone auf die *Eomys zitteli*-Zone. In der Subalpinen Molasse der Schweiz (Vaud und Fribourg) treten *Eomys zitteli* und *Eomys major* ebenfalls zeitlich versetzt auf (ENGESSER et al. 1984).

In dem Profil der Bohrung SPM 5 (ca. 10 km nordwestlich von Genf) des CERN (= Centre européen de Recherche nucléaire) wurden *Eomys zitteli* und *Eomys major* in der selben Schicht, also zeitgleich gefunden (BERGER et al. 1987). Aus der spanische Fundstelle Vivel del Río (Provinz Teruel) sind ebenfalls beide Arten nebeneinander bekannt (HUGUENEY et al., 1987).

Dieses zeitgleiche Auftreten der beiden Arten deutet darauf hin, daß der zeitliche Abstand der beiden Spalten von Gaimersheim relativ gering sein muß und nicht in geologischen Zeiträumen zu messen ist. Deshalb muß der von ENGESSER et al. (1984: 10) geäußerten Vermutung widersprochen werden, daß Gaimersheim eine Altersspanne von Wynau 1 (MP 27) oder älter bis Fornant 6 (MP 28) umfaßt. Oben genannte Argumente widerlegen ebenfalls die getrennte Einstufung von Gaimersheim 2 in das Säugetierniveau von Boningen (MP 27) und von Gaimersheim 1 in das Säugetierniveau Pech du Fraysse (MP 28), wie sie beim 'International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene – Mainz' (SCHMIDT-KITTLER, Hrsg., 1987: 18) vorgeschlagen worden ist. Anhand einiger der in Gaimersheim vorkommenden Nagetiere kann diese Fundstelle zeitlich nach unten und oben eingegrenzt werden.

Zeitliche Einordnung der Fundstelle

Eucrietodon dubius wird bisher von keiner Fundstelle beschrieben, die älter als das Niveau von Boningen (MP 27) ist. *Eucrietodon dubius*, *Eomys zitteli* und *Plesiosminthus promyaron* haben ihr jüngstes Vorkommen im Niveau von Pech du Fraysse (MP 28). *Archaeomys intermedius* ist in der Referenzfauna von Pech du Fraysse nachgewiesen. Ein Vergleich von Gaimersheim mit Pech Desse und Pech du Fraysse (vgl. Tab. 11) zeigt eine große Ähnlichkeit in den Faunenzusammensetzungen.

Nach einem Vergleich der Eomyiden vermuteten COMTE & VIANEY-LIAUD (1989), daß Gaimersheim etwas älter als Pech Desse und Pech du Fraysse ist. BRUNET et al. (1981) stufen Gaimersheim anhand der Cricetiden etwas jünger als Pech du Fraysse und älter als Cournon-Les Soumérois ein.

Die spanische Lokalität Vivel del Río (Prov. Teruel) wurde von HUGUENEY et al. (1987) als geringfügig älter als Gaimersheim und Pech du Fraysse beschrieben. Vivel del Río ist wegen seiner Faunenvielfalt und Lage innerhalb einer stratigraphischen Abfolge besonders wertvoll für Korrelationen (HUGUENEY et al., 1987: 117).

Aus der Assemblage Zone Fornant 7 wird von ENGESSER & MAYO (1987) das letzte Vorkommen von *Heterocricetodon* und *Pseudocricetodon incertus*, das erste Auftreten von *Eomyodon* aus Fornant 6 beschrieben. *Eomys zitteli* gilt als charakteristisches Taxon für Fornant 6. Gaimersheim liegt hier nach der Faunenzusammensetzung zwischen dem höheren Fornant 7 und Fornant 6, was dem Referenz Niveau von Pech du Fraysse (MP 28) nicht widerspricht. Eine Problematik in der Korrelation von Gaimersheim mit den Assemblage Zonen aus der Schweizer Molasse und Savoyen (ENGESSER & MAYO, 1987) liegt jedoch im ersten Auftreten der Lagomorphen. Im Gegensatz zu deren Vorkommen in Gaimersheim sind die Lagomorphen aus der Schweizer Molasse erst in der Assemblage Zone von Küttigen nachgewiesen.

Gaimersheim	Pech du Fraysse	Pech Desse	Vivel del Río	Cournon
<i>Plesispermophilus macrodon</i>	X			
<i>Archaeomys intermedius</i>	X	X	X	<i>A. laurillardi</i>
<i>Issiodoromys</i> cf. <i>quercyi</i>	<i>I. limognensis</i>	<i>I. limogn.</i>	<i>I. limogn.</i>	<i>I. pseudanaema</i>
<i>Heteroxerus costatus</i>	cf. <i>lavocati</i>	cf. <i>lavocati</i>	X	
<i>Steneofiber dehmi</i>				X
<i>Gliravus bruijni</i>	cf. X	cf. X		
<i>Bransatoglis planus</i>	sp.	sp.		
<i>Microdyromys praemurinus</i>			X	
<i>Eomys zitteli</i>	X	X	X	X
<i>Eomys major</i>		X	cf. X	
<i>Euricetodon dubius</i>	X	X	X	X
<i>Pseudocricetodon incertus</i>	X	cf. X		
<i>Heterocricetodon gaimersheimensis</i>	cf. <i>helbingi</i>	<i>helbingi</i>		
<i>Melissiodon chaticus</i>	<i>quercyi</i>	<i>quercyi</i>	X	
<i>Plesiosminthus promyaron</i>	X	X	X	X

Tabelle 11: Verschiedene Taxa aus Gaimersheim und anderen Fundstellen

STANDARD LEVELS	Spanien	Frankreich (Quercy) (Auvergne)	Schweiz	Deutschland (Süd)
MP 29 RICKENBACH			Rickenbach	
MP 28 PECH DU FRAYSSE	Vivel del Río	Cournon-Les-Soumérooux Pech du Fraysse/Pech Desse	Fornant 6 Fornant 7	GAIMERSHEIM
MP 27 BONINGEN				Burgmager- bein 1

Abb. 87: Darstellung der zeitlichen Einordnung der Fundstelle Gaimersheim

Insgesamt kann Gaimersheim also (vgl. Abb. 87) in die zeitliche Nähe von Pech du Fraysse (und Pech Desse) gestellt werden. Für das relative Alter dieser Fundstellen zueinander wurden anhand einiger Gruppen (z. B. Eomyiden, Cricetiden) unterschiedliche Reihenfolgen vermutet. Wahrscheinlich ist Gaimersheim etwas jünger als Fornant 7 (Ruisseau du Bey) und Vivel del Río (HUGUENEY et al., 1987), etwas älter als Cournon-Les Soumérooux (BRUNET et al., 1981). Für eine engere zeitliche Eingrenzung und Korrelation ist noch zuwenig über die paläogeographischen Verhältnisse und vor allem über Evolutionsniveaus und Evolutionsgeschwindigkeiten der einzelnen Gruppen bekannt. Wie schnell sich einzelne Gruppen entwickeln, ist nicht zuletzt von den ökologischen Bedingungen abhängig.

LITERATURVERZEICHNIS

- AGUSTI, J., CABRERA, L., ANADON, P. & ARBIOL, S. (1988): A Late Oligocene-Early Miocene rodent biozonation from the SE Ebro Basin (NE Spain): A potential mammal stage stratotype. – *Newsl. Stratigr.*, **18** (2): 81–97, 5 Abb.; Berlin – Stuttgart.
- ANDREWS, P. (1990): Owls, caves and fossils: predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. – 231 S.; London (Brit. Mus. Natur. Hist.).
- BAHLO, E. (1975): Die Nagetierfauna von Heimersheim bei Alzey (Rheinessen, Westdeutschland) aus dem Grenzbe- reich Mittel-/Oberoligozän und ihre stratigrafische Stellung. – *Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **71**: 182 S., 43 Abb., 11 Tab.; Wiesbaden.
- BAUDELLOT, S. (1970): Compléments à l'étude des Micromammifères du gisement miocène de Sansan (Gers). – *C. R. somm. Soc. Géol. France*, **8**: 303–304, 2 Abb.; Paris.
- BAUDELLOT, S. & BONIS, L. de (1966): Nouveaux Gliridés (Rodentia) de l'Aquitainien du bassin d'Aquitaine. – *C. R. somm. Soc. Géol. France*, **9**: 341–343, 3 Abb.; Paris.
- BAUDELLOT, S. & COLLIER, A. (1982): Les Faunes de Mammifères Miocènes du Haut-Armagnac (Gers, France): Les Gliridés (Mammalia, Rodentia). – *Géobios*, **15** (5): 705–727, 13 Abb., 15 Tab.; Lyon.
- BERGER, F.-E. (1959): Untersuchungen an Schädel- und Gebißresten von Cainotheriidae besonders aus den oberoligo- caenen Spaltenfüllungen von Gaimersheim bei Ingolstadt. – *Palaeontographica*, Abt. A, **112**: 1–58, 6 Abb., 5 Tab., 5 Taf.; Stuttgart.
- BERGER, J.-P. et al. (1987): Nouvelles données biostratigraphiques sur la Molasse Rouge du bassin genevois. – *Arch. Sc. Genève*, **40** (1): 77–95, 5 Abb., 1 Taf.; Genf.
- BESCOS, G. C. (1988): Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Ramblense en la fosa de Calatayud-Montalbán. – *Scripta Geol.*, **87**: 116 S., 69 Abb., 7 Taf.; Leiden.
- BLACK, C. C. (1965): New Species of *Heteroxenus* (Rodentia, Sciuridae) in the French Tertiary. – *Verhandl. Naturf. Ges. Basel*, **76** (1): 185–196, 5 Abb.; Basel.
- (1966): Tertiary Sciuridae (Mammalia: Rodentia) from Bavaria. – *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, **6**: 51–63, 3 Taf.; München.
- BOSMA, A. A. & BRUIJN, H. de (1982): Eocene and Oligocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Isle of Wight, England. Part II. – *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Ser. B*, **85** (4): 365–380, 1 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Amsterdam.
- BRUIJN, H. de (1966): Some New Miocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Calatayud Area (Prov. Zaragoza, Spain). – *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Ser. B*, **69** (1): 1–21, 1 Abb., 2 Taf.; Amsterdam.
- (1967): Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (provincia de Zaragoza, Espana) y su relación con la bioestratigrafía del área. – *Bol. Inst. Geol. y Min.*, **78**: 188–365, 14 Abb.; Madrid.
- BRUNET, M., HUGUENEY, M. & JEHENNE, Y. (1981): Cournon-Les Soumérois: un nouveau site à vertébrés d'Auvergne; sa place parmi les faunes de l'Oligocène supérieur d'Europe. – *Géobios*, **14** (3): 323–359, 71 Abb., 10 Taf.; Lyon.
- COMTE, B. (1985): Élément nouveaux sur l'évolution des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Eucricetodontinae, Rodentia, Mammalia) de l'Oligocène d'Europe occidentale. – *Palaeovertebrata*, **15** (1): 1–69, 18 Abb.; Montpellier.
- COMTE, B. & VIANEY-LIAUD, M. (1989): Eomyidae (Rodentia) de l'Oligocène d'Europe occidentale. – *Palaeontographica* Abt. A, **209** (1–4): 33–91, 49 Abb., 15 Tab., 2 Taf.; Stuttgart.
- CROCHET, J.-Y. (1971): Les Vertébrés de l'Oligocène supérieur du Pech du Fraysse, poche à phosphate du Quercy (commune de Saint-Projet, Tarn-et-Garonne). – *C. R. somm. Soc. Géol. France*, **6**: 316, 1 Abb.; Nancy.
- CUENCA, G. (1986): *Heteroxenus ignis* n. sp. (Sciuridae, Rodentia, Mammalia) from the lower Miocene of Spain. – *Casopis pro mineralogii a geologii*, **31** (2): 131–143, 6 Abb., 1 Taf.; Zaragoza.
- DAAMS, R. (1981): The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdyromys* and *Peridyromys*. – *Utrecht Micropal. Bull., Spec. Publ.* **3**: 115 S., 42 Abb., 36 Tab., 5 Taf.; Utrecht.
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M., LACOMBA, J. I. & ALVAREZ, M. A. (1989): Upper Oligocene micromammals from Pareja, Loranca Basin, prov. of Guadalajara, Spain. – *Scripta Geologica*, **89**: 27–56, 3 Abb., 7 Taf.; Leiden.
- DEHM, R. (1935): Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. – *Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F.* **29**: 86 S., 10 Abb., 1 Kartenskizze, 5 Taf.; München.
- (1937): Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. – *Zbl. Miner. etc.*, Abt. B, 1937 (9): 349–369; Stuttgart.
- (1961): Spaltenfüllungen als Lagerstätten fossiler Landwirbeltiere. – *Mitt. Bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol.*, **1**: 57–72, 1 Abb.; München.

- DEHM, R. & FAHLBUSCH, V. (1970): Zur Bezeichnung fossilführender Spalten-füllungen. – Mitt. Bayer. Staatssamm. Paläont. hist. Geol., **10**: 351–364, 1 Abb.; München.
- DINEMANN, A. (1987): Die Gattungen *Euricetodon* und *Pseudocricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän Süddeutschlands. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F. **165**: 1–158, 52 Abb., 13 Tab., 6 Taf.; München.
- EIPELT, B. & HARTUNG, J. (1987): Grundkurs Statistik. – 374 S., 5 Tab.; Oldenburg – München (Oldenbourg Verlag München Wien).
- ELLERMANN, J. R. (1940): The families and genera of living rodents. Vol. I. Rodents other than Muridae. – British Museum; London. (Reprint. 1966)
- ENGESSER, B. – (1987): New Eomyidae, Dipodidae, and Cricetidae (Rodentia, Mammalia) of the Lower Freshwater Molasse of Switzerland and Savoy. – Eclogae geol. Helv., **80** (3): 943–994, 28 Abb.; Basel.
- ENGESSER, B. & MAYO, N. A. (1987): A Biozonation of the Lower Freshwater Molasse (Oligocene and Agenian) of Switzerland and Savoy on the basis of fossil Mammals. – Münchner Geowiss. Abh. (A), **10**: 67–84, 2 Abb.; München.
- ENGESSER, B., MAYO, N. A. & WEIDMANN, M. (1984): Nouveaux gisements de mammifères dans la Molasse subalpine vaudoise et fribourgeoise. – Schweizer Paläont. Abh., **107**: 39 S., 36 Abb., 4 Taf.; Basel.
- FAHLBUSCH, V. (1969): *Pseudotharidomys pusillus* n.sp., ein neuer Eomyide (Rodentia, Mam.) aus dem Oligozän Süddeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **11**: 673–679, 1 Abb.; Stuttgart.
- (1970): Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren, eine Studie an oligozänen und miozänen Eomyidae Europas. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F. **145**: 1–136, 42 Abb., 26 Tab., 11 Taf.; München.
- FAHLBUSCH, V. & HEIßIG, K. (1987): Rodents at the Oligocene/Miocene boundary near Rottenbuch (Southern Bavaria). – Münchner Geowiss. Abh. (A), **10**: 85–92, 4 Abb.; München.
- FREUDENBERG, H. (1941): Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. – Palaeontographica, Abt. A, **92**: 99–164, 70 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.
- HARTENBERGER, J.-L. (1967): Contribution à l'étude de l'anatomie crânienne des Rongeurs. I. – Principaux types de Cricétodontinés. – Palaeovertebrata, **1** (2): 47–64, 2 Abb., 4 Taf.; Montpellier.
- HEIßIG, K. (1969): Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F. **138**: 133 S., 34 Abb., 24 Tab., 5 Taf.; München.
- (1970): Neue Fundstellen oligozäner Spaltenfaunen im Schwäbisch-Fränkischen Jura. – Mitt. Bayer. Staatssamm. Paläont. hist. Geol., **10**: 331–350, 4 Abb., 1 Taf.; München.
- HRUBESCH, K. (1957): Zahnstudien an tertiären Rodentia als Beitrag zu deren Stammesgeschichte. Über die Evolution der Melissiodontidae, eine Revision der Gattung *Melissiodon*. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F. **83**: 1–101, 125 Abb., 5 Taf.; München.
- HUGUENEY, M. (1967): Les Gliridés (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). – C. R. somm. Soc. Géol. France, **3**: 91–92, 3 Abb.; Paris.
- (1968): Les Gliridés (Rodentia) de l'Oligocène supérieur de Saint-Victor-la-Coste (Gard). – Palaeovertebrata, **2** (1): 23 S., 3 Taf.; Montpellier.
- (1969): Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). – Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **34**: 227 S., 116 Abb., 5 Taf.; Lyon.
- (1980): La faune de Mammifères de l'Oligocène moyen de Saint-Menoux (Allier). – Rev. Scient. Bourbonnais Moulins: 17 S., 40 Abb.; Lyon.
- HUGUENEY, M., ADROVER, R. & MOISSENET, É. (1985): *Gliravus bravoii* nov. sp., la plus grande espèce du genre *Gliravus* (Mammalia, Rodentia, Gliridae) dans l'Oligocène supérieur d'Espagne. – Géobios, **18** (2): 251–256, 3 Abb.; Lyon.
- HUGUENEY, M., ADROVER, R., MOISSENET, É. & SCHMIDT-KITTLER, N. (1987): Les Mammifères de Vivel del Río (prov. de Teruel, Espagne; Oligocène supérieur): un riche gisement stratifié en comparaison avec des faunes karstiques. – Münchner Geowiss. Abh. (A), **10**: 117–130, 7 Abb., 4 Tab., 1 Taf.; München.
- HUGUENEY, M. & VIANEY-LIAUD, M. (1980): Les Dipodidae (Mammalia, Rodentia) d'Europe occidentale au Paléogène et au Néogène inférieur: origine et évolution. – Palaeovertebrata, Mém. Jubil. R. LAVOCAT: 303–342, 8 Abb., 12 Taf.; Montpellier.
- LAGALLY, A. (1978): Morphologisch-biostatistische Untersuchungen an *Euricetodon* (Rodentia, Mammalia) der oligozänen Säugetierlagerstätten Möhren 13 und Gaimersheim. – Diss. Univ. München (Fotodruck): 184 S., 66 Abb., 8 Tab., 6 Taf.; München.
- LEGENDRE, S. (1989): Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. – Münchner Geowiss. Abh. (A) **16**: 110 S., 49 Abb., Anhang 1–6, 6 Tab.; München.
- MAJOR, F. (1893): On some Miocene Squirrels, with Remarks on the Dentition and Classification of the Sciurinae. – Proc. Zool. Soc. London: 179–215, 11 Taf.; London.

- MAYO, N. (1987): Die Verschiedenartigkeit der fossilen Säugetierfaunen aus den Karstspalten des Quercy. – *Eclogae geol. Helv.*, **80** (3): 1087–1104, 4 Abb.; Basel.
- MAYR, H. (1979): Gebissmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands. – Diss. Univ. München (Fotodruck): 380 S., 44 Diagr., 7 Tab., 18 Taf.; München.
- MEIN, P. & FREUDENTHAL, M. (1971a): Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. – *Scripta Geol.*, **2**: 1–37, 1 Abb., 2 Taf.; Leiden.
- (1971): Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène Moyen de Vieux-Collonges. Partie 1: Le genre *Cricetodon* LARTET, 1851. – *Scripta Geol.*, **5**: 51 S., 13 Abb., 6 Taf.; Leiden.
- MEULEN, A. J. v. d. & BRUIJN, H. de (1982): The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part 2. The Gliridae. – *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet. Proc. B*, **85** (4): 485–524, 6 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Amsterdam.
- MORLOK, W. F. (1983): Vergleichend- und funktionell-anatomische Untersuchungen an Kopf, Hals und Vorderextremitäten subterranner Nagetiere (Mammalia, Rodentia). – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **64**: 237 S., 46 Abb., 3 Tab.; Frankfurt a. M.
- MÜLLER, A. (1967): Die Geschichte der Familie Dimylidae (Insectivora, Mamm.) auf Grund der Funde aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands. – *Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., N. F.* **129**: 93 S., 19 Abb., 10 Übers., 3 Taf.; München.
- MÜLLER, E.-D. (1972): Die Oligozän-Ablagerungen im Gebiet des Nördlinger Rieses. – Diss. Univ. München (Fotodruck): 230 S., 13 Abb., 4 Beilagen, 8 Tab., 4 Taf.; München.
- NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (1978): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1/I Rodentia I: 476 S., 85 Abb., 105 Tab.; (Akad. Verlagsges.) Wiesbaden.
- (1982): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/I Rodentia II: 649 S., 207 Abb., 169 Tab.; (Akad. Verlagsges.) Wiesbaden.
- 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. – Ed. Ballière: 193 S.; Paris.
- REMY, J. A., CROCHET, J.-Y., SIGÉ, B., SUDRE, J., BONIS, L. de, VIANEY-LIAUD, M., GODINOT, M., HARTENBERGER, J.-L., LANGE-BADRÉ, B. & COMTE, B. (1987): Biochronologie des phosphorites du Quercy: Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. – *Münchener Geowiss. Abh. (A)*, **10**: 169–188, 1 Abb., 4 Tab.; München.
- SCHALK, K. (1957): Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Bissingen. – *Geologica Bavarica*, **31**: 116 S., 80 Abb., 1 geol. Karte (1:25000); München.
- SCHAUB, S. (1920): *Melissiodon* nov. gen., ein bisher übersehener oligocäner Muride. – *Senckenbergiana*, **2** (1): 43–47, 1 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1925): Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. *Abh. schweiz. palaeont. Ges.*, **45**: 112 S., 15 Abb., 5 Taf.; Basel.
- (1930): Fossile Sicistinae. – *Eclogae geol. Helv.*, **23**: 616–637, 17 Abb.; Basel.
- (1933): Neue Funde von *Melissiodon*. – *Eclogae geol. Helv.*, **26** (2): 241–247; 5 Abb.; Basel.
- SCHLOSSER, M. (1884): Die Nager des europäischen Tertiärs. – *Palaeontographica XXXI* (3, VII): 143 S., 8 Taf.; Cassel.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1987): Comments of the editor. In: *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene* – Mainz, Febr. 1987. N. SCHMIDT-KITTLER (Ed.). *Münchener Geowiss. Abh. (A)* **10**: 15–20; München.
- SCHMIDT-KITTLER, N. & VIANEY-LIAUD, M. (1979): Evolution des Aplodontidae oligocènes européens. – *Palaeovertebrata*, **9** (2): 33–82, 19 Abb., 4 Taf.; Montpellier.
- SEEMANN, R. & BERCKHEMER, F. (1930): Eine Spaltenfüllung mit reicher aquitaner Wirbeltierfauna im Massenkalk des Weissen Jura bei Tomerdingen (Ulmer Alb). – *Palaeont. Z.* **12**: 14–25, 2 Abb.; Berlin.
- SIMPSON, G. G., ROE, A. & LEWONTIN, R. C. (1960): Quantitative zoology. – VII + 440 S., 64 Abb., 16 Tab., Appendix: 5 Tab.; New York-Chicago-San Francisco-Atlanta (Harcourt, Brace & World).
- STEHLIN, H. G. & SCHAUB, S. (1951): Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – *Schweiz. Palaeont. Abh.*, **67**: 385 S., 620 Abb.; Basel.
- THALER, L. (1969): Rongeurs nouveaux de l'Oligocène moyen d'Espagne. – *Palaeovertebrata*, **2** (5): 191–207, 9 Abb.; Montpellier.
- TOBIEN, H. (1955): Eine stampische Kleinsäugerfauna aus der Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel von Heimersheim bei Alzey (Rheinhausen). – *Z. deutsch. geol. Ges.*, **106**: 565–566; Hannover.
- (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. – *Eclogae geol. Helvetiae*, **61** (2): 549–575, 2 Abb.; Basel.
- ÜNAY-BAYRAKTAR, E. (1988): Rodents from the middle oligocene of Turkish Thrace. – *Utrecht Micropal. Bull., Spec. Publ.* **5**: 119 S., 11 Abb., 11 Taf.; Utrecht.
- VIANEY-LIAUD, M. (1969): Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les phosphorites du Quercy. – *Palaeovertebrata*, **2**: 209–239, 16 Abb.; Montpellier.

- (1972): Contribution à l'étude des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. – *Palaeovertebrata*, **5** (1): 1–44, 12 Abb., 8 Tab., 5 Taf.; Montpellier.
 - (1974a): L'anatomie crânienne des genres *Euricetodon* et *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia); essai de systématique des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. – *Géol. méditerran.*, **1** (3): 111–132, 20 Abb., 1 Taf.; Montpellier.
 - (1974b): *Palaeosciurus goti* n.sp., écureuil terrestre de l'Oligocène moyen de Quercy. Données nouvelles sur l'apparition des Sciuridés en Europe. – *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, **60** (1): 103–122, 15 Abb., 1 Taf.; Paris.
 - (1979): Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. – *Palaeontographica, Abt. A*, **166** (4–6): 136–236, 64 Abb., 17 Tab.; Stuttgart.
- VIRET, J. (1929): Les faunes de mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. – Thèse Sci. Lyon et Ann., nouv. Sér. **1** (47): 328 S., 32 Abb., 1 Tab., 31 Taf.; Lyon – Paris.
- VOLLMAYR, T. (1966): Oberoligozäne Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus der süddeutschen Faltenmolasse. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **6**: 65–107, 1 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; München.
- WOOD, A. E. & WILSON, R. W. (1936): A suggested nomenclature for the cusps of the cheek teeth of rodents. – *Journal of Palaeontology*, **10** (5): 388–391, 2 Abb.
- ZIEGLER, R. & FAHLBUSCH, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – *Zitteliana*, **14**: 3–58, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf.; München.

ANHANG

Materialnachweis

Gaimersheim (BSP), MP 28

Heteroxerus costatus

- dP₄ 1939 XI 27;
1952 II 4292, 4294–4298, 4300–4302, 4609–4615, 4621–4622;
P₄ 1952 II 4278–4288, 4290–4291, 4293, 4299, 4303–4309, 4407, 4616–4620;
M_{1/2} 1939 XI 27;
1952 II 4240–4277, 4400, 4402, 4404, 4623–4634;
M₃ 1952 II 4211–4239, 4400, 4402, 4404, 4635–4642;
dP⁴ 1952 II 4289, 4380–4394, 4401, 4404, 4643–4647;
P⁴ 1952 II 4371–4378, 4395–4399, 4403, 4648–4651;
M^{1/2} 1939 XI 28;
1952 II 4323–4370, 4379, 4401, 4403–4406, 4409, 4652–4670;
M³ 1952 II 4310–4322, 4404, 4671–4679;

Gliravus aff. *bruijini*

- P₄ 1939 XI 29;
M₁ 1939 XI 29;
1952 II 4746;
M₂ 1939 XI 29;
1952 II 4747, 4749;
M¹ 1952 II 4745;
M² 1952 II 4744;
M³ 1952 II 4743;

Bransatoglis aff. *planus*

- M₁ 1952 II 4713–4719;
M₂ 1952 II 4720–4726;
M₃ 1952 II 4727–4729;
P⁴ 1952 II 4730, 4740;
M¹ 1952 II 4731–4732, 4737, 4739;
M² 1952 II 4733–4736, 4738;
M³ 1952 II 4741–4742;

Microdyromys praemurinus

- P₄ 1952 II 3313, 3315;
M₁ 1939 XI 21;
1952 II 3292–3297, 3314–3316, 4680–4688;
M₂ 1939 XI 21;
1952 II 3308–3311, 3317, 4689–4699;
M₃ 1952 II 3312;
M^{1/2} 1952 II 3298–3299, 3301–3306, 4700–4711;
M³ 1952 II 3300, 4712;

Eucrietodon dubius

- M₁ 1939 XI 9, 12;
1952 II 3423–3545, 4071, 4751–4752;
M₂ 1939 XI 9, 12;
1952 II 3546–3662, 4071, 4752;
M₃ 1939 XI 9, 12;
1952 II 3663–3754, 4071, 4751–4752;
M¹ 1939 XI 10–11;
1952 II 3755–3824, 4072;
M² 1939 XI 10–11;
1952 II 3825–3900, 4072;
M³ 1939 XI 11;
1952 II 3901–3956, 4072;

Pseudocricetodon montalbanensis

- M₁ 1952 II 3972–3984;
M₂ 1952 II 3985–3987;
M₃ 1952 II 3988;
M¹ 1952 II 3989–4000;
M² 1952 II 4061–4068;
M³ 1952 II 4069–4070;

Pseudocricetodon ? incertus

- M₁ 1939 XI 8;
1952 II 3957–3959;
M₂ 1952 II 3959–3964;
M₃ 1952 II 3959, 3965–3968;
M¹ 1952 II 3969;
M² 1952 II 3970;
M³ 1952 II 3971;

Heterocricetodon gaimersheimensis

- M₁ 1939 XI 4, 18–19;
1952 II 52, 179, 695, 4110, 4112–4115, 4119, 4124, 4126–4128, 4130–4131, 4133–4152, 4203, 4209, 4559–4566;
M₂ 1939 XI 4, 18;
1952 II 41, 70, 179, 710, 4110–4116, 4118–4119, 4124–4125, 4127–4140, 4153–4168, 4202, 4208–4209, 4567–4571;
M₃ 1939 XI 4, 18;
1952 II 4110, 4112–4113, 4118, 4122, 4124, 4127, 4131–4137, 4139–4140, 4169–4178, 4208–4209, 4572–4596;
M¹ 1939 XI 5, 20;
1952 II 27, 317, 322, 350, 4121, 4124, 4179–4189, 4204, 4206–4207, 4587–4589;
M² 1939 XI 5–6, 20;
1952 II 27, 4121–4124, 4190–4193, 4205–4207, 4210, 4590–4598;
M³ 1939 XI 6;
1952 II 27, 185, 4124, 4194–4201, 4207, 4599–4608;

Melissiodon chaticus

- M₁ 1939 XI 1, 3;
1952 II 67, 86, 88, 92, 94, 100–102, 104–105, 108, 111, 113–114, 119, 121–122, 125–127, 136, 142–143, 145, 147,
149–150, 4410–4412, 4421–4429;
M₂ 1939 XI 1;
1952 II 65, 86, 88–90, 92, 94–97, 99, 101, 105–107, 109–110, 112, 115–118, 120–121, 123, 125–126, 128, 130, 132–
133, 129, 136–137, 139, 144, 146, 148, 151–152, 4410–4420, 4430–4435, 4442, 4445–4446, 4468;
M₃ 1939 XI 1;
1952 II 88–92, 94, 99, 101, 103, 106–107, 115, 117–118, 120–121, 124–126, 131, 133, 137–139, 144–145, 147–148,
153–155, 181, 4410–4420, 4436–4444, 4447;

- M¹ 1939 XI 2;
1952 II 66, 69–75, 78–80, 82–83, 85, 87, 93, 98, 134–135, 141, 156, 4448–4452;
M² 1939 XI 2;
1952 II 68, 71–73, 75–76, 84, 87, 93, 134, 1564453–4459, 4466;
M³ 1939 XI 2;
1952 II 68, 71, 76–77, 81, 87, 93, 134, 157, 4460–4465, 4467;

Plesiosminthus promyaron

- M₁ 1939 XI 23, 24;
1952 II 528–529, 531–535, 537–539, 693, 756, 4505–4524;
M₂ 1939 XI 23, 24;
1952 II 590, 592–603, 701, 727–728, 756, 791, 4521–4532;
M₃ 1939 XI 23, 24;
1952 II 791, 4490, 4523–4525, 4533–4536;
P⁴ 1952 II 4541;
M¹ 1939 XI 25, 26;
1952 II 361–362, 367, 372, 375, 436, 438–439, 4491–4492, 4494–4495, 4497, 4499–4501, 4503, 4537–4548;
M² 1939 XI 26;
1952 II 364–365, 369–371, 374, 440, 4493, 4496, 4498, 4502, 4504, 4547–4556;
M³ 1939 XI 26;
1952 II 4548, 4557;

Ehrenstein 7 (BSP), MP 27

Heterocricetodon gaimersheimensis

- M₁ 1983 XVIII 373–381;
M₂ 1983 XVIII 382–399;
M₃ 1983 XVIII 400–417;
M¹ 1983 XVIII 418–429;
M² 1983 XVIII 430–441;
M³ 1983 XVIII 442–456;

Treuchtlingen 1 (BSP), MP 28?

Heterocricetodon cf. gaimersheimensis

- M₁ 1962 XI 525–528;
M₂ 1962 XI 529–537;
M₃ 1962 XI 538–545;
M¹ 1962 XI 546–553, 555–558;
M² 1962 XI 554, 559–571;
M³ 1962 XI 572–581;

Fundregion Bayern (BSP), rezent

Sciurus vulgaris

Schädel mit P³–M³, Unterkiefer mit P₄–M₃: 1952 I 17;

Liberia, Ob. River Cress. (BSP), rezent

Xerus erythropus

Schädel mit P³–M³, Unterkiefer mit P₄–M₃: 1959 I 459;

Chavroches (NMBS), MN 2a

Plesiosminthus myarion

Unterkiefer mit M_{1-3} : Chr. 4959, 4960, 4961;
Oberkieferfragmente: Chr. 767, 769, 771, 797;

Saulcet (NMBS), MN 1

Plesiosminthus myarion

Oberkieferfragment: Sau. 3899;

Fundort unbekannt (B. M.), rezent

Cricetus cricetus

Schädel mit M^{1-3} , Unterkiefer mit M_{1-3} : No. 8.11. 2. 38;

Coderet (FSL), MP 30

Heteroxerus lavocati

Maxillarfragment mit P^4-M^1 : n° 96 427;

Montaigu-le-Blin (FSL), MN 2a

Palaeosciurus feignouxii

Schädelfragment: n° 213.808;

Mas de Got (LPVM), MP 22

Palaeosciurus goti

Schädelfragment mit P^3 , M^{1-2} (rechts) und P^3-M^1 (links): MGB 1;

Itardies (Quercy) (LPVM), MP 23

Pseudocricetodon montalbanensis

Unterkiefer mit M_{1-3} : Itd 63;
Schädelfragment mit M^{1-3} : Itd 64;

Pech Desse (LPVM), MP 28

Plesiosminthus myarion

Oberkieferfragmente: PDS 451, 453, 455, 457.

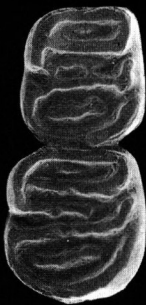
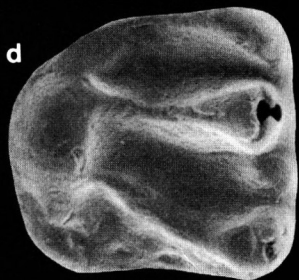
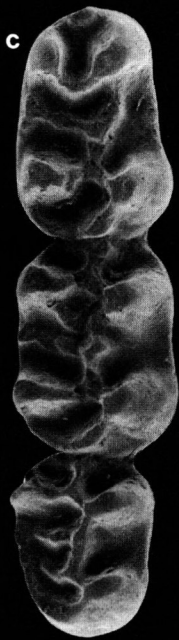
TAFELN

Tafel I

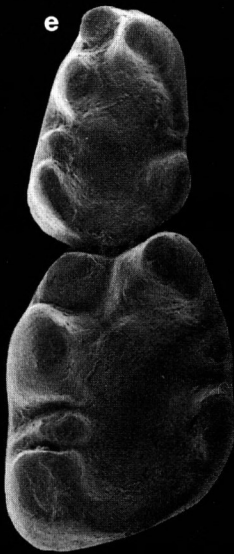
- Abb. a: *Heterocricetodon gaimersheimensis*, M_{1-3} , Holotypus,
Gaimersheim (BSP 1939 XI 4),
- Abb. b: *Melissiodon chaticus*, M_{1-3} , Holotypus,
Gaimersheim (BSP 1939 XI 1),
- Abb. c: *Plesiosminthus promyarion*, M_{1-3} ,
Gaimersheim (BSP 1939 XI 23),
- Abb. d: *Heteroxerus costatus*, $M^{1/2}$,
Gaimersheim (BSP 1939 XI 28),
- Abb. e: *Heteroxerus costatus*, dP_4-M_1 , Lectotypus,
Gaimersheim (BSP 1939 XI 27),
- Abb. f: *Microdyromys praemurinus*, M_{1-2} , Lectotypus,
Gaimersheim (BSP 1939 XI 21).



1mm



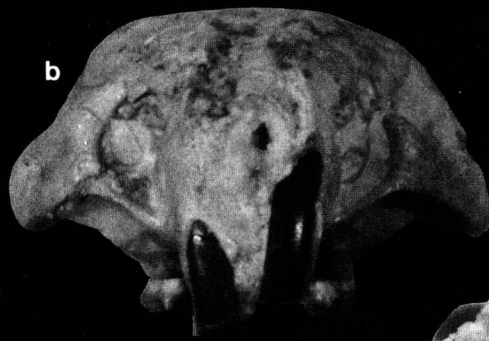
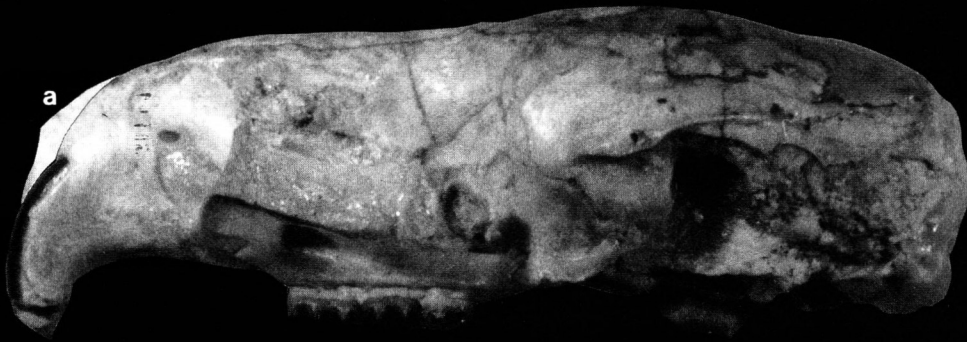
1mm



Tafel II

Heterocricetodon gaimersheimensis, Schädel (BSP 1952 II 4124):

- Abb. a: Lateralansicht,
- Abb. b: Frontalansicht,
- Abb. c: Ventralansicht,
- Abb. d: Dorsalansicht.



5 mm

Tafel III

Heterocricetodon gaimersheimensis, Mandibeln (BSP 1952 II 4124):

Abb. a: rechte Mandibel extern,

Abb. b: rechte Mandibel intern,

Abb. c: linke Mandibel intern,

Abb. d: linke Mandibel extern,

Abb. e: linke Mandibel, Occlusalansicht

Abb. f: rechte Mandibel, Occlusalansicht.

