BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE
ABHANDLUNGEN · NEUE FOLGE, HEFT 145

VOLKER FAHLBUSCH

Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren, eine Studie an oligozänen und miozänen Eomyidae Europas

Mit 42 Abbildungen, 26 Tabellen und 11 Tafeln

Vorgelegt von Herrn Richard Dehm
in der Sitzung vom 10. Oktober 1969

MÜNCHEN 1970
VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KOMMISSION BEI DER C.H.BECK'SCHEN VERLAGSBUCHHANDLUNG MÜNCHEN

Druck: Gebr. Parcus, München
Printed in Germany

Vorwort

Die vorliegende Studie setzt die Reihe der Untersuchungen fort, welche von München aus seit vielen Jahrzehnten und besonders ab 1950 der Erforschung der fossilen Säugetiere Süddeutschlands gewidmet waren. Die Arbeit, die sich auf eine Materialmenge gründet, welche für eine systematisch eng umgrenzte Gruppe bisher nur selten vorlag, wurde in den Jahren 1966–1968 am Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München durchgeführt.

Dem Direktor des genannten Instituts, Herrn Prof. Dr. R. DEHM, der mich für die Zeit der Bearbeitung von meiner Stelle als Wissenschaftlicher Assistent beurlaubte und den Fortgang der Untersuchungen mit großem Interesse verfolgte und durch mancherlei Anregungen bereicherte, möchte ich an dieser Stelle meinen besonders herzlichen Dank aussprechen. Die ununterbrochene Durchführung wurde mir durch ein dreijähriges Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bad Godesberg, ermöglicht. Zusätzlich bildete ihre langjährige Förderung der ausgedehnten Gelände- und Laborarbeiten zur Gewinnung des Materials die Voraussetzung, ohne die meine Arbeit in diesem Umfang nicht möglich gewesen wäre. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei daher auch an dieser Stelle aufrichtig gedankt.

Für die Bereitstellung wichtigen Vergleichsmaterials danke ich Herrn Dr. J. HÜRZELER vom Naturhistorischen Museum in Basel. Kritische Diskussionen mit vielen Kollegen lieferten mir manche Anregung; genannt seien in diesem Zusammenhang: Dr. C. C. BLACK, Pittsburgh, Dr. H. de BRUIJN, Utrecht, Dr. M. R. DAWSON, Pittsburgh, Dr. O. FEJFAR, Prag, Mme. M. HUGUENEY, Lyon, Dr. G. HÖCK-DAXNER, Salzburg, Prof. Dr. K. KOWALSKI, Kraków, M. P. MEIN, Lyon, Prof. Dr. R. W. WILSON, Rapid City und Prof. Dr. A. E. WOOD, Amherst. Ihnen allen fühle ich mich sehr zu Dank verpflichtet, ebenso meinen Kollegen vom Universitäts-Institut und der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München, den Herren Dr. R. FÖRSTER, Dozent Dr. D. HERM, Dr. W. v. KOENIGSWALD, Dipl.-Geol. H. MAYR, Dipl.-Geol. N. SCHMIDT und Dr. P. WELLNHOFER.

Bei den technischen Vorarbeiten zur Materialgewinnung und Präparation waren u. a. behilflich: E. Freifrau v. TÜRKHEIM-GEISLERN, stud. phil. P. WOLFF, Präparatormeister A. SCHÖBERL, Hauptpräparator E. SCHMIEJA, Oberpräparator H. MERTEL. Ihnen sowie meiner Frau, die mir bei Auslese- und Präparationsarbeiten, bei der biometrischen und variationsstatistischen Auswertung der umfangreichen Einzeldaten und bei der Fertigstellung des Manuskripts hilfreich zur Seite stand, sage ich auf diesem Wege ebenfalls meinen Dank.

Inhalt

1. Einleitung . . . 7

1.1. Einführung und Zielsetzung . . . 7

1.2. Methodik . . . 9

1.2.1. Allgemeines . . . 9

1.2.2. Terminologie und Abkürzungen . . . 9

1.2.3. Aufbewahrung des Materials . . . 11

1.2.4. Zur metrischen Analyse der Populationen . . . 11

1.2.5. Zur morphologischen Analyse der Populationen . . . 13

1.3. Historischer Überblick über die Erforschung der europäischen Eomyiden . . . 14

1.4. Die Fundstellen und ihre Eomyiden nach bisheriger Kenntnis . . . 17

1.4.1. Burgmagerbein . . . 18

1.4.2. Treuchtlingen 1 . . . 19

1.4.3. Gaimersheim . . . 19

1.4.4. Bissingen („Wütherich") . . . 20

1.4.5. Wintershof-West . . . 21

1.4.6. Schnaitheim . . . 21

1.4.7. Erkertshofen . . . 22

1.4.8. Zur Frage der Homogenität des Fossil-Materials aus Spaltenfüllungen . . . 22

2. Morphologische und metrische Analyse der Populationen . . . 25

2.1. Metrisch- und morphologisch-quantitativ nicht faßbare Kronenmerkmale bei Eomyiden . 25

2.2. Zahnreihen . . . 27

2.3. Morphologische Analyse der Oberkiefer-Zähne . . . 30

2.3.1. Protoloph und Metaloph . . . 31

2.3.2. Der Mesoloph . . . 31

2.3.3. Der Anteroloph . . . 34

2.3.4. Der Längsgrat . . . 37

2.3.5. Die Innensynklinale . . . 38

2.3.6. Die Außensynklinalen . . . 38

2.3.7. Die dritten Molaren . . . 38

2.4. Metrische Analyse der Oberkiefer-Zähne . . . 43

2.4.1. Die Prämolaren . . . 43

2.4.2. Die ersten und zweiten Molaren . . . 43

2.4.3. Die dritten Molaren . . . 46

2.5. Morphologische Analyse der Unterkiefer-Zähne . . . 47

2.5.1. Der Verlauf von Hypolophid und Mesolophid . . . 47

2.5.2. Das Mesolophid . . . 49

2.5.3. Das Anterolophid der Prämolaren . . . 49

2.5.4. Das Anterolophid der ersten und zweiten Molaren . . . 54

2.5.5. Die Ausbildung des Längsgrates . . . 54

2.5.6. Die Lage des Längsgrates . . . 56

2.5.7. Die Innensynklinalen . . . 57

2.5.8. Die dritten Molaren . . . 59

2.6. Metrische Analyse der Unterkiefer-Zähne . . . 59

2.6.1. Die Maße der Prämolaren . . . 59

2.6.2. Die Indizes der Prämolaren . . . 62
2.6.3. Die Maße der ersten und zweiten Molaren . . . 62
2.6.4. Die Indizes der ersten und zweiten Molaren . . . 62
2.6.5. Die dritten Molaren . . . 65
2.7. Die Längen-Proportionen der Zähne . . . 66

3. Diskussion und Ergebnisse . . . 68

3.1. Die Variabilität . . . 68
3.1.1. Die metrische Variabilität . . . 68
3.1.2. Der Variabilitätskoeffizient . . . 69
3.1.3. Die morphologische Variabilität . . . 75
3.2. Die Eomyiden der einzelnen Fundorte und ihre Beziehungen zueinander . . . 76
3.2.1. Burgmagerbein–Treuchtlingen–Quercy–Gaimersheim . . . 77
3.2.2. Gaimersheim–Weißenburg 6 . . . 83
3.2.3. Weißenburg 6–Haslach–Bissingen . . . 83
3.2.4. Bissingen–Wintershof-West–Schnaitheim . . . 84
3.2.5. Schnaitheim–Erkertshofen . . . 92
3.3. Einige allgemeine Schlußfolgerungen . . . 94
3.3.1. Nochmals zur Frage der Homogenität des Materials . . . 94
3.3.2. Zum Begriff der Population in der Paläontologie . . . 94
3.3.3. Die Populationsverschiebungen . . . 95
3.3.4. Taxonomische und nomenklatorische Probleme . . . 96
3.3.5. Zu Fragen der Evolution . . . 97
3.4. Zur Phylogenie der europäischen Eomyiden . . . 98
3.4.1. Bisherige Ergebnisse . . . 98
3.4.2. Die *Eomys*-Reihe . . . 99
3.4.3. Die *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Reihe . . . 99
3.4.4. *Ligerimys lophidens* . . . 101
3.4.5. Die *Pseudotheridomys-Keramidomys*-Reihe . . . 101
3.4.6. *Apeomys* . . . 102
3.4.7. Die Phylogenie der Eomyiden in ihrer Beziehung zur Zeit . . . 102
3.5. Zur Systematik der Eomyidae . . . 103
3.5.1. Gattung *Eomys* . . . 104
3.5.2. Gattung *Rhodanomys* . . . 106
3.5.3. Gattung *Pseudotheridomys* . . . 106
3.5.4. Gattung *Ligerimys* . . . 107
3.6. Ausblick . . . 109

4. Zusammenfassung, Summary . . . 110

5. Anhang . . . 114

5.1. Maße und variationsstatistische Werte der einzelnen Populationen . . . 114
5.2. Materialnachweis . . . 129

6. Literatur . . . 134

Tafel 1–11 mit Erläuterungen . . . am Schluß

1. Einleitung

„...die Zukunft der Paläontologie liegt in der Untersuchung möglichst großer Individuenreihen."

J. WEIGELT, 1947.

1.1. Einführung und Zielsetzung

Das Ordnen und Gruppieren lebender und fossiler Organismen, die Taxonomie, ist seit Jahrhunderten eines der leitenden Prinzipien aller biologischen Forschung gewesen und findet bis heute seinen Niederschlag in dem ständig zu ergänzenden und zu korrigierenden System der Tiere und Pflanzen. Dieses zunächst starre System geriet durch die Theorie von der Evolution der Organismen in nicht endende Bewegung: Das statische Denken wurde durch ein dynamisches Denken ersetzt.

An dem „Aufbau eines lückenlosen Stammbaums unserer Lebewelt" (BRINKMANN 1928, S. 496) hat die Paläontologie einen wesentlichen Anteil und muß diese Aufgabe auch weiterhin als eine ihrer vornehmsten betrachten. In welche schwierige Situation die paläontologische Wissenschaft indessen geraten war, hat BRINKMANN schon 1928 (S. 496) treffend beschrieben: „Die Paläontologie war mit der notwendigen Vorarbeit des Sammelns und Ordnens der Formen noch nicht fertig, als sie schon, gewissermaßen zu früh, durch den gewaltigen Impuls der Deszendenztheorie auf mehr spekulative Bahnen hinausgeführt wurde, deren Ergebnisse in Stammbaumrekonstruktionen und daraus erschlossenen Entwicklungsgesetzen vorliegen. Damit wurde aber gerade die Stufe der exakten, quantitativen Forschung übersprungen, auf der sich die Vererbungslehre heute befindet." Diese Vorarbeit des Sammelns und Ordnens ist auch heute nicht abgeschlossen und wird viele weitere Generationen von Paläontologen zu beschäftigen haben. Sie wird sich widerspiegeln in Hunderten und Tausenden neuer Namen, die schon jetzt denen so lästig sind, die die Paläontologie als reines Hilfsmittel der Stratigraphie betrachten oder die Systematik um ihrer selbst willen betreiben.

Die nüchterne und langwierige Bestandsaufnahme kann hingegen trotz des enorm hohen Nachholbedarfs nicht als die alleinige Aufgabe der gegenwärtigen paläontologischen Forschung angesehen werden. Die kaum zu leugnende Tatsache, daß viele Paläontologen auch heute noch einem statischen Denken in Form fest umrissener Art-Definitionen verhaftet sind, sollte nicht jene Bemühungen vergessen lassen, die seit einem halben Jahrhundert dem Verständnis und der Aufklärung stammesgeschichtlicher Vorgänge gewidmet waren und den allgemeinen Gesetzmäßigkeiten, welche diesen Vorgängen zugrunde liegen. Dabei kommt jenen Arbeiten besonderer Wert zu, die auf umfangreichem Material aufbauen und dementsprechend die oft vernachlässigten Fragen der Variabilität behandeln – sowohl in horizontaler wie in vertikaler Perspektive. In seinem Vorwort zu der Arbeit von B. GRABERT (1959) hat F. BETTENSTAEDT die gegenwärtige Problematik mit folgenden Worten umrissen: „Die ‚große Individuenzahl' wird zweifellos in Zukunft eine ständig wachsende Bedeutung für die Taxionomie und Phylogenie der Fossilien gewinnen. Nicht

Einzelindividuen, sondern nur die Summe aller Varianten in ihrer charakteristischen Häufigkeitsverteilung bilden die Art; sie ist objektiv faßbar durch die Gesamtpopulation, die nach einem Ausspruch von RUDOLF RICHTER ihren prägnantesten Ausdruck in der Variationskurve findet. Daß außerdem in den Populationen einer Art Varianten so unterschiedliche Gehäuseformen aufweisen, daß sie in 3 oder 4 Gattungen gestellt werden könnten, bildet nur ein Beispiel für die Unzulänglichkeit des konventionellen Gattungsbegriffes in der bisherigen Foraminiferen-Systematik, die sich meist nur auf deskriptive Bearbeitungen gründet."

Die günstige und zur Klärung vieler Fragen notwendige Voraussetzung – ausreichend große Populationen – ist in der Paläontologie relativ selten gegeben und oft auch mit großem Aufwand nicht zu erfüllen. Immerhin aber sind einige Tiergruppen inzwischen so gut belegt, daß biometrische und variationsstatistische Methoden Anwendung finden können. Insbesondere für die Foraminiferen – ausgehend von den Anregungen durch BETTENSTAEDT – konnten während der letzten 20 Jahre vielseitige und wertvolle Ergebnisse erzielt werden. Zusammen mit einigen anderen Untersuchungen seien aus der großen Zahl der Publikationen stellvertretend folgende genannt: BETTENSTAEDT (1958, 1968), BRINKMANN (1929), GRABERT (1959), KLÄHN (1920), KURTÉN (1953), LINDENBERG (1967), WEIGELT (1947).

Nun haben bei der Aufhellung phylogenetischer Grundfragen die Säugetiere seit jeher eine hervorragende Rolle gespielt, da diese als höchstentwickelte Tiergruppe in ihrer gesamten Organisation mehr als jede andere von Umwelteinflüssen unabhängig geworden sind. Zudem besitzen sie in ihrem Gebiß ein spezifisches und spezialisiertes Organ, das einerseits außerordentlich erhaltungsfähig und andererseits in seinen einzelnen Zähnen oft keinen oder nur geringfügigen ontogenetischen Veränderungen unterworfen ist. Auch die relative Seltenheit fossiler Säugetiere fällt heute nicht mehr so erschwerend ins Gewicht, seit gezielte Grabungen und neue Aufbereitungsmethoden (Schlämmen, Säurepräparation und Anreicherung mit Schwerelösungen) für zahlreiche Gruppen unerwartet große Mengen von Material geliefert haben. Allen anderen Ordnungen voran stehen in dieser Hinsicht die Nagetiere, für welche vom Eozän bis zur Gegenwart die Anzahl der Fundstellen in den letzten Jahren um ein Vielfaches vergrößert werden konnte. Außerdem ist mit der Menge der Objekte von einzelnen Fundstellen und Arten das für biometrische Bearbeitungen erforderliche Maß oftmals erreicht oder sogar weit überschritten.

Die erste Anregung zu der vorliegenden Untersuchung gaben mir meine Arbeiten über miozäne Hamster-Verwandte (Cricetidae; FAHLBUSCH 1964, 1966). Von mehreren Fundstellen Süddeutschlands, deren exakte stratigraphische Korrelation nicht vorlag, war ein unterschiedlich großes Material isolierter Zähne vorhanden. Zwischen den Populationen (zwischen 10 und 50 Exemplaren vergleichbarer Elemente) altersähnlicher Fundstellen bestanden trotz weitgehender morphologischer Übereinstimmung geringfügige Unterschiede, welchen teils stratigraphische, teils phylogenetische oder taxonomische Bedeutung zuzukommen schien. Einigermaßen gesicherte Schlußfolgerungen waren aber nicht in jedem Fall möglich, da die Anzahl der Fundstücke nicht ausreichte und damit Aussagen über die Variationsbreite einer bestimmten Form nicht zu machen waren. So enstand der Plan, andere, reichlicher belegte Gruppen in dieser Richtung zu untersuchen.

Hierfür boten sich die Eomyidae an, eine Familie ausgestorbener Nager aus der Verwandtschaft der nordamerikanischen Taschenmäuse (Geomyoidea). Von drei oberoligozänen und vier burdigalen Fundorten (darunter drei unterburdigalen) liegen jetzt rund 6600 Einzelobjekte mit über 7000 verwertbaren Zähnen vor. Die ursprüngliche Absicht, weitere Nagergruppen mit ähnlichen Methoden zu untersuchen und die allgemeinen Ergeb-

nisse untereinander zu vergleichen, mußte wegen des großen Materials und fehlender Vorarbeiten zunächst aufgegeben werden, sollte aber das Ziel späterer Arbeiten bleiben.

Obgleich nun die in dieser Studie vorgelegten Ergebnisse überwiegend auf den Untersuchungen an Eomyidenzähnen basieren, war das Ziel nicht eine systematisch-phylogenetische Revision europäischer Vertreter dieser Familie unter Verwendung aller verfügbaren Reste. Im Mittelpunkt stand vielmehr das umfangreiche Material weniger Fundstellen und der Versuch, Antworten auf folgende Fragen zu erhalten:

1. Welcher Art ist die Variabilität morphologischer Merkmale in Populationen einzelner Fundstellen?
2. Sind zwischen Populationen gleicher oder nahe verwandter taxonomischer Einheiten von altersgleichen oder -ähnlichen Lokalitäten metrische und/oder morphologische Unterschiede zu beobachten und – wenn ja – wie lassen sie sich erfassen und darstellen?
3. Wie sind unterschiedliche Variabilität und Populationsverschiebungen zu deuten?
4. Welche Folgerungen sind aus den Beobachtungen zu ziehen für
   a) die phylogenetischen Vorgänge und
   b) die Systematik?

1.2. Methodik

1.2.1. Allgemeines

Das Material, das zum großen Teil aus isolierten Zähnen besteht, wurde mit einem Leitz-Stereo-Mikroskop bei 25- bis 50facher Vergrößerung untersucht. Die Vermessung der Zähne erfolgte monokular mit Hilfe eines Okularmikrometers. Die Meßgenauigkeit beträgt ± 0.02 mm. Alle Maßangaben werden in Millimetern gemacht.

Für die Herstellung der fotografischen Aufnahmen stand ein Zeiss-Stereo-Mikroskop II mit der zugehörigen Aufsetzkamera zur Mikrofotografie zur Verfügung. Sämtliche fotografierten Zähne wurden zur Vermeidung störender Lichtreflexe mit Magnesiumoxyd bedampft. Die Zeichnungen der Objekte wurden mit Hilfe fotografischer Unterlagen nach den Originalen angefertigt und stammen – wie alle anderen Textabbildungen – vom Verfasser. Die Zähne und Zahnreihen wurden – mit Ausnahme der in Abb. 41 und auf Taf. 11 gegebenen Beispiele – in 20facher Vergrößerung und für einen leichteren Vergleich sämtlich als linke abgebildet; rechte Zähne tragen dabei den Vermerk „invers".

1.2.2. Terminologie und Abkürzungen

Die Benennung der Höcker und Grate der Eomyiden-Zähne erfolgt in Anlehnung an Wood & Wilson (1936). In der Bezeichnung der Synklinalen folge ich Stehlin & Schaub (1951). Die verwendeten Termini sind in Abb. 1 erläutert.

Die im Verlauf der Arbeit gebrauchten Abkürzungen sind: für die morphologischen Merkmale:

ald	Anterolophid
end	Entoconid
hy bzw. hyd	Hypoconus bzw. Hypoconid
me bzw. med	Metaconus bzw. Metaconid

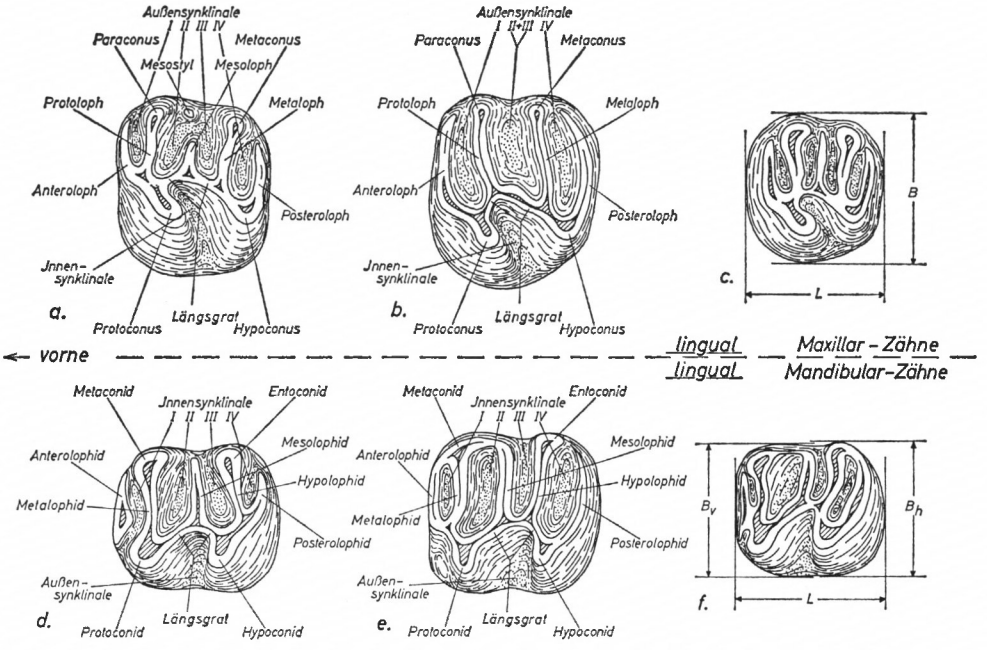


Abb. 1. Terminologie und Vermessung bei Eomyiden-Zähnen. a–b: $m^{1/2}$, c: p^4, d–f: $m_{1/2}$. a+d: *Eomys*, b+e: *Ligerimys*, c+f: *Pseudotheridomys*. a: 1952 II 2781 (invers), b: 1937 II 19426, c: 1961 XII 305, d: 1954 XVI 175 (invers), e: 1940 V 558, f: 1961 XII 287. x 20.

ml	bzw. mld	Mesoloph bzw. Mesolophid
mtd		Metalophid
pa		Paraconus
pr	bzw. prd	Protoconus bzw. Protoconid;

bei der Kennzeichnung der Zähne (außer den allgemein üblichen Bezeichnungen):

$m_{1/2}$	bzw. $m^{1/2}$	erster oder zweiter Molar
$m_{1(2)}$	bzw. $m^{1(2)}$	wahrscheinlich erster Molar
$m_{2(1)}$	bzw. $m^{2(1)}$	wahrscheinlich zweiter Molar
m_{1-2}	bzw. m^{1-2}	erster und zweiter Molar;

ferner bedeuten:

Mt	Morphotyp (Definition vgl. Kap. 3.3.4.)
n	Anzahl der untersuchten Objekte;

bei der Vermessung der Zähne:

L	Länge
B	Breite (bei m_3 und Maxillarzähnen)
B_v	vordere Breite
B_h	hintere Breite
B_{max}	größte von mehreren Breiten;

bei variationsstatistischen Angaben (vgl. Kap. 1.2.4):

M	arithmetischer Mittelwert
V	Variabilitätskoeffizient
VB	Variationsbreite
σ	Standardabweichung.

1.2.3. Aufbewahrung des Materials

Das Material, das dieser Arbeit zugrunde liegt, stammt ausschließlich aus süddeutschen Spaltenfüllungen und wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München aufbewahrt. Die bei der Inventarisierung verwendeten Sammelnummern bezeichnen folgende Kollektionen bzw. Fundorte:

1937 II	Unteres Burdigal von Wintershof-West (=Material zu DEHM 1950 a)
1939 XI	Unteres Ober-Oligozän von Gaimersheim (Original-Material zu FREUDENBERG 1941)
1940 V	Unteres Burdigal von Schnaitheim
1952 II	Unteres Ober-Oligozän von Gaimersheim (Aufsammlungen ab 1949)
1954 XII	Unteres Ober-Oligozän von Burgmagerbein und unteres Burdigal von Bissingen (=„Wütherich") (nur Originale zu SCHALK 1957)
1954 XVI	Unteres Ober-Oligozän von Burgmagerbein
1954 XVII	Unteres Burdigal von Bissingen (=„Wütherich")
1961 XII	Aquitan von Weißenburg 6
1962 XI	Ober-Oligozän von Treuchtlingen 1
1962 XIX	Oberes Burdigal von Erkertshofen.

Zum Vergleich herangezogen wurde das Originalmaterial zu *Pseudotheridomys parvulus* aus der Unteren Süßwasser-Molasse von Haslach bei Ulm (Originalmaterial zu SCHLOSSER 1884), das ebenfalls in München aufbewahrt wird (Inv.-Nr. 1881 IX), ferner eine kleine Kollektion von Eomyiden aus den Phosphoriten des Quercy, die sich im Naturhistorischen Museum in Basel befindet.

Ein genauer Nachweis aller verwendeten Objekte wird am Schluß der Arbeit im Anhang (5.2.) gegeben.

1.2.4. Zur metrischen Analyse der Populationen

In der metrischen Analyse werden einzelne, an den Objekten ermittelte Meßwerte für die verschiedenen Populationen zusammengestellt und untereinander verglichen. Den Maßen der Zähne darf ein besonders großer Wert beigemessen werden, da sie sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung des Tieres nicht oder nur unwesentlich ändern. Bei den Oberkieferzähnen sind lediglich die (größte) Länge und eine (größte) Breite exakt meßbar, welche etwa im rechten Winkel zueinander stehen (Abb. 1–2). Bei den Mandibularzähnen wurden außer der (größten) Länge eine vordere und eine hintere Breite ermittelt. Im Laufe der Abkauung werden die Maße kleiner (vgl. Abb. 2 d–g), besonders bei stärker abgenutzten Zähnen. Diese wurden aber nicht berücksichtigt, sobald das Kronenrelief nicht mehr erkennbar ist. Die Differenzen, welche bei solchen ontogenetisch bedingten Veränderungen auftreten, liegen jedoch innerhalb der Meßgenauigkeit von ± 0,02 mm und dürfen daher vernachlässigt werden. Bei den m_3 wurde auf eine gesonderte Berücksichtigung der nur in wenigen Fällen exakt meßbaren hinteren Breite verzichtet.

Von einer Ermittlung weiterer Meßwerte, etwa dem Abstand von Höckern und Graten, wurde abgesehen, da eindeutig fixierte Meßpunkte infolge der Abkauung der Kronen nicht

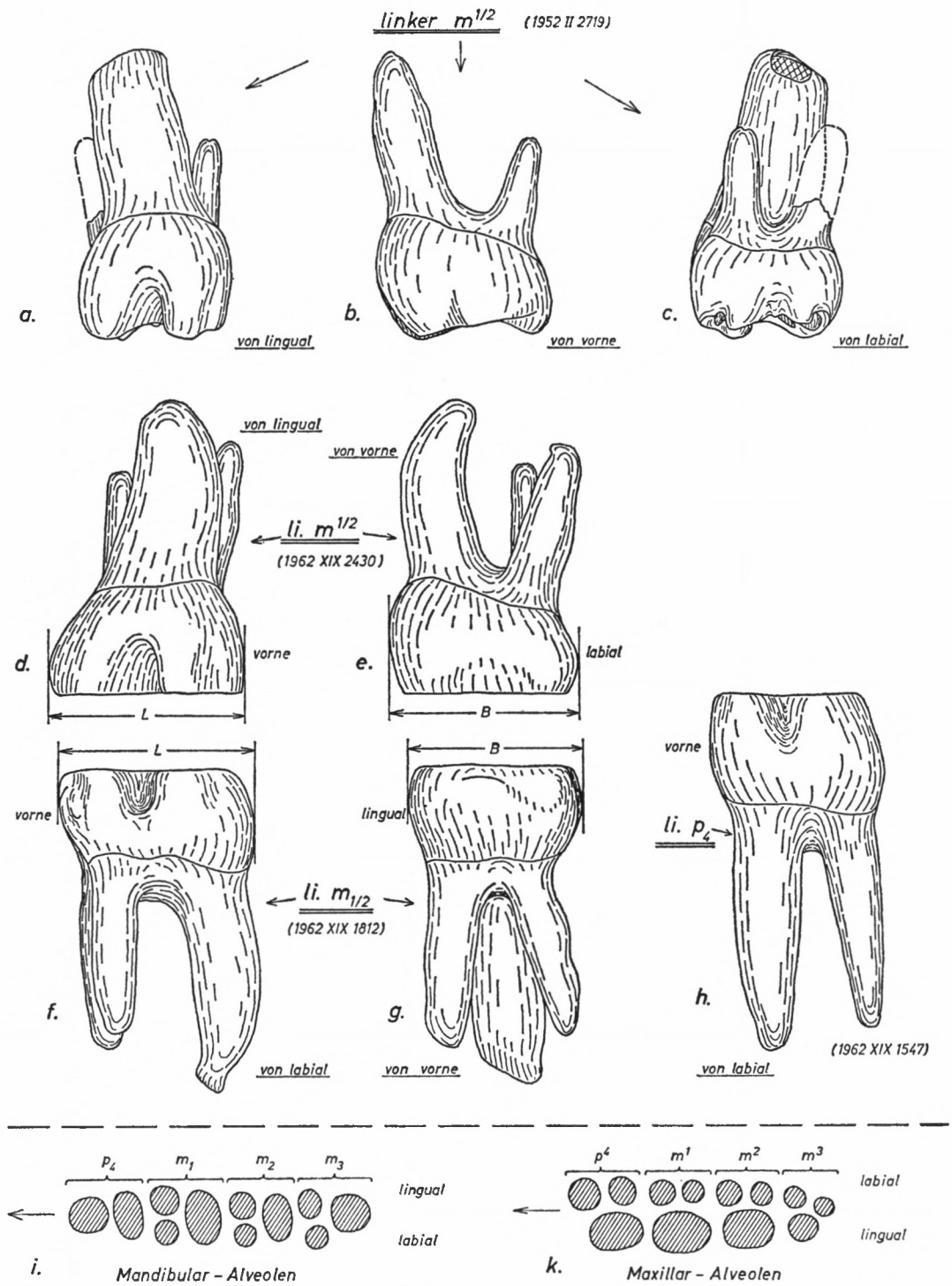


Abb. 2. Wurzelbildung und Alveolen-Muster bei Eomyiden. a–c: *Eomys zitteli*, Gaimersheim, x 20; d–h: *Ligerimys florancei*, Erkertshofen, × 20; i–k: Alveolen-Muster.

gegeben sind. Derartige Werte wären mit zu großen Fehlern behaftet, als daß sie brauchbare Vergleiche durchführen ließen.

Aus den Meßwerten wurden folgende Indizes berechnet: Der Längen-Index $\frac{B \cdot 100}{L}$ (= Breite in Prozenten der Länge); hierbei wurde für die p_4 konstant die hintere, für die $m_{1/2}$ die vordere Breite verwendet. Ferner wurden für die p_4 und $m_{1/2}$ im Breiten-Index vordere und hintere Breite zueinander in Beziehung gesetzt, und zwar für die p_4: $\frac{B_v \cdot 100}{B_h}$ (= vordere Breite in Prozenten der hinteren Breite), für die $m_{1/2}$: $\frac{B_h \cdot 100}{B_v}$ (= hintere Breite in Prozenten der vorderen Breite).

An variationsstatistischen Werten werden verwendet: Die Variationsbreite (VB), welche die Größe der Schwankung zwischen den Extremwerten innerhalb einer Population angibt. Aus der Gesamtheit der Einzelwerte ergibt sich der arithmetische Mittelwert (M). Als Streuungsmaß wird die in der Paläontologie bereits häufig verwendete Standardabweichung (σ) angegeben. Sie wurde nach dem bei WEBER (1964, S. 73) ausführlich beschriebenen Summenverfahren berechnet. Der Variabilitätskoeffizient (V) erlaubt einen unmittelbaren, von absoluten Meßwerten unabhängigen Vergleich der Streuungen in Populationen auch unterschiedlicher Größe (Streuung in Prozenten des arithmetischen Mittels; WEBER 1964, S. 80; SIMPSON, ROE & LEWONTIN 1960, S. 89). Für M, σ und V wurden zusätzlich die Standardfehler (σ_m, σ_σ, σ_V) berechnet (SIMPSON, ROE & LEWONTIN 1960, S. 166).

1.2.5. Zur morphologischen Analyse der Populationen

Erheblichen Schwierigkeiten begegnet man bei dem Versuch, die Variabilität bestimmter morphologischer Merkmale innerhalb einer Population quantitativ darzustellen. Eine exakte Methode hierfür konnte bisher nicht entwickelt werden, da sich viele Merkmale einer unzweideutigen Vermessung entziehen, weil es an objektiv festzulegenden Fixpunkten fehlt. Bei der Darstellung morphologischer Details fossiler Objekte nehmen daher relative Umschreibungen stets einen großen Raum ein, wie „stärker gebogen", „relativ kurz", „± gestreckt" usw. Dieser Schwierigkeit stehen wir auch bei der Beschreibung des hier behandelten Materials gegenüber.

Um dennoch auf langwierige Beschreibungen verzichten und einen möglichst raschen Überblick über die Variabilität eines bestimmten Merkmals geben zu können, wurde ein im paläontologischen Schrifttum gelegentlich bereits verwendeter Weg beschritten (vgl. auch HOOPER 1957): Man versucht, für ein bestimmtes Detail mehrere Merkmalsklassen unterschiedlicher Ausbildung (Typen) festzulegen und jedes Objekt nach der bei ihm vorliegenden Ausbildung einer dieser Klassen zuzuordnen. Dieses Verfahren führt dann zu einer bestimmten Häufigkeitsverteilung des betreffenden Merkmals. Eine solche Darstellungsweise, die in dieser Arbeit durch schematische Darstellungen der jeweiligen Merkmalsausbildung und Zahnbeispiele ergänzt wurde, ist von mir bereits früher (FAHLBUSCH 1966, Abb. 2) benutzt worden und findet hier weitgehende Verwendung. Indessen muß man sich bei derartigen Verteilungen der Einzelzähne auf nicht exakt zu definierende Merkmalsklassen immer bewußt bleiben, daß eine solche Gruppierung stets subjektiv bleibt; eine von zwei Bearbeitern durchgeführte Untersuchung in dieser Weise wird wahrscheinlich zu etwas unterschiedlichen Ergebnissen führen, da es innerhalb einer Population bei der Ausbildung eines Merkmals zwischen zwei Extremen normalerweise fließende Übergänge gibt.

Bei zunehmender Abkauung kann sich die Unsicherheit über die Zuordnung zu dieser oder jener Merkmalsklasse noch erhöhen.
Dennoch erscheint mir diese Methode einer Darstellung der Variabilität morphologischer Merkmale die übersichtlichste und kürzeste zu sein und einer tatsächlichen quantitativen Verteilung am nächsten zu kommen.

1.3. Historischer Überblick über die Erforschung der europäischen Eomyiden

Bis zur Beschreibung der reichen Nagetierfaunen aus den süddeutschen Spaltenfüllungen von Gaimersheim (FREUDENBERG 1941) und Wintershof-West (DEHM 1950a) galten die Eomyiden unter den fossilen Rodentia als seltene Faunenelemente, obwohl sie bereits seit über 100 Jahren bekannt sind. Der zierliche, zerbrechliche Bau der Kieferknochen und besonders die geringe Größe dieser Tiere, die in ihrer relativ langen Geschichte (Oligozän – oder früher – bis Pliozän/Pleistozän) niemals ein auffallendes phylogenetisches Größenwachstum erfuhren, müssen als Gründe hierfür angenommen werden.

1853 wurden die ersten Gebißreste bekannt: *Omegodus echimyoides* POMEL und *Decticus antiquus* AYMARD, beide aus dem Oligozän Frankreichs. Unzureichende Beschreibungen und fehlende Abbildungen ließen indessen keine klaren Vorstellungen vom Aussehen der Formen entstehen.

So geschah es, daß SCHLOSSER (1884, S. 84) die Gattung *Eomys* (mit der Art *E. zitteli*) aufstellte, wobei er allerdings eine mögliche Übereinstimmung mit *Omegodus* in Erwägung zog. Seiner Beschreibung lagen vier Unterkiefer von Mouillac (Phosphorite des Quercy) zugrunde. – In der gleichen Arbeit beschrieb SCHLOSSER neben *Eomys zitteli*, den er zu den Myomorpha stellte, einen kleinen Nager aus dem Aquitan von Haslach unter dem Namen *Theridomys parvulus*, dessen Zugehörigkeit zu dieser Gattung aber von Anfang an fraglich blieb. Irgendwelche Beziehungen zu *Eomys* wurden von ihm nicht hervorgehoben.

Für einen Unterkiefer aus dem unteren Aquitan von Pyrimont-Challonges wurde 1902 durch DEPÉRET & DOUXAMI die Gattung *Rhodanomys (Rh. schlosseri)* aufgestellt. Mit *Eomys* als der morphologisch am nächsten stehenden Form wurde sie in der von ihnen errichteten Familie Eomyidae zusammengefaßt.

1925/26 äußerte SCHLOSSER die Vermutung, daß *Omegodus echimyoides* – so bestimmte er die Reste von Peublanc – und *Rhodanomys schlosseri* generisch identisch seien, spezifisch jedoch wegen der aus Literaturangaben entnommenen Größenunterschiede getrennt bleiben müßten. Von Peublanc wurden durch diese Arbeit auch zum ersten Mal obere Backenzähne der *Eomys*-Gruppe beschrieben und abgebildet. – Anschließend an die Ausführungen über *Eomys* und *Omegodus/Rhodanomys* ging er auf die bis dahin unbeachtet gebliebenen Beziehungen zwischen *Eomys* und „*Theridomys*" *parvulus* ein. Für letzteren schlug er den Gattungsnamen *Pseudotheridomys* vor und stellte fest (S. 379): „Wir haben es auch hier mit einem Nachkommen von *Eomys* zu tun"... „Bemerkenswert ist der Umstand, daß in dieser Nagergruppe nicht wie fast in allen genetischen Reihen der Säugetiere Zunahme, sondern Abnahme der Körpergröße stattfindet."

Durch VIRET (1929, S. 72) wurden zahlreiche Mandibeln und einige Oberkieferbelege von Coderet als *Rhodanomys schlosseri* bestimmt, welche sich von dem Typus dieser Art nur geringfügig unterscheiden. – *Omegodus echimyoides* wurde wegen der unzureichenden Beschreibung durch POMEL und wegen fehlender Abbildungen endgültig abgelehnt (Fußnote S. 73). Weiterhin glaubte VIRET (Fußnote S. 73), daß *Rhodanomys* und *Eomys* in einer einzigen Gattung vereinigt werden könnten, ohne jedoch die Gattung *Rhodanomys* aufzugeben.

1937 – also 84 Jahre nach der Beschreibung durch POMEL – veröffentilchte WOOD (S. 237) erstmals eine Abbildung von *Omegodus echimyoides* nach einem Original im British Museum (Natur. Hist.). Auf die Beziehungen zwischen *Omegodus* und *Eomys* ging er indessen nicht ein, sondern führte als europäische Eomyiden stets *Eomys, Omegodus* und *Rhodanomys* nebeneinander auf.

Aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim wurden durch FREUDENBERG (1941, S. 112) über 350 Unterkiefer und 8 Oberkiefer beschrieben, die er als „*Eomys schlosseri* (DEP. & DOUX.)" bestimmte. Nach den Zahnreihenlängen der Mandibeln konnte er zwei Formen unterscheiden, die er als „var. *minor*" und „var. *major*" bezeichnete. FREUDENBERG diskutierte das Verhältnis von *Eomys* zu *Rhodanomys* mit dem Ergebnis, daß (S. 115) „die Aufstellung der Gattung *Rhodanomys*... durch nichts gerechtfertigt" ist. Ein Vergleich der durch SCHLOSSER beschriebenen Reste von Peublanc mit denen von Gaimersheim zeigte, daß jene zu „*Eomys schlosseri* var. *major*" gehören. Seine Kritik an SCHLOSSERS Bestimmung des Oberkiefers von Peublanc als einen rechten – mit p^4-m^2 – besteht nicht zu Recht; vielmehr verwechselte FREUDENBERG linke und rechte Oberkiefer; vergleiche dazu seine Abb. 10 und Taf. 12, Fig. 10.

Eine erste ausführliche Beschreibung einer burdigalen Eomyidenfauna gab DEHM (1950a, S. 406) an Hand des reichen Materials von Wintershof-West. Die von dort vorliegenden Kiefer und Einzelzähne wurden einer einzigen Form – *Eomys lophidens* – zugeordnet, wobei aber die große Variabilität insbesondere der oberen Backenzähne im Detail beschrieben wurde (S. 411): „Nach ihrem Schmelzrelief teilen sich die oberen Zähne in zwei Gruppen, welche durch einige Übergangsformen miteinander verbunden werden." Nach ausführlicher Diskussion der verschiedenen Deutungsmöglichkeiten dieses Befundes kam DEHM zu dem Ergebnis (S. 413), daß es sich um eine einheitliche Population gehandelt habe.

Im Anschluß hieran seien einige interessante Bemerkungen wiedergegeben, die aus einem Briefwechsel zwischen Prof. R. DEHM und Dr. S. SCHAUB, Basel, entnommen sind.[1] Nach Prüfung einer kleinen Kollektion aus Wintershof-West vertrat SCHAUB in einem Brief vom 17. April 1953 die Meinung: „Das Genus Eomys fällt unter allen Umständen außer Betracht. Die Molaren der Typusspecies, Eomys Zitteli, haben die Tracht von Cricetodonzähnen mit plumpen Hügeln und Jochkanten."... „Die 5 Maxillarmolaren, die Sie mir geschickt haben, besitzen nur 4 Antiklinalen, wie die Zähne Ihrer Fig. 132. Der Mesoloph fehlt. Bei einem der Zähne ist an der Stelle, wo er sitzen sollte, eine Ausbuchtung des Längsgrates angedeutet. Alle 5 Zähne stimmen genau mit dem Molar von Suèvres (Stehlin & Schaub, 1951, fig. 192) überein, gehören also zu Ligerimys."... „Ihre fig. 133 stellt obere Backenzähne von Pseudotheridomys dar, wie sie von Estrepouy (ebenfalls Burdigalien) in genügender Menge vorliegen."... „Meines Erachtens beweisen schon die Oberkieferzähne, daß die zu „Eomys" lophidens gestellten Materialien zu zwei verschiedenen Formen gehören, die allerdings in die gleiche Familie zu stellen sind. Sie unterscheiden sich in erster Linie durch die Anwesenheit (Pseudotheridomys) oder das Fehlen des Mesolophs (Ligerimys). Sie in eine Form zusammenzuziehen, und die Pseudotheridomyszähne mit unterbrochenem Mesoloph als Übergänge aufzufassen, kommt nach meinen Erfahrungen nicht in Frage. Es handelt sich bei Ligerimys ja nicht bloß um den Wegfall der Antiklinale III, denn die Kronen dieses Genus sind auch kürzer, so daß gar kein Platz für diese Antiklinale vorhanden ist. Beim Genus Rhodanomys kann man darüber streiten, ob eine generische

[1] Die Briefe werden im Institut für Paläontologie und hist. Geologie der Universität München aufbewahrt. Für die Erlaubnis, daraus zitieren zu dürfen, sage ich Herrn Prof. DEHM besonderen Dank.

Abtrennung von Eomys sich rechtfertigen läßt, zwischen Pseudotheridomys und Ligerimys ist aber der Schnitt ganz deutlich." Den Holotypus zu *Eomys lophidens* glaubte SCHAUB (in demselben Brief) als *Pseudotheridomys* bestimmen zu müssen, desgleichen die Form von Estrepouy. Aus der Antwort Prof. DEHMS vom 22. April 1953 zitiere ich: „Was Sie mir schreiben, gibt auch mir zu denken. Ich habe bei der Bearbeitung immer wieder erwogen, ob das Material dieses Zwergnagers einheitlich ist, oder mehr als einer Art angehört. Ich bin auch jetzt hierin nicht sicher und neige noch der Ansicht zu sie sei einheitlich." Zu einer Klärung der hiermit aufgeworfenen Fragen kam es vorerst nicht.

Die in dem vorangehenden Abschnitt erwähnte Gattung *Ligerimys* (mit der Typusart *L. florancei*) wurde 1951 durch STEHLIN & SCHAUB für einige Zähne aus dem Mittel-Miozän von Suèvres und altersähnlichen Fundorten aufgestellt. – In derselben Arbeit wurden erstmals klare und zuverlässige Abbildungen für *Eomys zitteli* aus den Phosphoriten des Quercy gegeben. Auf die Beziehungen zwischen *Eomys* und *Pseudotheridomys* eingehend, stellten die Autoren fest (S. 294): „In der Struktur der Mandibularmolaren weicht *Eomys*, Fig. 504, wie oben schon bemerkt, weiter von *Pseudotheridomys* ab, als in derjenigen der Maxillarmolaren. Von einem so nahen Verwandtschaftsverhältnis zwischen den beiden Genera, wie es SCHLOSSER seinerzeit angenommen hat, kann nicht die Rede sein", wobei dem Verlauf des Hypolophids besondere Bedeutung zugemessen wurde. Ferner wird in der Fußnote auf S. 131 SCHLOSSERS Annahme (1925/26, S. 377 u. 391) als irrig bezeichnet, nach der *Rhodanomys* und *Omegodus* identisch sein sollen. *Rhodanomys* und *Eomys* (=*Omegodus*) werden bei STEHLIN & SCHAUB als selbständige Genera beibehalten. Als neue Gattung wird – dem *Rhodanomys* nahe verwandt – *Ritteneria* beschrieben.

Aus dem unteroligozänen Kalk von Ronzon beschrieb LAVOCAT (1951, S. 40) einen „*Eomys antiquus* Aymard sp.", in dessen Synonymieliste der 1853 bekanntgemachte *Decticus antiquus* aufgeführt wird. Das geringe Material und die mangelhafte Abbildung lassen keine eindeutige Beurteilung des Stückes zu. Wenn die Bestimmung und die Fundortangabe für diese Art zu Recht besteht, dürfte es sich dabei um den ältesten Eomyiden handeln, der bisher in Europa gefunden wurde (zum Alter des *Eomys zitteli* aus den Phosphoriten des Quercy vgl. Kap. 3.2.1., S. 80 u. 99). – *Omegodus echimyoides* von Chauffours wird auch von LAVOCAT (S. 41) als Synonym zu *Eomys zitteli* behandelt. – Ein Unterkiefer aus dem Ober-Oligozän von Cournon wurde als „*Pseudotheridomys schaubi* n.sp." beschrieben, womit diese Gattung erstmals im Oligozän nachgewiesen wurde.

Als jüngster Vertreter des Genus *Pseudotheridomys* wurde 1953 von SCHAUB & ZAPFE aus der vindobonen Spaltenfüllung von Neudorf a.d. March *Pseudotheridomys carpathicus* bekannt gemacht.

TOBIEN (1960, S. 14) hat entsprechend der brieflich vertretenen Ansicht SCHAUBS (s.o. S. 15) geäußert, daß die Eomyiden von Wintershof-West mit fünf Quergraten an den oberen Molaren „eher zu *Pseudotheridomys* gehören".

Nach Meinung von FEJFAR (in ČTYROKÝ, FEJFAR & HOLÝ 1964, S. 145) bilden *Ligerimys florancei* und *Eomys lophidens* „mit größter Wahrscheinlichkeit eine einzige Art, deren Bezeichnung *Ligerimys lophidens* (DEHM, 1950) heißen sollte". Weiter schreibt FEJFAR (S. 145): „In dieser Artengruppe kann man zwei morphologische Gruppen unterscheiden: eine morphologisch primitivere mit fünf buccalen (bei den oberen Molaren) oder lingualen Antiklinalen (bei den unteren Molaren). Zu dieser gehört *Pseudotheridomys parvulus* und *P. carpathicus*. Zu der zweiten entwicklungsmäßig fortgeschrittenen Gruppe mit vier Antiklinalen bei den Molaren gehört *Eomys lophidens (? = Ligerimys florancei)*."

Eine sehr überraschende Eomyidenfauna wurde 1967 von HARTENBERGER aus dem unteren Pliozän (Vallesien) Spaniens beschrieben mit *Eomys catalaunicus* und *Pseudotheri-*

domys (Keramidomys) pertesunatoi. Der Autor gibt einen Überblick über die Phylogenie der europäischen Eomyiden, der jedoch hauptsächlich auf Literaturstudien basiert. Es werden drei Entwicklungsreihen unterschieden: eine *Eomys*-Reihe vom Oligozän bis zum Pliozän; von dieser abgeleitet die *Rhodanomys-Ritteneria*-Reihe im Ober-Oligozän und Aquitan; schließlich die *Pseudotheridomys*-Reihe (mit den Untergattungen *Pseudotheridomys*, *Ligerimys* und *Keramidomys*) vom Ober-Oligozän bis in das Pliozän, welche möglicherweise ebenfalls von *Eomys* herzuleiten ist.

Durch HUGUENEY & MEIN (1968) wurde der spanische *Eomys catalaunicus* der aus Nordamerika beschriebenen Gattung *Leptodontomys* zugeordnet. Ferner wurden Detailbeobachtungen an einigen Ligerimyszähnen von Vieux Collonges und Estrepouy mitgeteilt unter Bezugnahme auf die Fauna von Wintershof-West.

Anläßlich der Bearbeitung einer aquitanen Eomyiden-Fauna von Weißenburg i.B. gab FAHLBUSCH (1968) eine Neubeschreibung des Typus von *Pseudotheridomys parvulus*. Der von LAVOCAT (1951, S. 42) bekanntgemachte *Pseudotheridomys schaubi* von Cournon wird darin als Synonym zu *Pseudotheridomys parvulus* angesehen. Ferner wird in der Arbeit eine etwas abseits aller bisher bekannten Eomyiden stehende Form als *Apeomys tuerkheimae* beschrieben.

Die Erforschung der nordamerikanischen Eomyiden geht ähnlich weit zurück wie die der europäischen, soll aber hier nicht im einzelnen dargestellt werden, da sie für die Thematik der vorliegenden Untersuchung kaum von Bedeutung ist. Es muß Gegenstand einer gesonderten Arbeit sein, die offenbar sehr engen Beziehungen zwischen den nordamerikanischen und den europäischen Eomyiden, die bereits von SCHLOSSER (1884, S. 136) erkannt wurden, eingehender zu studieren. An wichtigeren Publikationen, auf denen allein eine solche Untersuchung jedoch nicht basieren darf, seien hier genannt: WOOD (1937), WILSON (1949, 1960), BLACK (1965), SHOTWELL (1967).

Auf eine Darstellung der erheblich divergierenden Ansichten über die Einordnung der Eomyiden in das System der Rodentia wurde hier verzichtet, da sie für meine Untersuchungen ohne Bedeutung war, und diese ihrerseits keinerlei neue Gesichtspunkte für diesbezügliche Probleme lieferten. Die heute allgemein akzeptierte Ansicht geht dahin, die Familie Eomyidae, in der sowohl die europäischen wie die nordamerikanischen Genera untergebracht sind, gemeinsam mit denjenigen der Heteromyidae und Geomyidae (fossil beide nur in Nordamerika) in der Superfamilie Geomyoidea zusammenzufassen (WOOD 1955). THALER (1966) schlug für diese Gruppe die Unterordnung Geomorpha vor.

1.4. Die Fundstellen und ihre Eomyiden nach bisheriger Kenntnis

Das Material, das dieser Arbeit zugrunde liegt, umfaßt ca. 6600 Stücke (davon ca. 330 bezahnte Kiefer oder Kieferfragmente) und stammt ausschließlich aus Spaltenfüllungen, die zwischen 1937 und 1962 im Gebiet des schwäbisch-fränkischen Jura entdeckt wurden. Einen Überblick über die Lage der Fundorte gibt Abb. 3.

Mit Ausnahme der Fauna von Wintershof-West (DEHM 1950a) handelt es sich um Kollektionen, die bisher nur kurz erwähnt wurden (Schnaitheim: DEHM 1939; Burgmagerbein und Bissingen: SCHALK 1957) oder vollkommen neue Aufsammlungen darstellen. Alle Lokalitäten und die Fundumstände sowie die bisherige Kenntnis ihrer Eomyiden sollen daher anschließend beschrieben werden.

Außer den nachstehend angeführten Fundorten wurde ein Teil des Materials von Wei-

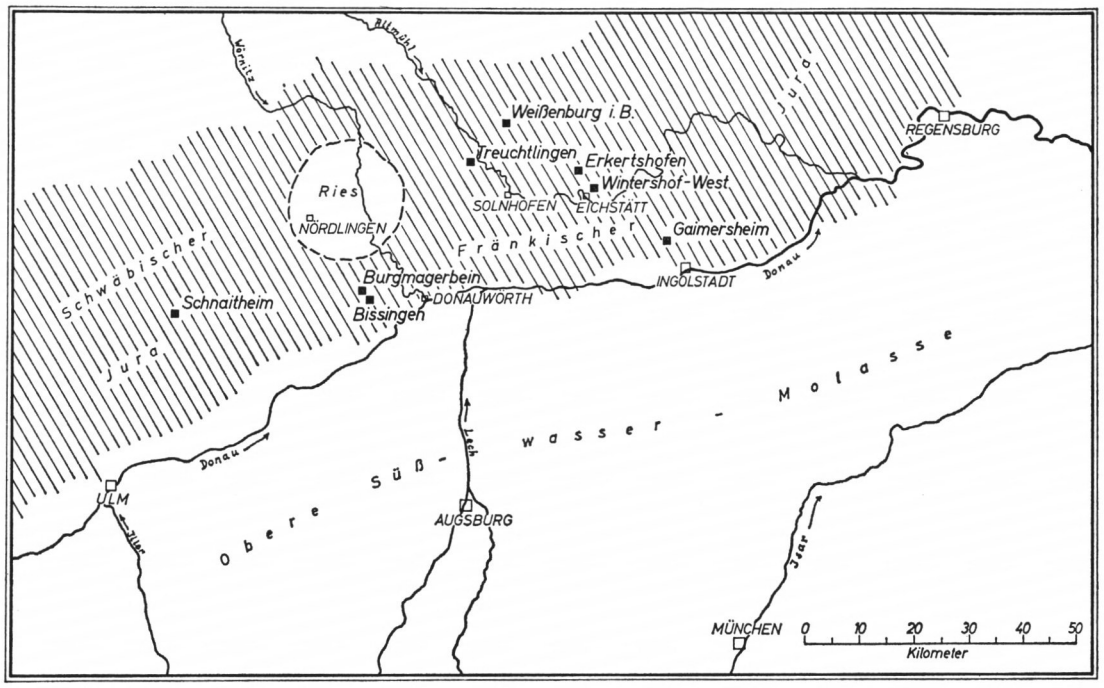


Abb. 3. Geographischer Überblick über die Lage der Eomyiden-Fundstellen.

ßenburg 6 (FAHLBUSCH 1968) und eine kleine Kollektion aus den Phosphoriten des Quercy, die im Naturhistorischen Museum in Basel aufbewahrt wird, zum Vergleich herangezogen (Anhang, 5.2.).

1.4.1. Burgmagerbein

Fundort: Spaltenfüllungen im Weißjura δ des Steinbruches der Firma Rieder, 1 km SSE Burgmagerbein an der Straße nach Bissingen/Bayer.-Schwaben (Gradabt.-Bl. 7229 Bissingen; r 4396920, h 5400940). Entdeckt 1952 durch Dr. K. SCHALK. Erste Beschreibung der Spalten und ihrer Fauna (insbesondere der Rodentia) durch SCHALK 1957, S. 70. Abbildung der Fundstelle: SCHALK 1957, Abb. 6.

Die ersten Fossilien waren auf der Halde des Bruches gefunden worden; die weiteren Proben wurden dann hauptsächlich aus den zwei, wenige Meter voneinander getrennt liegenden Spalten entnommen, welche einem zusammenhängenden System angehörten. Die Spalten sind infolge des fortschreitenden Abbaus nicht mehr vorhanden.

Alter: SCHALKS Untersuchung der Nagetiere ergab für die Spalten oberoligozänes Alter (1957, S. 91). HRUBESCH (1957a, S. 60) konnte durch die Bearbeitung der *Melissiodon*-Reste diese Angaben dahingehend präzisieren, daß die Burgmagerbeiner *Melissiodon*-Art *(M. schalki)* „bedeutend älter" als die von Gaimersheim *(M. chatticum)* ist; aber „Da die Burgmagerbeiner Fauna ihrem Gesamtcharakter nach zweifellos bereits dem Chattium angehört, Gaimersheim aber noch in das Unter-Chattium zu stellen ist, ergibt sich als Alter der Burgmagerbeiner Spaltenfüllung ältestes Chattium, während Gaimersheim in das jüngere Unter-Chattium zu stellen wäre."

Die Eomyiden: SCHALK lagen für seine Untersuchungen 115 isolierte Backenzähne vor, „die sich nur in untere und obere teilen lassen" sollten. Er bestimmte sie in Anlehnung an

FREUDENBERG (1941) als *Eomys (Rhodanomys) schlosseri* (DEPÉRET & DOUXAMI). – Zusätzlich zu den 1952/53 geborgenen Aufsammlungen und Schlämmproben von SCHALK wurde 1955 und 1958 weiteres, weniger fossilreiches Material aus den Spalten geborgen und 1965/66 geschlämmt. Die Gesamtmenge des verarbeiteten Spaltenlehmes beläuft sich auf etwa 2000 kg. Die Zahl der Eomyidenzähne erhöhte sich auf 497 (ausschließlich isolierte Backenzähne).

Literatur: SCHALK 1957, HRUBESCH 1957 a und b, DEHM 1961, KOENIGSWALD 1970.

1.4.2. Treuchtlingen 1

Fundort: Spaltenfüllung im Weißjura δ („Treuchtlinger Marmor") des Steinbruches der Firma Glossner am südwestlichen Ortsrand von Treuchtlingen (Gradabt.-Bl. 7031 Treuchtlingen; r 4419860, h 5424450). An der etwa 12 m hohen Nordwand des Bruches war 1962 eine von der Oberkante senkrecht herabziehende, bis 1 m breite Spalte angeschnitten, die sich an der Basis zu einer schichtparallelen Fuge erweiterte. Im unteren Teil dieser Spalte und dem aus der horizontalen Fuge stammenden Material wurden 1962 durch Prof. Dr. R. DEHM die ersten Wirbeltierreste geborgen. Von dem gelbbraunen Spaltenlehm, der durch den fortschreitenden Abbau bereits gefährdet war (die Spalte ist jetzt nicht mehr vorhanden), wurden ca. 1500 kg geborgen und geschlämmt.

Bei späteren Besuchen (1963) wurde etwa 20 m südwestlich der Hauptspalte eine weitere Spaltenfüllung entdeckt, die aber ärmer an Fossilien war. Sie hat vermutlich dasselbe Alter wie die zuerst entdeckte und kann mit ihr in direkter Verbindung gestanden haben; sie soll aber bis zu einer endgültigen Klärung als Treuchtlingen 2 von der zuvor beschriebenen Stelle, die seitdem als Treuchtlingen 1 bezeichnet wird, unterschieden bleiben.

Alter: Eine erste Sichtung des nicht übermäßig reichen Materials von Treuchtlingen 1 lieferte Reste u. a. folgender Säugetiergattungen: *Amphitragulus, Archaeomys, Issiodoromys, Gliravus, Melissiodon, Eucricetodon, Heterocricetodon* und *Plesiosminthus*. Das oberoligozäne Alter ist durch diese Formen belegt. Zusätzlich wurden auch stärker abgerollte Zähne von *Pseudosciurus* gefunden, die durch Aufarbeitung älteren Materials in die Spalte gelangt sein müssen.

Die Eomyiden: Inzwischen sind die gesamten Schlämmrückstände von Treuchtlingen 1 ausgelesen worden, wobei insgesamt 93 isolierte Backenzähne von Eomyiden gefunden wurden, welche in dieser Arbeit erstmals beschrieben werden. Einzelnachweis im Anhang, 5.2., S. 129.

Literatur: KOENIGSWALD 1970.

1.4.3. Gaimersheim

Fundort: Spaltenfüllungen im Oberen Weißjura des Gemeindesteinbruches von Gaimersheim b. Ingolstadt, 1,5 km NNE des Ortes an der Straße nach Rackertshofen (Gradabt.-Bl. 7134 Gaimersheim; r 4454600, h 5409300). Die erste Mitteilung über die Fundstelle mit einer vorläufigen Faunenliste veröffentlichte DEHM (1937, S. 350–354). Größere Grabungen wurden in den Jahren 1937–1939 von München aus durchgeführt, welche ein umfangreiches Material lieferten, das unter der Sammelnummer 1939 XI inventarisiert wurde. Ein großer Teil dieser Stücke ist 1944 in München verbrannt. Weitere Grabungen in den Jahren 1949–1953 ergaben abermals reiche Wirbeltierfunde; auch wurden größere Mengen von Schlämmgut geborgen. Diese neuen Materialien sind unter der Sammelnummer 1952 II zusammengefaßt.

Die Ausgrabungen wurden in zwei verschiedenen Spaltensystemen vorgenommen, die beide an der Ostwand des Bruches freigelegt waren und ca. 10 m voneinander getrennt sind. Die von beiden Stellen geborgenen Fossilien wurden jedoch nicht getrennt gehalten. Durch BERGERS Bearbeitung der Cainotherien (1959) wurde erstmals die Ansicht geäußert, daß es sich um zwei Spalten mit geringfügigem Altersunterschied handele. Ihm gelang es, die Reste von *Caenomeryx* nach Aufsammlungsdaten zu trennen, wobei eine kleinere „forma b" und eine größere „forma a" der Art *Caenomeryx filholi* erkennbar wurden. Die kleinere „forma b" stammt nach BERGER (1959, S. 5) aus der Südspalte, welche seiner Meinung nach etwas älter als die Nordspalte ist.

Alter: Nach DEHM (1937, S. 35) repräsentiert die Gaimersheimer Wirbeltierfauna eine „ältere Phase des Oberoligocäns (Chattiums)." FREUDENBERG (1941, S. 157) stellte fest: „die Beziehungen zum Mitteloligocän sind noch größer als die zum Aquitan, so daß es sich in Gaimersheim um ein frühes Chattium handelt." HRUBESCH (1957, S. 60) konnte beim Vergleich der Gaimersheimer und Burgmagerbeiner *Melissiodon*-Arten zeigen, daß „Gaimersheim in das jüngere Unter-Chattium zu stellen" sei. Die Ansicht BERGERS (1959), daß in Gaimersheim zwei geringfügig altersverschiedene Spalten vorliegen, widerspricht der Einstufung in das untere Ober-Oligozän nicht.

Die Eomyiden: Im Rahmen der Bearbeitung der Rodentia durch FREUDENBERG (1941, S. 112) wurden die ihm vorliegenden Eomyiden (über 350 Unterkiefer, zahlreiche Einzelzähne) als „*Eomys schlosseri* (DEP. & DOUX.)" bestimmt. Nach der Zahnreihenlänge der Unterkiefer konnte er eine kleinere, zahlenmäßig überwiegende Varietät „*minor*" (p_4-m_3: 3,7–4,5 mm) von einer selteneren Form „*major*" (p_4-m_3: 4,7–5,3 mm) unterscheiden, die sich indessen morphologisch nicht trennen ließen.

Das neue Material: Von dem umfangreichen Eomyiden-Material FREUDENBERGS sind nur die beiden Originale (1941, Abb. 9 und Taf. 12, Fig. 9: 1939 XI 13; Abb. 10 und Taf. 12, Fig. 10: 1939 XI 14) sowie zwei weitere Unterkiefer (1939 XI 15–16) und eine Maxilla (1939 XI 17) erhalten geblieben, von denen die nicht abgebildete Maxilla nach FREUDENBERGS Bestimmung der größeren Form angehört; die von FREUDENBERG auf Taf. 12, Fig. 9 abgebildete Mandibel wurde in seiner Tafelerläuterung der „var. *minor*", auf dem von ihm geschriebenen Etikett aber der „var. *major*" zugeordnet. Die 1949–1953 durchgeführten Grabungen und große Mengen von Schlämmgut lieferten neues, reiches Material; für die vorliegende Bearbeitung standen 146 Unterkiefer mit Zähnen, 15 Schädelfragmente und Oberkiefer und 902 isolierte Backenzähne (Sammelinventar-Nr. 1952 II) zur Verfügung, welche überwiegend oder sogar ausschließlich aus der Nordspalte stammen. Einzelnachweis im Anhang, 5.2., S. 129.

Literatur: DEHM 1937, FREUDENBERG 1941, HERRE 1949, ANDRES 1951, OETTINGEN-SPIELBERG 1952 u. 1958, HRUBESCH 1957, BERGER 1959, DEHM 1961, MÜLLER 1967, HEISSIG 1969, KOENIGSWALD 1970.

1.4.4. Bissingen („Wütherich")

Fundort: Spaltenfüllung im Weißjura ε des Steinbruches „Am Wütherich" (Gemeinde Göllingen), 1,5 km NNW Bissingen/Bayer. Schwaben (Gradabt.-Bl. 7229 Bissingen; r 4398080, h 5399720). Die Spaltenfüllung wurde 1953 durch SCHALK entdeckt und 1957 (S. 91, Abb. 47) beschrieben. Gleichzeitig gab er einen Überblick über die Nagetiere, die in der Fauna weit überwiegen.

Von SCHALK wurde das seinerzeit erreichbare Material (etwa 300 kg) geborgen und geschlämmt. In den folgenden Jahren wurde dieselbe Spalte durch fortschreitenden Abbau

erneut freigelegt und von Prof. DEHM und mir wiederholt besucht. Dabei wurde jeweils weiteres Schlämmaterial entnommen. Die Gesamtmenge des bisher aufbereiteten Materials aus der derzeit wieder unzugänglichen Spaltenfüllung beträgt ca. 1000 kg.

Alter: Die erste Bearbeitung der Nagetierfauna von Bissingen ergab, daß sie enge Beziehungen zu der Fauna von Wintershof-West zeigt; gewisse Unterschiede bei einzelnen Arten ließen aber eine völlige Gleichstellung der beiden Faunen nicht zu; SCHALK konnte (S. 103) „allerdings nicht entscheiden, ob die feinen Unterschiede als geographische oder stratigraphische zu werten sind." Er stufte die Fauna in das Mittel-Miozän ein, erwog aber ein möglicherweise etwas geringeres Alter gegenüber der Fauna von Wintershof-West. Eine genauere Untersuchung der *Melissiodon*-Reste (4 Zähne und einige Bruchstücke) durch HRUBESCH (1957 a, S. 47) ergab, daß sie sich von den Wintershofer Stücken nicht unterscheiden lassen; die Faunen von Wintershof-West und Bissingen haben nach HRUBESCH gleiches Alter.

Die Eomyiden waren bereits in den ersten Aufsammlungen sehr reichlich vertreten: Die 851 unteren und 768 oberen Zähne wurden von SCHALK als *Eomys lophidens* bestimmt. Durch die späteren Aufsammlungen und Schlämmarbeiten konnte die Gesamtzahl an Eomyiden (fast ausschließlich isolierte Zähne) auf 2184 erhöht werden. Die von SCHALK abgebildeten Zähne sind unter der Sammelnummer 1954 XII inventarisiert, alle anderen Stücke tragen die Sammelnummer 1954 XVII. Einzelnachweis im Anhang, 5.2., S. 130.

Literatur: SCHALK 1957, HRUBESCH 1957a, DEHM 1961, MÜLLER 1967, KOENIGSWALD 1970.

1.4.5. Wintershof-West

Die 1937 entdeckte und von DEHM erstmals beschriebene Spaltenfüllung von Wintershof-West gehört zu den reichsten, die bisher im süddeutschen Jura bekannt wurden. Zahlreiche Säugetiergruppen von diese nicht mehr zugänglichen Lokalität wurden bereits monographisch bearbeitet (s.u.). Auf eine erneute Fundortbeschreibung und Faunenübersicht kann daher verzichtet werden. Das Alter der Fauna wird von allen Autoren als unteres Burdigal bestimmt.

Die Eomyiden wurden von DEHM (1950 a, S. 407) als *Eomys lophidens* beschrieben, wozu ihm über 400 Reste (Kiefer und Einzelzähne) vorlagen. Vier dieser Zähne wurden inzwischen als zu *Apeomys tuerkheimae* gehörig erkannt (FAHLBUSCH 1968). Das Material, auf dem diese Arbeit basiert, ist dasselbe, das DEHM 1950 zur Verfügung stand: insgesamt 446 Stücke. Einzelnachweis im Anhang, 5.2., S. 131.

Literatur: DEHM 1937, 1950 a u. b, HRUBESCH 1957a. OBERGFELL 1957, BERGER 1959, DOBEN-FLORIN 1964, MÜLLER 1967, KOENIGSWALD 1970.

1.4.6. Schnaitheim

Fundort: Spaltenfüllung im Oberen Weißjura bei Schnaitheim, Gradabt.-Bl. 7226 (r 3584530, h 5397470). Die Spaltenfüllung wurde 1938 von R. DEHM und J. SCHRÖDER aufgefunden und 1939 durch DEHM beschrieben. Das Material stammt aus einer nur wenige cm mächtigen Lage innerhalb des Spaltenlehms.

Alter: Nach der weitgehenden Übereinstimmung der Säugetiere dieses Fundortes mit denen von Wintershof-West wurde die Fauna von DEHM (1939, S. 121) in das untere Burdigal eingestuft. Die genauere Untersuchung einiger Faunenelemente bestätigte das unterburdigale Alter der Fundstelle. Durch die Funde von *Melissiodon dominans*, der in

Schnaitheim eine ungewöhnlich große Variationsbreite in den Maßen besitzt, deuteten sich indessen gewisse Unterschiede gegenüber Wintershof-West an (HRUBESCH 1957 a, S. 48).

Die Eomyiden wurden bisher nicht genauer bearbeitet. DEHM (1939, S. 119) führte in seiner ersten Faunenübersicht 30 Einzelzähne an, die vorläufig als „*Rhodanomys* spec." bezeichnet wurden. Die Gesamtzahl an Eomyiden (fast ausschließlich Einzelzähne) erhöhte sich nach Auslesen aller Rückstände auf nahezu 900, wovon neun zu der kürzlich als *Apeomys tuerkheimae* beschriebenen Form gehören (FAHLBUSCH 1968). Einzelnachweis im Anhang, 5.2., S. 132.

Literatur: DEHM 1939, HERRE & LUNAU 1950, HRUBESCH 1957a, BERGER 1959, MÜLLER 1967, FAHLBUSCH 1968, KOENIGSWALD 1970.

1.4.7. Erkertshofen

Fundort: Spaltenfüllung im Weißjura δ des Steinbruches Niefenecker, 1 km W Erkertshofen, an der Straße nach Petersbuch (Gradabt.-Bl. 7033 Titting; r 1242050, h 5427240). Die erste Mitteilung über die 1962 entdeckte Fauna wurde gelegentlich der Beschreibung der Cricetidae gegeben (FAHLBUSCH 1966).

Das Alter der Fundstelle wurde nach einem ersten Überblick über die Fauna und nach dem Studium der Cricetiden mit Mittel- oder Ober-Burdigal angegeben, was inzwischen durch MÜLLER (1967) bestätigt werden konnte.

Die Eomyiden von Erkertshofen werden in der vorliegenden Arbeit erstmals bekannt gemacht. Es handelt sich um sieben Unterkieferfragmente und über 2000 Einzelzähne; bei der Detailuntersuchung blieben alle stärker abgekauten oder fragmentären Stücke unberücksichtigt; die Bearbeitung beruht auf insgesamt 1559 Stücken. Einzelnachweis im Anhang, 5.2., S. 133.

Literatur: FAHLBUSCH 1966, MÜLLER 1967, KOENIGSWALD 1970.

1.4.8. Zur Frage der Homogenität des Fossil-Materials aus Spaltenfüllungen

Im Anschluß an die Beschreibung der Fundorte und die Schilderung der Fundumstände ist die für die folgende Auswertung des Materials ausschlaggebende Frage zu stellen: Ist das uns überlieferte Material aus Spaltenfüllungen homogen? Handelt es sich bei unseren Fundstücken um die Überreste von Angehörigen einheitlicher Populationen, also echter Fortpflanzungsgemeinschaften?

Diese Frage setzt sich aus zwei gesondert zu besprechenden Teilfragen zusammen, nämlich denjenigen nach

a) der zeitlichen Homogenität und

b) der ökologischen Homogenität.

Zu a). Auf Grund langjähriger Geländebeobachtungen an fossilen Spaltenfüllungen hat DEHM (zuletzt 1961b) zeigen können, daß die vermutlichen „Mischfaunen", in denen Formen von sicher unterschiedlichem geologischen Alter vereinigt sein sollten, auf eine nachträgliche Vermengung von Materialien aus verschiedenen Spaltenfüllungen zurückzuführen sind. Inzwischen allgemein bekannte Beispiele dafür sind die berühmten Faunen aus den Phosphoriten des Quercy und den Spaltenfüllungen im Steinbruchgebiet von La Grive und St. Alban bei Lyon. Unter den zahlreichen, von DEHM seit 1930 untersuchten Spaltenfüllungen „befindet sich keine einzige unversehrte mit einer ‚Mischfauna'; das gleiche war auch an allen älteren Fundstellen der Fall, wo Fachkundige sorgsam aufgesammelt hatten"

... „Nach den paläontologischen Befunden kann also kein Zweifel bestehen, daß die Füllung von Spalten nur ganz kurze Zeit gedauert haben kann, welche einen geologisch kurzen Zeitraum nicht überschritten hat" (DEHM 1961 b, S. 60). Die nach 1961 aufgefundenen und von München aus bearbeiteten Spaltenfüllungen erhärten diese Ansicht, die auch neuerdings erst wieder durch TOBIEN (1968, S. 552) bestätigt wurde, wenn er schreibt: „Beachtung der Fundumstände, vor allem getrennte Ausbeutung jeder einzelnen Spalte zeigten jedoch, daß Faunenmischungen in ein und derselben Spalte keineswegs die Regel, sondern Ausnahmen sind."

Im Hinblick auf das aus vielen neueren Spalten durch Schlämmen und Ätzen gewonnene reiche Material an fossilen Kleinsäugerresten (insbesondere Nagetieren), darf versucht werden, den „geologisch kurzen Zeitraum" der Füllung von Spalten noch zu präzisieren. In Übereinstimmung mit anderen Autoren (DEHM 1950 a, S. 323; 1961 b, S. 66; KOWALSKI 1960, S. 448; 1964, S. 530) kann man sich die Ansammlung dieser enorm großen Zahl von Resten auf engstem Raum – oft weit über 10000 Stücke in einer Spalte oder auch einer nur wenige cm mächtigen Lage einer solchen – am ehesten als die Überreste aus Gewöllen von Raubvögeln erklären. An den Nist- und/oder Fraßplätzen dieser Tiere vermögen sich im Laufe einiger oder etlicher Jahre beachtliche Mengen unverdaulicher Kleinsäugerknochen und -zähne anzusammeln. Derartige Anhäufungen können sich aber ohne ausnahmsweise gute oder schnelle Konservierungsvorgänge kaum über viele Jahrtausende oder gar längere Zeiträume fortsetzen, ohne daß eine Verwitterung selbst der widerstandsfähigen Zähne eintreten würde. Auch bei günstigen Klimaverhältnissen setzt nach einer gewissen Zeit eine Zerstörung ein. Die Einschwemmung in eine nahegelegene Karstspalte muß aber – nach der guten Erhaltung der überlieferten Reste – vor dem Beginn stärkerer Zersetzung erfolgt sein. Die Anzahl der in einer Spaltenfüllung vereinigten Generationen von Nagetieren darf daher normalerweise auf kaum mehr als einige Hundert geschätzt werden.

Daß es in einem Gebiet mit reicher, über lange Zeiten hin anhaltender Karstbildung vorkommt, daß ältere Spaltenfüllungen aufgearbeitet und ihr Fauneninhalt in neue, jüngere Spalten einbezogen wird, steht zu der obigen Beobachtung durchaus nicht in Widerspruch. Beispiele für eine Aufarbeitung älterer Spaltenfüllungen und erneute Einlagerung in eine jüngere Spalte wurden von DEHM (1961 b, S. 60) beschrieben. Entsprechende Beobachtungen wurden auch bei den Spaltenfüllungen von Weißenburg 6 (FAHLBUSCH 1968; einige abgerollte Pseudosciuriden-Zähne in einer aquitanen Fauna) und Treuchtlingen 1 (Kap. 1.4.2.) gemacht.

Schwerer durchschaubare Komplikationen können dann entstehen, wenn in einem Steinbruch zwei Spalten oder Spaltensysteme räumlich nahe beieinanderliegen, und ihre Beziehungen zueinander infolge des Abbaubetriebes nicht eindeutig zu klären sind. Hier können Faunen, die sich altersmäßig nur geringfügig unterscheiden, leicht vermengt werden. Einige oder viele phylogenetisch stabile Arten einer solchen Mischfauna mögen sich dabei durchaus ähnlich oder gleich sein. Erst ein späteres, detailliertes Studium einzelner Populationen – sofern solche vorliegen – vermögen Klarheit über die Altersunterschiede zu geben. Ein derartiger Fall liegt möglicherweise für die Fauna von Gaimersheim vor, worauf erstmals BERGER (1959) aufmerksam gemacht hat (vgl. Kap. 1.4.3.); wir werden später nochmals auf diese Frage zurückkommen (Kap. 3.2.1.). Jedenfalls bestätigt sich hieran die Notwendigkeit, bei den Aufsammlungen – auch auf engem Raum – äußerst sorgfältig vorzugehen. Andererseits erhärtet dieses enge Nebeneinander zweier ganz geringfügig altersverschiedener Faunen die Ansicht DEHMS (1950 a, S. 12) von den Spaltenfüllungen als „Blitzlicht-artige Einzelbilder der Faunenfolge".

Zu b). Sehr viel schwieriger zu beantworten ist die Frage, ob die Faunen aus Spalten-

füllungen auch ökologische Einheiten repräsentieren. Alle bisherigen Beobachtungen lassen annehmen, daß diese Faunen aus einem räumlich „eng begrenzten" Gebiet stammen – eine Umschreibung, die jedoch nicht genau zu definieren ist. Die Größe des Einzugsbereiches hängt von der Größe und Lebensweise der Tiere ab, von der Todesursache, von geographischen Gegebenheiten und vielen anderen Faktoren. Im Normalfall dürfte er bei Kleinsäugern kaum mehr als einige Kilometer betragen, möglicherweise weniger. Die postmortalen Transportweiten von Wirbeltierhartteilen sind – nach der oft ausgezeichneten Erhaltung zierlichster Elemente gerade in Spaltenfüllungen – sicher gering.

Aus diesen Überlegungen darf geschlossen werden, daß in den Thanatocoenosen der Spaltenfüllungen normalerweise die Bewohner eines ökologisch ± einheitlichen Raumes vorliegen. Dennoch ist es denkbar, daß durch den Einzugsbereich einer Spaltenfüllung unterschiedliche Biotope angeschnitten werden. Eine derartige Möglichkeit wurde bereits von mehreren Autoren (z. B. Hrubesch 1957 a, S. 50; Dehm 1950, a S. 413) diskutiert, ohne daß immer eine Klärung erzielt werden konnte. Über die Lebensweise vieler fossiler Säugetiere ist derzeit noch zu wenig bekannt, und eine Übertragung rezenter Beobachtungen auf die Zeit des Tertiärs darf nur sehr bedingt vorgenommen werden.

Während also eine zeitliche Homogenität der Fossilfaunen aus Spaltenfüllungen im allgemeinen vorausgesetzt werden darf, muß die Frage nach der ökologischen Homogenität für jede Fauna erneut gestellt und diskutiert werden (vgl. auch Kap. 3.3.1.).

2. Morphologische und metrische Analyse der Populationen

Die für den Paläontologen einzig mögliche Grundlage für das Studium von Populationsverschiebungen bildet derzeit noch die Morphologie des verfügbaren Materials. Auf welche Schwierigkeiten jedoch der Versuch einer exakten Darstellung der Variationsbreite stößt, wurde früher (Kap. 1.2.5.) bereits ausgeführt. Für die Maße und einige morphologische Merkmale der Zahnkronen können bei einer quantitativen Analyse subjektive Beeinflussungen bis zu einem gewissen Grade ausgeschaltet werden. Andere Merkmale dagegen lassen von Population zu Population eine Veränderung erkennen, entziehen sich aber jeglicher exakt faßbaren Bestimmung und Darstellung und damit auch einem quantitativen Vergleich. Auf einige dieser Merkmale ist zunächst einzugehen.

2.1. Metrisch- und morphologisch-quantitativ nicht faßbare Kronenmerkmale bei Eomyiden

Kronenmerkmale, die lediglich durch stets relativ und subjektiv bleibende Beschreibung erläutert werden können (vgl. hierzu Taf. 1–2), sind die Kronenhöhe, die Gestalt der Haupthöcker und die Weite und Tiefe der Synklinalen.

Der überwiegende Teil der oligozänen Eomyiden besitzt einen „cricetoiden" Bauplan mit vier deutlich hervortretenden Haupthöckern, die durch Grate miteinander verbunden sind, welche sowohl im frischen wie im leicht bis mäßig abgekauten Zustand niedriger bleiben als die Haupthöcker *(Eomys)*. Erst bei stark abgekauten Zähnen entsteht eine ebene Kronenoberfläche. Gleichzeitig wird aber in der Gattung *Pseudotheridomys* (Gaimersheim) die Tendenz erkennbar, die Höhe der Haupthöcker und ihre Dominanz im Kronenbild zugunsten der transversalen Verbindungsgrate zu reduzieren, wodurch das Gesamtbild weniger hochkronig erscheint. Auch bei *Rhodanomys* im höheren Ober-Oligozän treten die Transversalgrate stärker hervor, hier aber eher durch deren Erhöhung, so daß die Kronenhöhe etwa die gleiche bleibt wie bei *Eomys*.

Im Aquitan ist im Genus *Pseudotheridomys* eine Zunahme der Kronenhöhe zu beobachten, die allerdings niemals zur Hypsodontie führt. Sie wird wesentlich bewirkt durch eine Erhöhung und Kräftigung der Transversalgrate, zwischen denen meist schmale, tiefe Synklinalen liegen. Die vier Haupthöcker sind noch vorhanden, spielen aber im Kronenbild nicht mehr die Rolle wie bei *Eomys*. Im höheren Aquitan ist das Kronenmuster der Gattung *Pseudotheridomys* nicht mehr als cricetoid zu bezeichnen. Die Abkaufläche ist eben oder nur ganz schwach konkav.

Im unteren Burdigal beginnt sich schnell eine Verbreiterung der Synklinalen durchzusetzen, wobei die Kronenhöhe unverändert bleibt; das Abkauungsniveau ist eben; die Transversalgrate sind – im Vergleich zu den Synklinalen – schmal. Die Haupthöcker werden im Laufe des Burdigals mehr und mehr reduziert und bilden schließlich *(Ligerimys florancei)* nur noch die etwas verdickten Ausgangs- bzw. Verbindungsstellen für die Trans-

versalgrate; nur bei den oberen Prämolaren bleibt die ehemalige Gestalt der Haupthöcker etwas deutlicher erhalten. An den Unterkieferzähnen werden große Teile des Längsgrates in die Transversalgrate einbezogen, so daß der ursprüngliche Längsgrat nur mehr als sehr kurze Brücke zwischen der vorderen und hinteren Kronenhälfte existiert.

Zu einer Hypsodontie oder auch nur Semihypsodontie kommt es bei den Eomyiden niemals. Der Bau der Wurzeln – lang, stiftförmig – verändert sich vom Ober-Oligozän bis in das Pliozän hinein nicht wesentlich (vgl. Abb. 2).

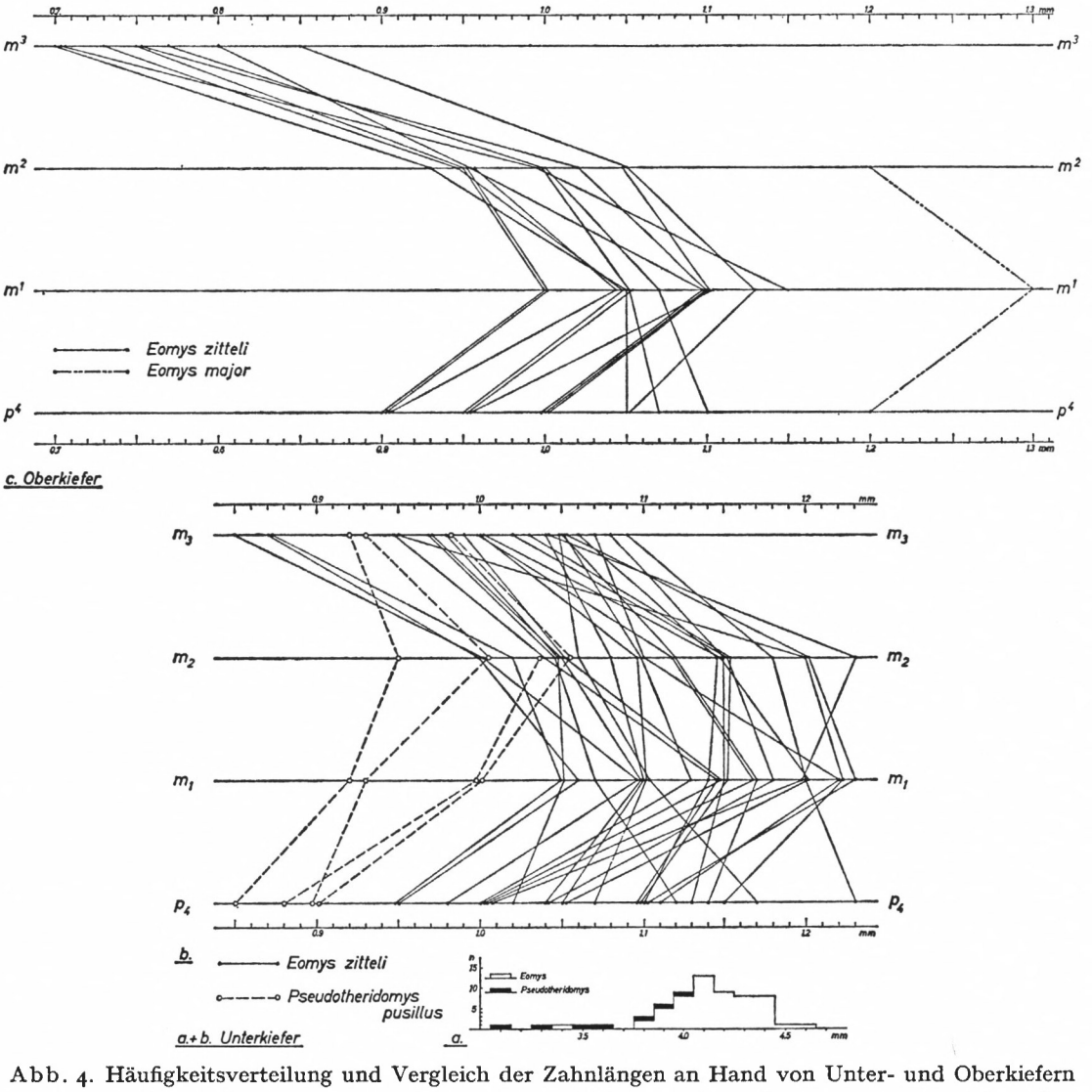


Abb. 4. Häufigkeitsverteilung und Vergleich der Zahnlängen an Hand von Unter- und Oberkiefern von Eomyidae aus dem Ober-Oligozän von Gaimersheim. a: Häufigkeitsverteilung der Zahnreihenlängen aus Unterkiefern. b: Vergleich der Zahnlängen der Unterkieferzähne. c: Vergleich der Zahnlängen der Oberkieferzähne. – In den Diagrammen b und c sind die Zähne jeweils eines Kiefers durch Linien miteinander verbunden.

2.2. Zahnreihen

Einem Vergleich ausreichender Mengen unterer und oberer Zahnreihen einzelner Fundorte sind enge Grenzen gesetzt, da solche nur aus dem Ober-Oligozän von Gaimersheim und dem Burdigal von Wintershof-West vorliegen. Außerdem gehört der jeweils größere

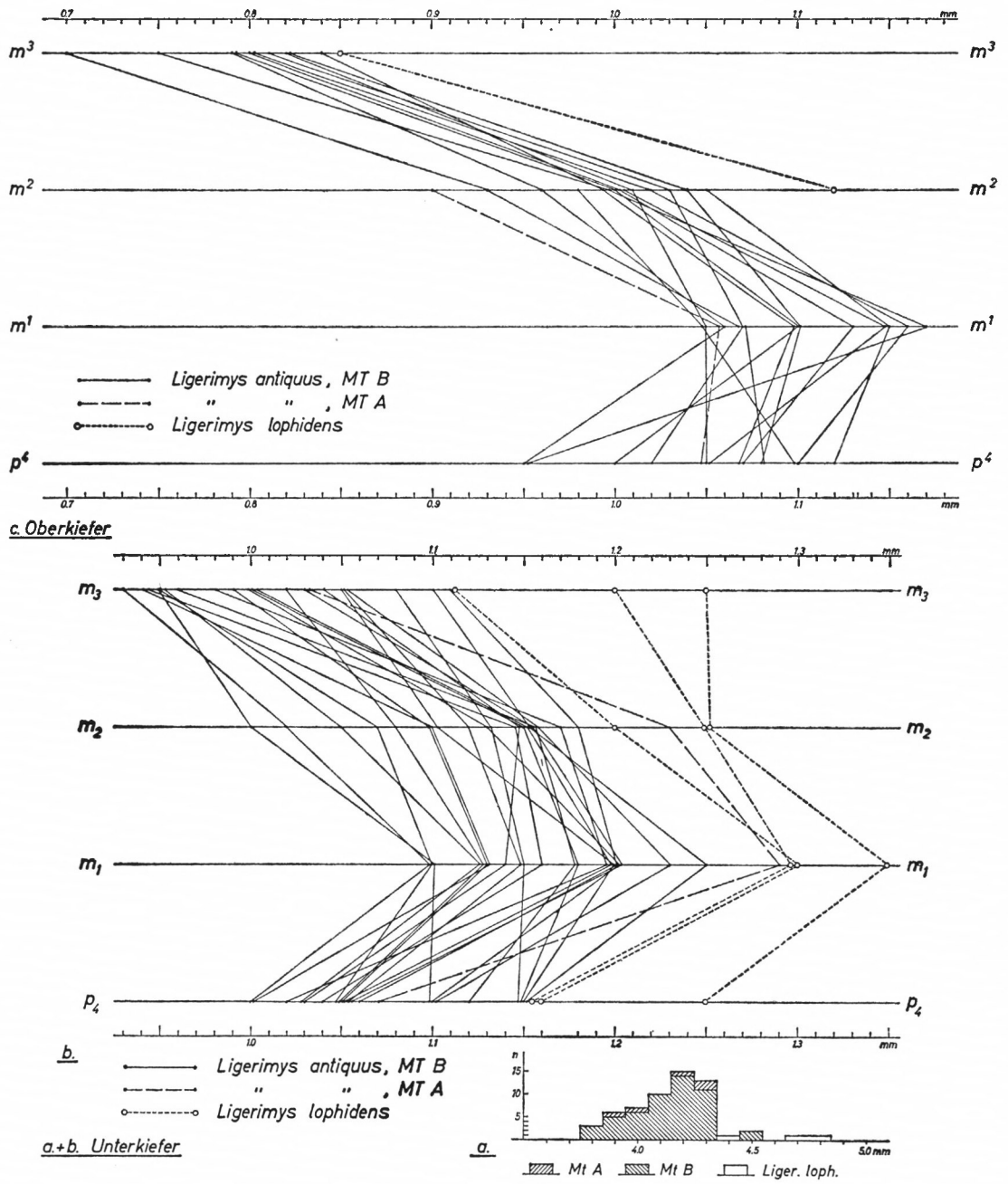


Abb. 5. Häufigkeitsverteilung und Vergleich der Zahnlängen an Hand von Unter- und Oberkiefern von Eomyidae aus dem unteren Burdigal von Wintershof-West. a: Häufigkeitsverteilung der Zahnreihenlängen aus Unterkiefern. b: Vergleich der Zahnlängen der Unterkieferzähne. c: Vergleich der Zahnlängen der Oberkieferzähne. – In den Diagrammen b und c sind die Zähne jeweils eines Kiefers durch Linien miteinander verbunden.

Teil dieser Stücke verschiedenen Gattungen an, die in keinem direkten phylogenetischen Zusammenhang stehen. Dennoch lassen die Abb. 4–7 einige Merkmale von Zahnreihen erkennen, deren Diskussion für die spätere Bearbeitung der isolierten Zähne von Bedeutung ist.

Die Abb. 4a und 5a veranschaulichen die Variationsbreite der Zahnreihenlängen von Unterkiefern aus Gaimersheim und Wintershof-West (auf eine entsprechende Darstellung für die Oberkiefer wurde wegen zu geringen Materials verzichtet). Für die Gaimersheimer Mandibeln zeigt das Diagramm (Abb. 4a) das Vorhandensein zweier Formen, deren Variationsbreite sich ein wenig überschneiden. Die weit überwiegende, größere Art ist *Eomys zitteli*, die kleinere *Pseudotheridomys pusillus*. Ihre Unterscheidung ist nach der Zahnreihenlänge allein nicht mit Sicherheit möglich, sondern erfordert eine Berücksichtigung der Zahnmorphologie (Kap. 2.5.) und der einzelnen Zahnproportionen.

In Abb. 4b sind jeweils die Längenwerte der Zähne eines Individuums untereinander verbunden. Aus der unterschiedlichen Neigung der Verbindungslinien ist schnell ein Überblick über die Beziehungen der Zahnlängen zueinander zu bekommen: p_4 ist gelegentlich größer als m_1, meistens aber etwas oder wesentlich kleiner. Bei *Eomys zitteli* haben m_1 und m_2 eines Kiefers häufig gleiche Länge oder es ist $m_2 < m_1$; nur an einer Mandibel ist $m_2 > m_1$. Bei *Pseudotheridomys pusillus* sind die Längenunterschiede zwischen p_4 und m_1 und zwischen m_3 und m_2 meistens geringer als bei *Eomys;* der m_2 ist an den vier zur Verfügung stehenden Stücken immer länger als der m_1. Abb. 4c zeigt ein entsprechendes Diagramm für die Oberkiefer; die wirkliche Variationsbreite ist hier wahrscheinlich nicht erfaßt. Dennoch tritt der Unterschied zwischen *Eomys zitteli* und *E. major* klar hervor.

In Abb. 5 sind die Beziehungen der Zahnlängen für die Kiefer von Wintershof-West dargestellt. Sowohl bei *Ligerimys antiquus* wie bei *L. lophidens* (zur Systematik vgl. Kap.

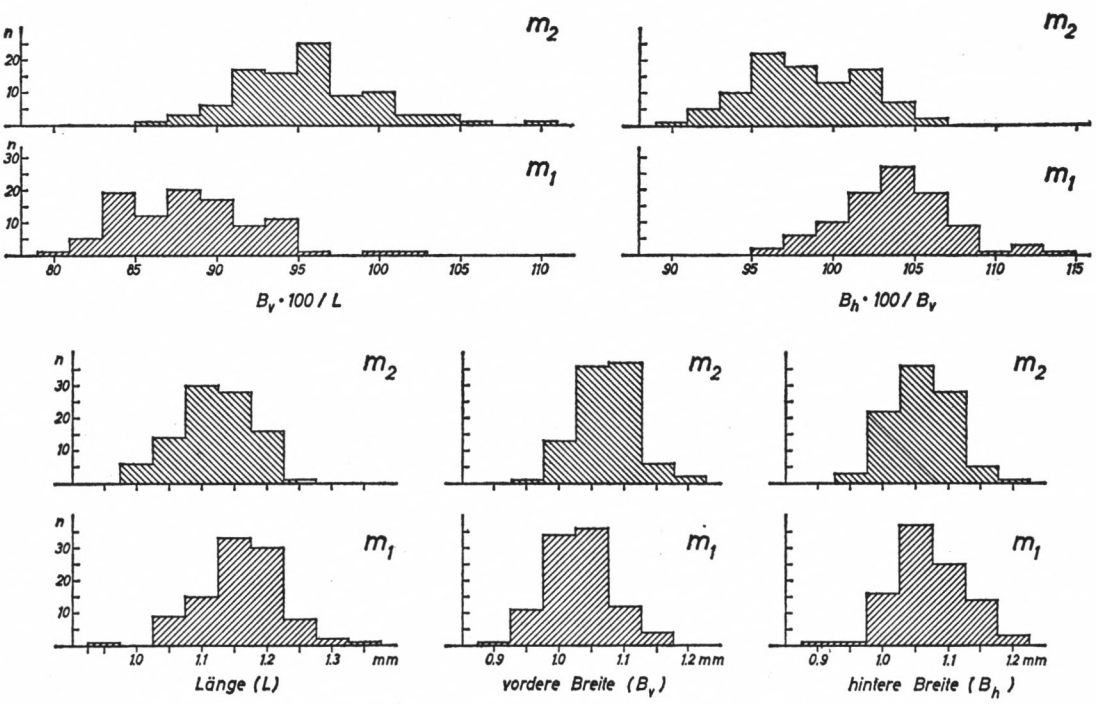


Abb. 6. Vergleich der Einzelmaße und Indizes erster und zweiter Molaren aus Unterkiefern von *Eomys zitteli* aus dem Ober-Oligozän von Gaimersheim.

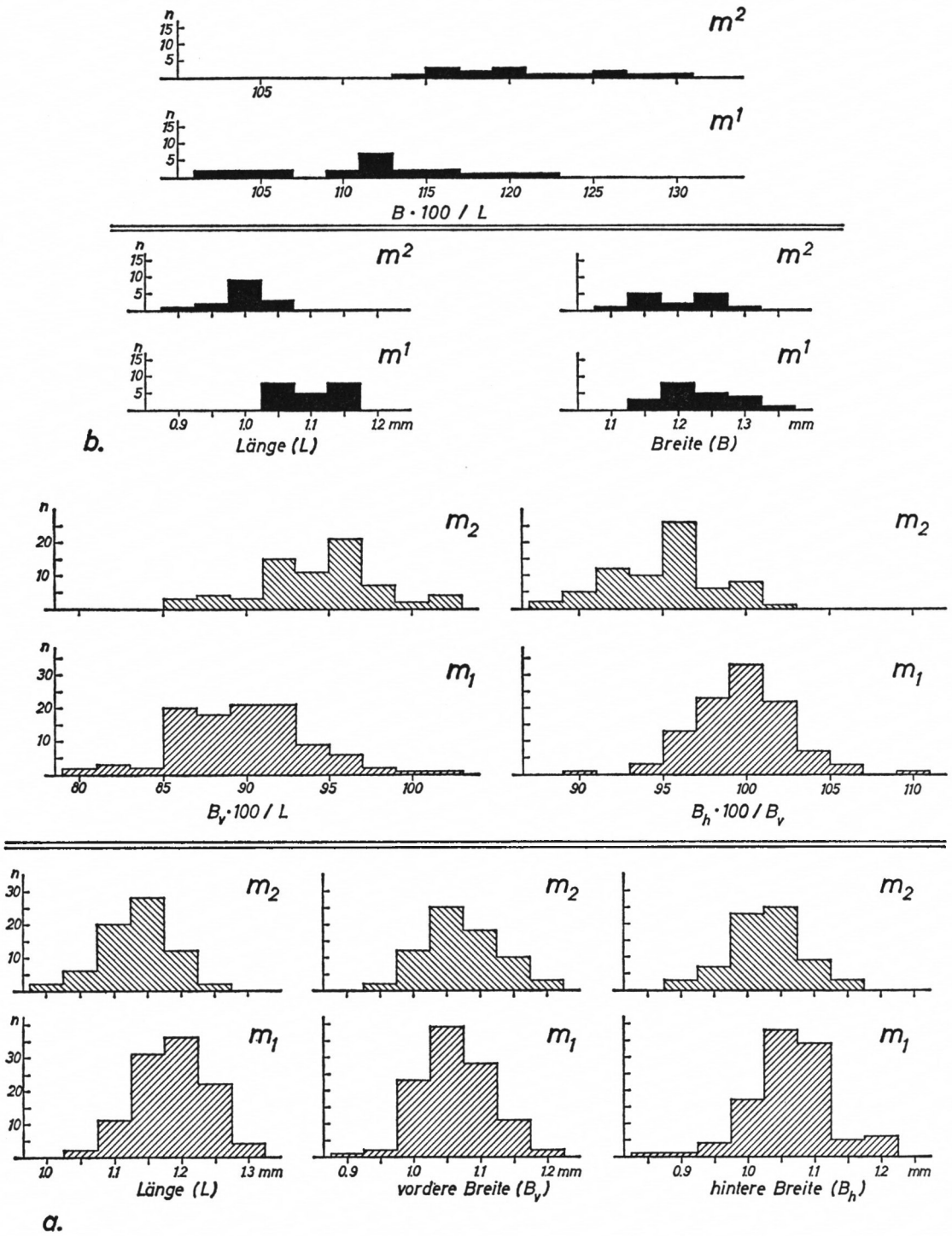


Abb. 7. Vergleich der Einzelmaße und Indizes erster und zweiter Molaren aus Kiefern von *Ligerimys antiquus* aus dem unteren Burdigal von Wintershof-West. a: Molaren des Unterkiefers, b: Molaren des Oberkiefers.

3.5.) ist der p_4 selten so lang wie der m_1, meistens kürzer; m_2 ist stets kleiner als m_1. Bei *Ligerimys antiquus* zeigt der einzige Unterkiefer des Morphotyps A keine grundlegenden Unterschiede gegenüber denen des Morphotyps B.

Bei der Bearbeitung isolierter m_1 und m_2 von Eomyiden tritt immer die Schwierigkeit auf, diese beiden Zähne zu unterscheiden. Die Kiefer von Gaimersheim und Wintershof-West erlauben es, die Zähne einzeln zu vermessen und die resultierenden Frequenzkurven für erste und zweite Molaren einander gegenüberzustellen (Abb. 6: Gaimersheim, Abb. 7: Wintershof-West). Ein Vergleich der Einzelmaße der Unterkieferzähne läßt für die Länge jeweils einen geringen Unterschied erkennen, so daß die Mittelwerte für m_1 größer als die für m_2 sind. Eine Addition beider Kurven ergäbe aber wiederum eine einheitliche Verteilung, aus der trotz größerer Variationsbreite keine Inhomogenität erkennbar wäre. Die Indizes B_v/L und B_h/B_v zeigen zwar größere Unterschiede, bieten aber ebenfalls keine Möglichkeit, im Einzelfall einen ersten Molaren von einem zweiten mit Sicherheit zu unterscheiden. Für die oberen Molaren von Wintershof-West (Abb. 7b) beobachtet man bei etwa gleicher Breite einen relativ großen Unterschied in der Länge. Hier wäre bei größerem Material eine undeutliche Zweigipfeligkeit einer gemeinsamen Kurve zu erwarten; eine sichere Bestimmung jedes einzelnen Zahnes ist aber auch hier nicht möglich.

Ein Vergleich der Materialien beider Fundstellen (Abb. 6 und 7a) zeigt, daß sich die Beziehungen zwischen m_1 und m_2 vom Ober-Oligozän bis zum Burdigal nicht grundsätzlich ändern.

Aus diesen Befunden an sicher als m_1^1 bzw. m_2^2 zu bestimmenden Molaren dürfen wir für unsere weiteren Untersuchungen an isolierten Zähnen folgern, daß erste und zweite Molaren zusammengefaßt werden müssen, daß aber die Variationsbreite jeweils größer ist als bei der getrennten Behandlung dieser Zähne. Wie sich die Unterschiede auf die variationsstatistischen Werte auswirken, ist aus den Tab. 9, 12 und 15–26 ersichtlich und soll im Kap. 3.1.2. nochmals gesondert besprochen werden.

2.3. Morphologische Analyse der Oberkiefer-Zähne

Obwohl viele Erstbeschreibungen von Eomyiden allein oder überwiegend auf den besser erhaltungsfähigen Unterkiefern basieren und für die meisten Typen untere Zahnreihen gewählt wurden, spielen für gewisse Merkmale und für Fragen der Systematik gerade die Oberkieferzähne eine wichtige Rolle, so daß diese hier zuerst behandelt werden sollen. Einen Überblick über die Variabilität der Zähne an Hand ausgewählter Stücke von den einzelnen Fundorten geben die Figuren der Taf. 3–4 (p^4), Abb. 13–20 auf S. 40–42 ($m^{1/2}$) und Taf. 5–6 (m^3).

Anschließend soll die Ausbildung und Abwandlung folgender Einzelmerkmale analysiert werden:

1. Protoloph und Metaloph
2. Der Mesoloph
3. Der Anteroloph
4. Der Längsgrat
5. Die Innensynklinale
6. Die Außensynklinalen

2.3.1. Protoloph und Metaloph

Im Verlauf dieser beiden Grate besteht zwischen den oligozänen und den burdigalen Eomyiden ein auffallender Unterschied: Bei den oligozänen Formen verlaufen beide Grate transversal oder ein wenig nach vorne und münden vor den gegenüberliegenden Haupthöckern in den Anteroloph bzw. den Längsgrat ein oder vereinigen sich mit der Vorderseite des gegenüberliegenden Haupthöckers[1]. Bei den burdigalen Eomyiden ist der Protoloph etwas nach rückwärts gerichtet oder auch transversal, stets mündet er in den Längsgrat oder die Rückseite des Protoconus ein. Der Metaloph verläuft gleichfalls transversal oder ein wenig nach rückwärts und verbindet sich mit dem Hypoconus direkt oder auch dessen Vorderseite.

Ein Übergang vom oligozänen zum burdigalen Ausbildungstyp ist in der kleinen Population von Weißenburg 6 zu beobachten (FAHLBUSCH 1968, S. 228; Abb. 3 und Taf. 14, Fig. 17–25). Über den Vorgang der Abwandlung dieser Merkmale im einzelnen können nur größere aquitane Populationen eine Klärung erwarten lassen.

2.3.2. Der Mesoloph

Aus den Werten der Tab. 1 (p^4) und 2 ($m^{1/2}$) ist ersichtlich, daß für das Material gleicher Arten und Fundorte aus dem Oligozän der Mesoloph bei den Prämolaren (Maximalwerte bei „fehlend" bis „halblang") kürzer ist als bei den $m^{1/2}$ (Maximalwerte immer bei „lang"). Bei *Eomys* von Burgmagerbein mag die Streuung geringfügig größer sein als bei *Eomys* von Gaimersheim. Zwischen *Eomys* und *Pseudotheridomys* von Gaimersheim besteht bei den $m^{1/2}$ kein Unterschied, an den p^4 ist dagegen bei *Pseudotheridomys* eine Verlängerung des Mesolophs wahrscheinlich, doch ist die Zahl der Belegstücke für sichere Aussagen zu

Mesoloph:	fehlend	kurz	halblang	3/4 lang	lang	n
Weißenburg 6						
Pseudotheridomys aff. *parvulus*	—	—	—	(25%)	(75%)	8
Gaimersheim						
Pseudotheridomys pusillus	—	(19%)	(27%)	(27%)	(27%)	11
Eomys zitteli	10%	66%	20%	2%	2%	93
Treuchtlingen 1						
Eomys aff. *zitteli*	(7%)	(20%)	(47%)	—	(26%)	15
Burgmagerbein						
Eomys aff. *zitteli*	11%	45%	28%	8%	8%	64

Tabelle 1: Variabilität in der Ausbildung des Mesolophs bei den p^4 oligozäner und aquitaner Eomyiden-Populationen

[1] Auf einen von diesem Bauplan abweichenden Zahn (Taf. 3, Fig. 12) wird in Kap. 3.2.1., S. 82 eingegangen.

Mesoloph:	fehlend	kurz	halblang	$^3/_4$ lang	lang	n
Weißenburg 6						
Pseudotheridomys aff. *parvulus*	—	—	—	(11%)	(89%)	18
Gaimersheim						
Pseudotheridomys pusillus	—	5%	16%	21%	58%	38
Eomys zitteli	—	5%	14%	25%	56%	233
Treuchtlingen 1						
Eomys aff. *zitteli*	—	8%	14%	11%	67%	36
Burgmagerbein						
Eomys aff. *zitteli*	1,5%	6%	16%	19,5%	57%	145

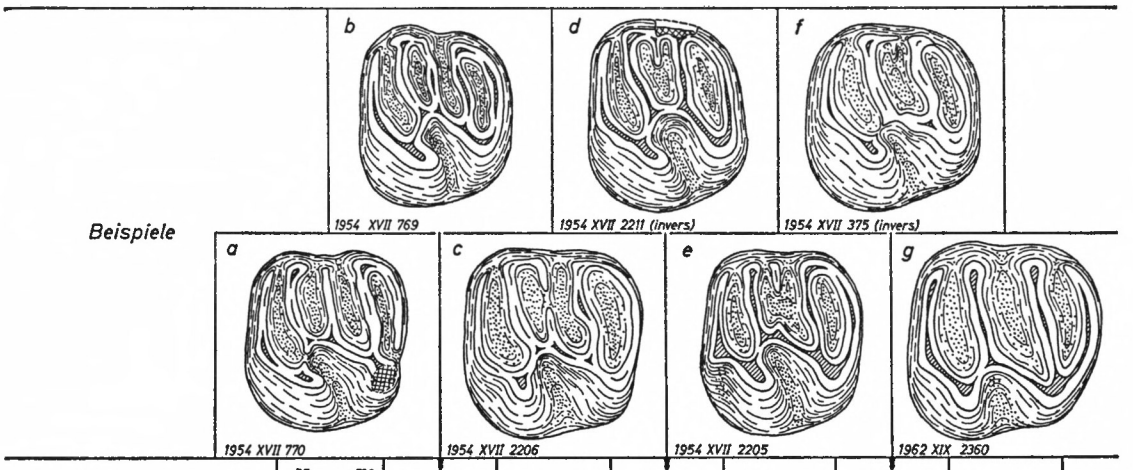
Tabelle 2: Variabilität in der Ausbildung des Mesolophs bei den $m^{1/2}$ oligozäner und aquitaner Eomyiden-Populationen

gering. Auffallend ist – sowohl bei p^4 wie bei $m^{1/2}$ – der Unterschied zwischen dem Material von Gaimersheim und dem von Weißenburg 6: Hier ist für die Zeitspanne unteres Ober-Oligozän – Aquitan trotz geringer Stückzahlen eine relative Verlängerung des Mesolophs unverkennbar.

Eine eingehende Behandlung verlangt die Ausbildung des Mesolophs der burdigalen Formen, wobei wir vor allem die $m^{1/2}$ betrachten wollen (vgl. hierzu Abb. 8 und 16–20). Die beobachteten Extreme sind: 1. Mesoloph hoch und bis zum labialen Zahnrand reichend, frei endend oder mit dem Paraconus (und/oder auch dem Metaconus) verbunden (Abb. 8 a–b); 2. Mesoloph vollständig fehlend (Abb. 8g). Zwischen diesen Extremen gibt es unterschiedliche Ausbildungsstadien, die in Abb. 8 c–f durch Beispiele dargestellt sind (weitere Beispiele finden sich in den Abb. 16–20). Die Zähne des aus Bissingen gut belegten *Ligerimys lophidens* haben sehr selten einen vollständigen Mesoloph, alle anderen Stadien aber sind reichlich vertreten; an den Zähnen mit teilweise erhaltenem Mesoloph überwiegen solche, an denen er sich an der Außenseite der Krone befindet. Diese in Wintershof-West und Schnaitheim ebenfalls nachgewiesene Art wurde hier wegen zu geringer Stückzahl nicht berücksichtigt.

Der nach Ausscheiden von *Ligerimys lophidens* verbleibende, überwiegende Teil der Bissinger $m^{1/2}$ läßt ebenso wie die Population von Wintershof-West in der Häufigkeitsverteilung deutlich zwei Maxima erkennen, welche bei den zuvor erwähnten Extremwerten liegen. In Bissingen ist es möglich, die meisten Einzelstücke nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines Mesolophs auf zwei Gruppen zu verteilen, welche hier als Morphotypen A und B bezeichnet werden sollen. Morphotyp A (Mt A) – mit langem Mesoloph – entspricht dem aquitanen *Pseudotheridomys*, Morphotyp B (Mt B) – überwiegend ohne Mesoloph – dem burdigalen *Ligerimys*. Die Zuordnung der verbleibenden Exemplare mit rudimentärem Mesoloph bereitet auch bei Berücksichtigung anderer morphologischer Merkmale Schwierigkeiten und ist bei einigen Stücken nicht mit Sicherheit vorzunehmen.

Während in Bissingen der Mt A in seiner Häufigkeit dem Mt B nur wenig nachsteht, ist in Wintershof-West das Verhältnis erheblich zugunsten des Mt B verschoben. In Schnait-



		Merkmals-Schema (pa, me, pc, hy)							n
Burdigal	Erkertshofen Ligerimys florancei	-	-	-	0,5 %	-	2 %	97,5 %	400
Burdigal	Schnaitheim Ligerimys antiquus (Mt A+B)	-	0,4 %	0,4 %	0,4 %	1,5 %	5,3 %	92 %	242
Burdigal	Wintershof-West Ligerimys antiquus (Mt A+B)	3 %	11 %	1 %	0,5 %	2 %	2,5 %	80 %	166
Burdigal, Bissingen, Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation	Mt A+B	9 %	34,5 %	2 %	2 %	2 %	4,5 %	46 %	392
Burdigal, Bissingen, Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation	Mt B	-	-	1 %	4 %	3 %	8 %	84 %	215
Burdigal, Bissingen, Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation	Mt A	20 %	77 %	3 %	-	-	-	-	177
Burdigal, Bissingen	Ligerimys lophidens	-	0,5 %	3,5 %	36 %	14 %	21 %	25 %	165

Abb. 8. Variabilität in der Ausbildung des Mesolophs bei den $m^{1/2}$ burdigaler Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele × 20.

heim ist der Mt A nur noch durch ein Exemplar nachgewiesen. In Erkertshofen fehlt er völlig, und Zähne mit Rudimenten eines Mesolophs sind äußerst selten.

Für den Mesoloph der Prämolaren burdigaler Populationen wurde auf eine detaillierte zeichnerische Darstellung verzichtet. In der Tab. 3 sind alle Zähne mit unterbrochenem oder stärker reduziertem Mesoloph in der Merkmalsklasse „reduziert" zusammengefaßt. Die prozentuale Verteilung zeigt ein den $m^{1/2}$ entsprechendes Bild. Gewisse Differenzen in den Zahlenwerten mögen durch die unterschiedliche Zahl der fossil erhaltenen p^4 bzw. $m^{1/2}$ bedingt sein. Nur bei *Ligerimys lophidens* von Bissingen ist die Anzahl der Exemplare ohne Mesoloph höher als bei den $m^{1/2}$ und entspricht damit der an den oligozänen Formen gemachten Beobachtung, wo ebenfalls der Mesoloph der Prämolaren durchschnittlich etwas kürzer ist als derjenige der $m^{1/2}$.

	Mesoloph:	lang	reduziert	fehlend	n
Erkertshofen					
Ligerimys florancei		—	2,5%	97,5%	203
Schnaitheim					
Ligerimys antiquus		—	3,5%	96,5%	115
Wintershof-West					
Ligerimys antiquus	Mt A+B	30%	5%	65%	57
Bissingen					
Pseudotheridomys-	Mt A+B	42%	7%	51%	215
Ligerimys-	Mt B	—	5%	95%	116
Übergangspopulation	Mt A	91%	9%	—	99
Ligerimys lophidens		—	37%	63%	84

Tabelle 3: Variabilität in der Ausbildung des Mesolophs bei den p^4 burdigaler Eomyiden-Populationen

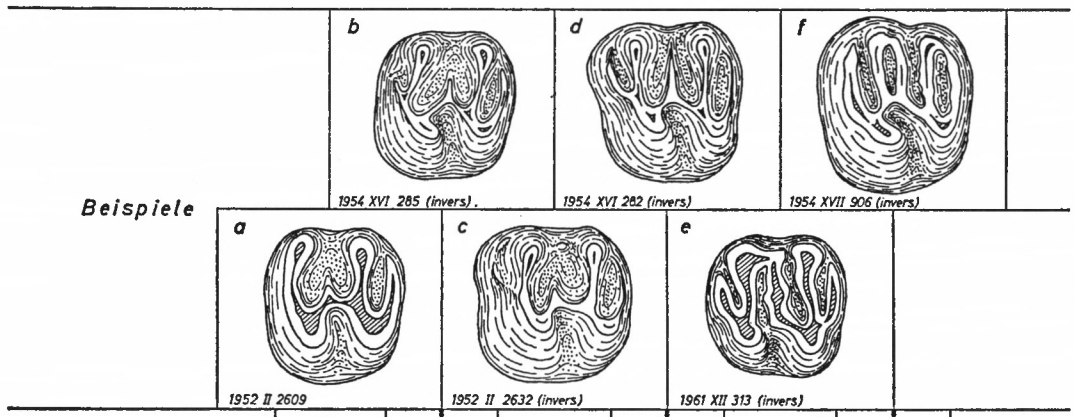
Für die m^3 findet man ein entsprechendes Bild. Da die Krone dieses Zahnes in ihrer Gesamtheit reduziert ist und im einzelnen stärker variiert (vgl. Taf. 5–6), wurde auf eine quantitative Analyse, welche hier durch stärkere Fehlerquellen belastet gewesen wäre, verzichtet. Bei dem größeren Teil der Zähne war indessen eine Zuordnung zu einem der beiden Morphotypen (mit bzw. ohne Mesoloph) leicht möglich.

Fassen wir die Beobachtungen an der Gestalt des Mesolophs zusammen: Bei den oligozänen *Eomys*-Populationen ist der Mesoloph überwiegend vorhanden, in der Länge aber variabel; möglicherweise besteht eine leichte Tendenz zur Verlängerung; am p^4 ist er durchschnittlich etwas kürzer als am $m^{1/2}$. Bei den Vertretern der Gattung *Pseudotheridomys* ist zwischen unterem Ober-Oligozän und Aquitan eine deutliche Verlängerung des Mesolophs zu beobachten; wesentliche Unterschiede zwischen p^4 und $m^{1/2}$ bestehen im Aquitan nicht mehr. Im unteren Burdigal kommen Formen mit oder ohne Mesoloph vor; Exemplare mit mehr oder minder stark reduziertem Mesoloph sind vorhanden, spielen zahlenmäßig aber eine untergeordnete Rolle. Unterschiede zwischen p^4 und $m^{1/2}$ existieren nicht. Im Laufe des unteren Burdigals nimmt die Anzahl der Zähne mit langem Mesoloph schnell ab; im höheren Burdigal dominiert *Ligerimys* (ohne Mesoloph); kleine Rudimente eines Mesolophs sind äußerst selten.

2.3.3. Der Anteroloph (Abb. 9)

Während die Molaren aller Eomyiden einen überwiegend langen Anteroloph besitzen, läßt sich bei den Prämolaren die allmähliche Entwicklung dieses Grates gut verfolgen. Bei den oligozänen Arten fehlt der Anteroloph an 50% der Zähne oder mehr, sonst ist er in Form eines Spornes, einer Tuberkelreihe oder auch als niedriger Grat vorhanden. *Pseudotheridomys pusillus* von Gaimersheim zeigt in diesem Merkmal etwa die gleiche Variabilität wie *Eomys zitteli* von derselben Fundstelle. Unter den wenigen Zähnen von Weißenburg 6 sind fast alle Stadien der Anteroloph-Ausbildung (von fehlend bis lang und hoch) anzu-

treffen. Alle burdigalen Vertreter besitzen einen langen Anteroloph, der meistens – ohne mit dem Protoloph in Verbindung zu stehen – aus dem Protoconus hervorgeht.



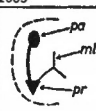
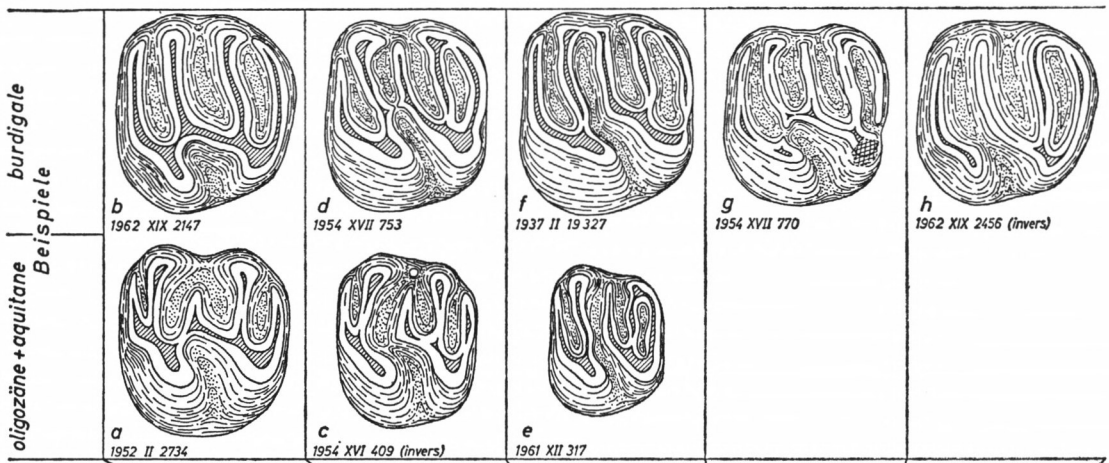
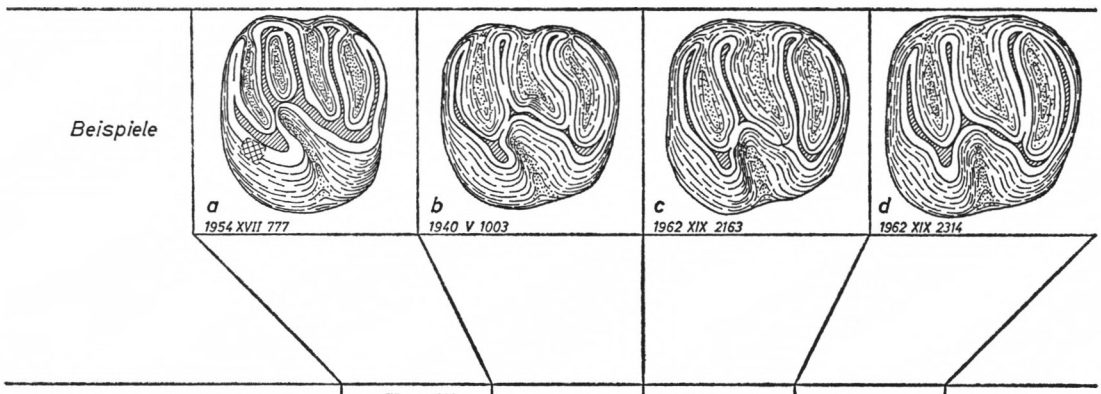
	Merkmals-Schema							n
Burdigal	Erkertshofen *Ligerimys florancei*	–	–	–	–	–	100 %	203
Burdigal	Schnaitheim *Ligerimys antiquus*	–	–	–	–	–	100 %	115
Burdigal	Wintershof-West *Ligerimys antiquus*	–	–	–	–	2 %	98 %	55
Burdigal	Bissingen (Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation) Mt A+B	–	–	–	–	1,5 %	98,5 %	215
Burdigal	Bissingen (Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation) Mt B	–	–	–	–	–	100 %	115
Burdigal	Bissingen (Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation) Mt A	–	–	–	–	3 %	97 %	100
Burdigal	*Ligerimys lophidens*	–	–	–	–	3,5 %	96,5 %	84
Aquitan	Weißenburg 6	(12,5 %)	(12,5 %)	–	(25 %)	(12,5 %)	(37,5 %)	8
Oligozän	Gaimersheim *Pseudotheridomys pusillus*	(55 %)	(18 %)	(27 %)	–	–	–	11
Oligozän	Gaimersheim *Eomys zitteli*	68 %	15 %	13 %	4 %	–	–	94
Oligozän	Treuchtlingen *Eomys aff. zitteli*	(42 %)	(25 %)	(8 %)	(25 %)	–	–	12
Oligozän	Burgmagerbein *Eomys aff. zitteli*	49 %	24 %	17,5 %	8 %	–	1,5 % ?	63

Abb. 9. Variabilität in der Ausbildung des Anterolophs bei den oberen Prämolaren oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20.



			Merkmals-Schema (pa, mt, me; pr, hy)					n
Burdigal	Erkertshofen *Ligerimys florancei*		96 %	1 %	–	2 %	1 %	400
	Schnaitheim *Ligerimys antiquus*		94 %	1 %	–	4 %	1 %	242
	Wintershof-West *Ligerimys antiquus*	Mt A+B	83,5 %	3,5 %	1 %	10 %	2 %	165
		Mt B	87,5 %	2 %	–	8,5 %	2 %	144
		Mt A	(57 %)	(14 %)	(10 %)	(19 %)	–	21
	Bissingen *Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation*	Mt A+B	85 %	7 %	1 %	5,5 %	1,5 %	395
		Mt B	91 %	3 %	0,5 %	1 %	0,5 %	217
		Mt A	77 %	13 %	1 %	6 %	3 %	178
	Bissingen *Ligerimys lophidens*		90 %	6 %	0,5 %	2,5 %	1 %	168
Aquitan	Weißenburg 6 *Pseudotheridomys aff. parvulus*		(5 %)	(34 %)	(61 %)	–	–	18
Oligozän	Gaimersheim *Pseudotheridomys pusillus*		8 %	50 %	42 %	–	–	38
	Gaimersheim *Eomys zitteli*		80 %	17,5 %	2,5 %	–	–	228
	Treuchtlingen *Eomys aff. zitteli*		75 %	20 %	5 %	–	–	37
	Burgmagerbein *Eomys aff. zitteli*		81 %	15,5 %	3,5 %	–	–	148

Abb. 10. Variabilität in der Ausbildung des Längsgrates bei den $m^{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20.



			Merkmals-Schema (pa, me, pr, hy, Innensynklinale)				n
Burdigal	Erkertshofen, Ligerimys florancei		2 %	6 %	56 %	36 %	400
Burdigal	Schnaitheim, Ligerimys antiquus		30 %	40 %	28 %	2 %	242
Burdigal	Wintershof-West, Ligerimys antiquus	Mt A+B	45 %	37 %	18 %	-	152
Burdigal	Wintershof-West, Ligerimys antiquus	Mt B	35 %	43 %	22 %	-	130
Burdigal	Wintershof-West, Ligerimys antiquus	Mt A	100 %	-	-	-	22
Burdigal	Bissingen, Pseudotheridomys - Ligerimys - Übergangspopulation	Mt A+B	66 %	28 %	6 %	-	390
Burdigal	Bissingen, Pseudotheridomys - Ligerimys - Übergangspopulation	Mt B	42 %	47 %	11 %	-	212
Burdigal	Bissingen, Pseudotheridomys - Ligerimys - Übergangspopulation	Mt A	94,5 %	5 %	0,5 %	-	178
Burdigal	Bissingen, Ligerimys lophidens		90,5 %	9 %	0,5 %	-	168
Aquitan	Weißenburg 6, Pseudotheridomys aff. parvulus		100 %	-	-	-	17

Abb. 11. Variabilität in der Ausbildung der Innensynklinale bei den $m^{1/2}$ miozäner Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20.

2.3.4. Der Längsgrat (Abb. 10)

An den miozänen Arten der Gattung *Pseudotheridomys* wird eine Unterbrechung des Längsgrates hinter dem Protoconus/Protoloph als relativ häufig beschrieben (Schaub & Zapfe 1953, S. 184; Fahlbusch 1968, S. 228; Hugueney & Mein 1968, S. 192). Für die süddeutschen Populationen wurde die Ausbildung des Längsgrates genauer untersucht. Dabei stellte sich heraus, daß bei *Eomys* der Längsgrat an der größeren Zahl der Zähne

vollständig ist (Abb. 10a), sein vorderer Teil ist aber meistens dünner als der hintere; daneben jedoch sind bereits in diesen ältesten Populationen Exemplare vorhanden, an denen die Innensynklinale mit der Außensynklinale II in Verbindung tritt. Bei *Pseudotheridomys* von Gaimersheim überwiegen die Zähne mit unterbrochenem Längsgrat, desgleichen in der kleinen Population von Weißenburg 6. Bei den burdigalen Vertretern nimmt die Anzahl der Zähne mit vollständigem Längsgrat wieder zu, erreicht aber niemals 100%. Bei den burdigalen Formen ist außerdem bei jeweils einigen Zähnen eine Unterbrechung zwischen Protoconus und Protoloph zu beobachten (Abb. 10 g–h), wodurch sich die Innensynklinale mit der Außensynklinale I vereinigt – eine Erscheinung, die an den oligozänen Eomyiden infolge des leicht nach vorne gerichteten Protolophs nicht auftritt.

Die Prämolaren zeigen eine den $m^{1/2}$ entsprechende Variabilität; auf eine gesonderte Darstellung kann daher verzichtet werden.

2.3.5. Die Innensynklinale (Abb. 11)

Bei allen oligozänen Eomyiden sowie der Population von Weißenburg 6 ist die Innensynklinale mehr oder minder deutlich nach vorne gebogen. Im Burdigal behalten die *Pseudotheridomys*-artigen Zähne (Morphotyp A) diese Form der Innensynklinale bei. Im Morphotyp B (*Ligerimys*-artig) dagegen ist bei den Populationen von Bissingen über Wintershof-West gegen Schnaitheim und schließlich Erkertshofen die Tendenz vorhanden, die Innensynklinale transversal auszurichten und gleichzeitig zu verkürzen. Betrachtet man die Morphotypen A und B gemeinsam, so ist die Verschiebung der Maximalwerte zwischen Bissingen und Schnaitheim etwa kontinuierlich, gegenüber Erkertshofen ist eine sprunghafte Änderung erkennbar. Vergleicht man hingegen nur die Werte für den Morphotyp B miteinander, so ist zwar ebenfalls eine Verschiebung der Maximalwerte zu beobachten, die Unterschiede sind aber nicht so groß; nur zwischen Schnaitheim und Erkertshofen ist die Differenz dieselbe.

Auf eine eigene Darstellung der Ausbildung der Innensynklinale an den Prämolaren, welche eine entsprechende Umwandlung zeigen, kann verzichtet werden.

2.3.6. Die Außensynklinalen (Abb. 12)

Die Gestalt der Außensynklinalen II und III und ihre Abriegelung am labialen Kronenrand wird weitgehend durch die früher behandelte Länge des Mesolophs bedingt (Kap. 2.3.2., Abb. 8). Wir wollen hier nur die Außensynklinalen I und IV betrachten. Bei den oligozänen Eomyiden sind diese labialwärts offen oder nur flach abgeriegelt; Anteroloph und Posteroloph sind deutlich niedriger als die Außenhöcker und erreichen nur selten den labialen Kronenrand. Mit der im Aquitan zu beobachtenden Erhöhung der Transversalgrate und Reduktion der Außenhöcker treten Anteroloph und Posteroloph mit den Außenhöckern in Verbindung, so daß die Synklinalen I und IV labialwärts häufig vollständig geschlossen sind. Im Laufe des Burdigals aber öffnen sich die Synklinalen wieder mehr und mehr. Die Verlagerung der Maximalwerte für die einzelnen Merkmalstypen zeigt eine ähnliche Tendenz, wie sie für die Ausbildung der Innensynklinale festzustellen war.

2.3.7. Die dritten Molaren

Wie die auf den Taf. 5–6 gegebenen Beispiele letzter Oberkiefermolaren zeigen, ist die morphologische Variabilität hier erheblich größer als an den vorderen Zähnen. Für alle

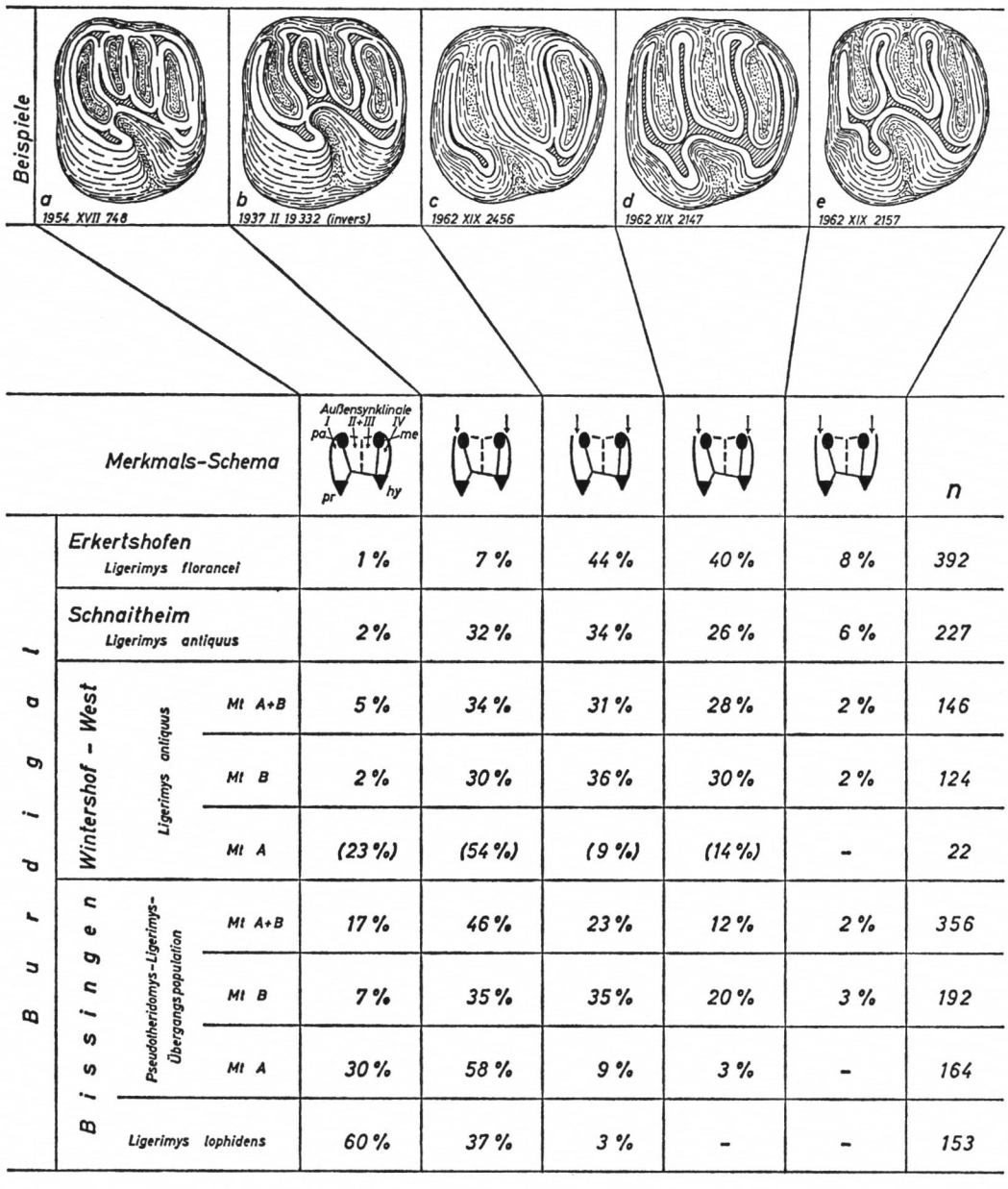


Abb. 12. Variabilität in der Ausbildung der Außensynklinalen I und IV bei den $m^{1/2}$ burdigaler Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20.

Populationen sind Stücke vorhanden, welche bei verkleinertem und abgerundetem Umriß die arttypischen Merkmale besitzen; allgemein jedoch sind sämtliche Synklinalen am äußeren Kronenrand häufiger verschlossen. Im einzelnen bestehen erhebliche Schwankungen; an den verschiedensten Stellen zeigen die Grate Unterbrechungen und einen stark variierenden Verlauf. Diese Unterschiede im Detail zu erfassen und in gleicher Weise darzustellen wie für die anderen Zähne, führte zu keinem brauchbaren Ergebnis, da eine Aufteilung auf bestimmte Merkmalsklassen kaum möglich ist.

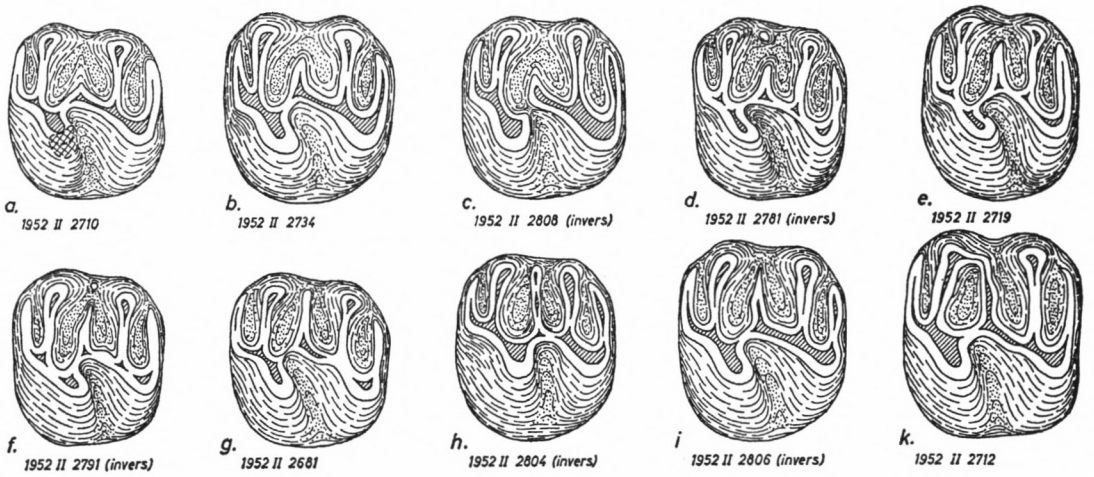


Abb. 13. *Eomys zitteli*, $m^{1/2}$. Unteres Ober-Oligozän von Gaimersheim. x 20

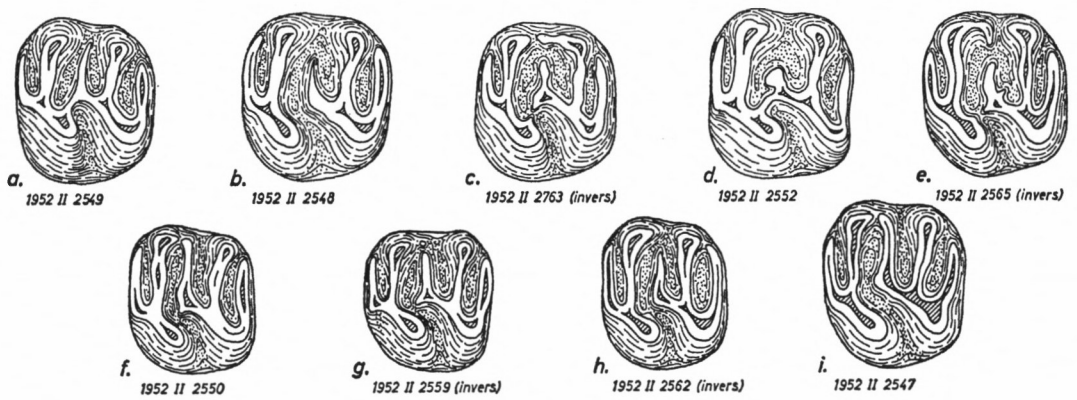


Abb. 14. *Pseudotheridomys pusillus*, $m^{1/2}$. Unteres Ober-Oligozän von Gaimersheim. x 20

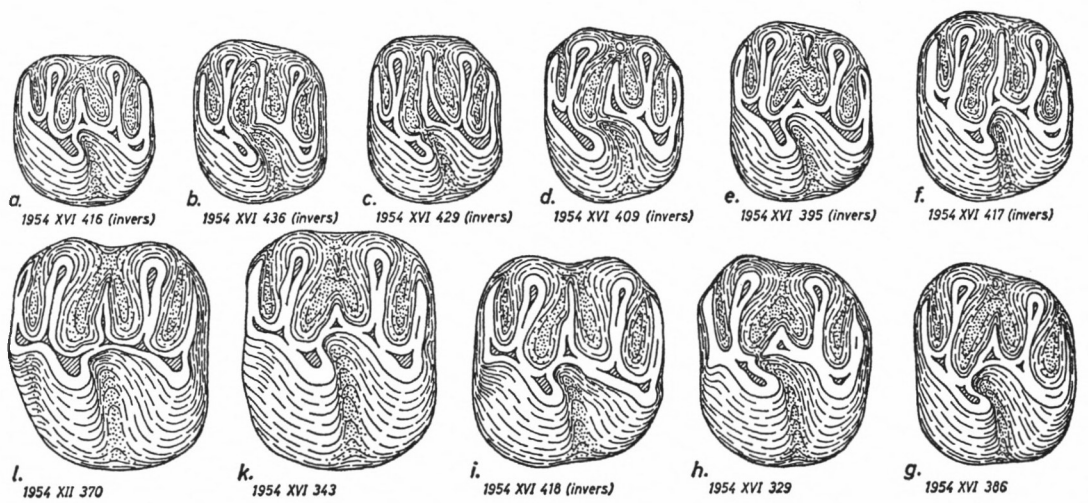


Abb. 15. *Eomys* aff. *zitteli*, $m^{1/2}$. Unteres Ober-Oligozän von Burgmagerbein. x 20

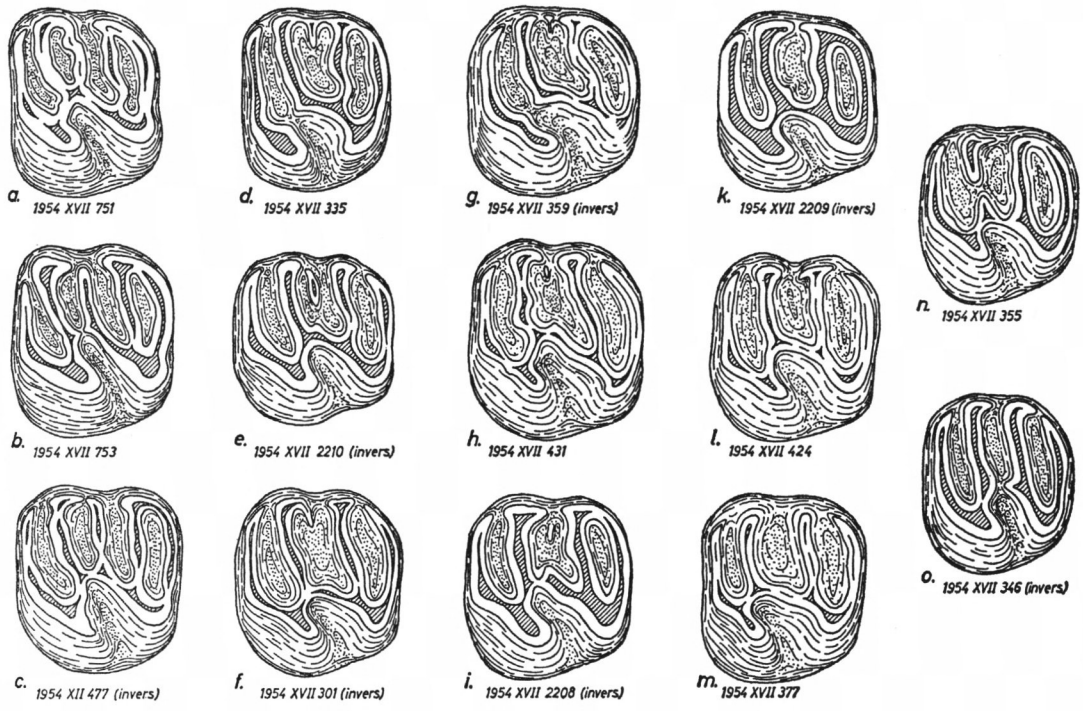


Abb. 16. *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation, m1/2. Unteres Burdigal von Bissingen. x 20

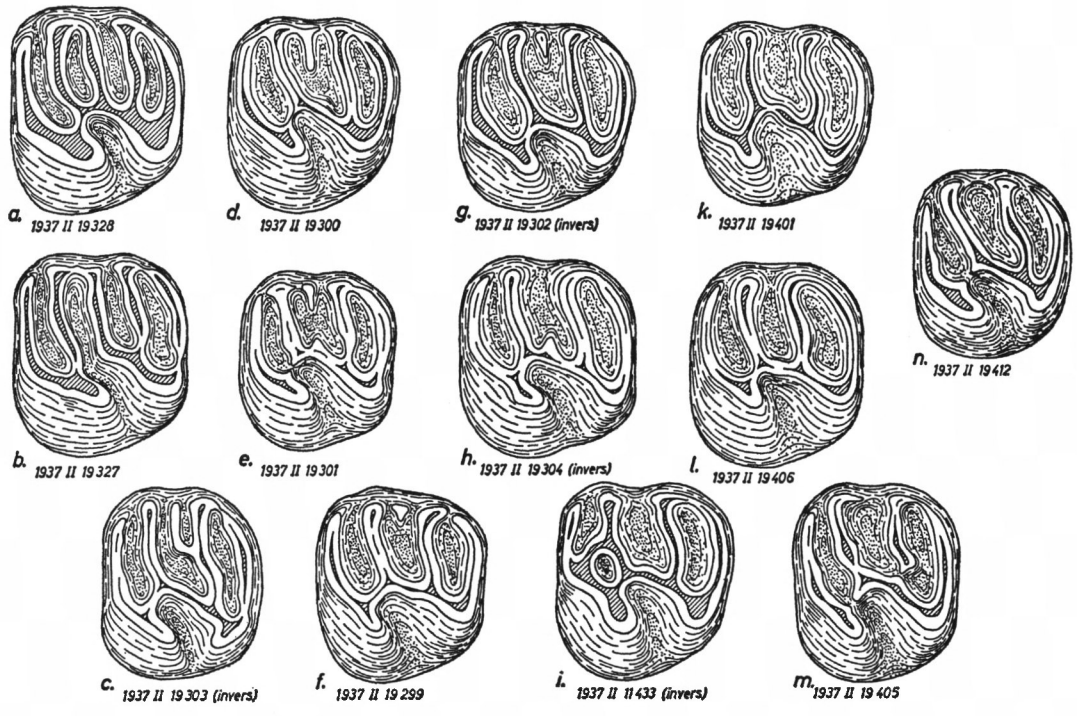


Abb. 17. *Ligerimys antiquus*, m1/2. Unteres Burdigal von Wintershof-West. x 20

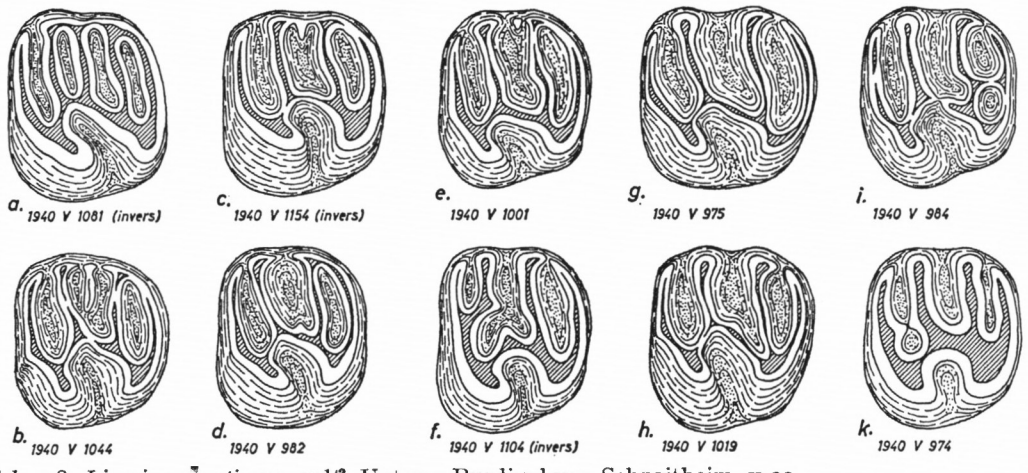


Abb. 18. *Ligerimys antiquus*, $m^{1/2}$. Unteres Burdigal von Schnaitheim. x 20

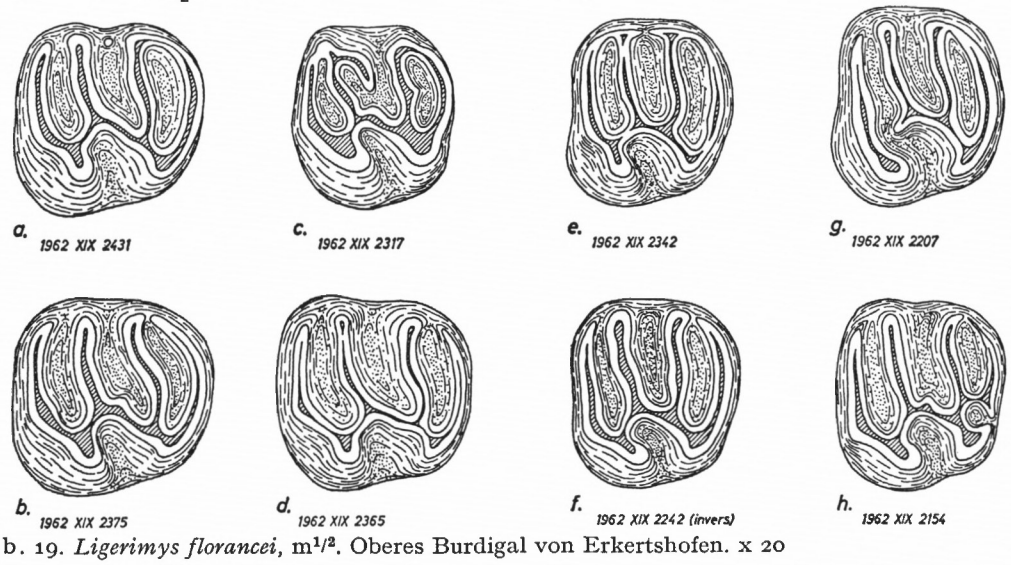


Abb. 19. *Ligerimys florancei*, $m^{1/2}$. Oberes Burdigal von Erkertshofen. x 20

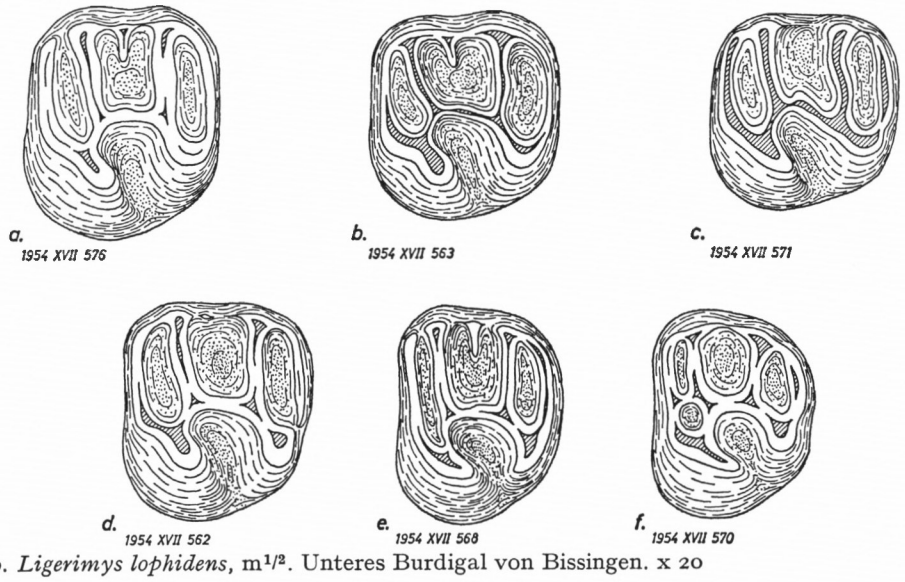


Abb. 20. *Ligerimys lophidens*, $m^{1/2}$. Unteres Burdigal von Bissingen. x 20

2.4. Metrische Analyse der Oberkiefer-Zähne

Die in den Abb. 21–23 zusammengestellten Häufigkeitsverteilungen der Maße (Länge, Breite; vgl. auch Abb. 35–40) und des Längen-Index lassen bei einem ersten Überblick erkennen, daß es innerhalb der Eomyiden keine auffallende Größenzunahme gibt, wie sie für viele andere Gruppen fossiler Nagetiere und bei sonstigen Säugetierordnungen nachgewiesen werden konnte: Die Eomyiden bleiben – auch unter Einbeziehung der in dieser Arbeit unberücksichtigten älteren und jüngeren Arten Europas und Nordamerikas – während ihrer ca. 35 Millionen Jahre umfassenden Geschichte sehr klein. Eine detaillierte Analyse der Einzelmaße indessen zeigt, daß zwischen den einzelnen Populationen Verschiebungen der Meßwerte und Differenzen in der Variationsbreite bestehen, welche eine genauere Untersuchung und Diskussion erfordern.

2.4.1. Die Prämolaren (Abb. 21)

Die Variationsbreite für Länge und Breite ist bei der Population von Burgmagerbein ungewöhnlich hoch (vgl. Taf. 3, Fig. 1–11), zeigt aber keine auffallende Inhomogenität (vgl. auch Abb. 35). Die Zähne von Treuchtlingen lassen trotz wesentlich geringerer Stückzahl etwa die gleiche Streuung erkennen. In Gaimersheim ist die Variabilität geringer; es kommen Zähne vor, die kleiner sind als die kleinsten von Burgmagerbein und Treuchtlingen: *Pseudotheridomys pusillus*. Eine Unterscheidung zwischen *Pseudotheridomys* und *Eomys* allein nach den Maßen ist jedoch nicht möglich. Die Mittelwerte für *Eomys* von Gaimersheim liegen etwas niedriger als die von Burgmagerbein. Die Meßwerte von *Pseudotheridomys* aus Gaimersheim und Weißenburg 6 entsprechen einander, lassen aber wegen des geringen Materialumfangs keine endgültigen Aussagen zu.

Die Indizes aller oligozänen und der aquitanen Populationen zeigen eine normale, gleichbleibende Variabilität. Eine Veränderung des Kronenumrisses erfolgt nicht.

Zwischen Weißenburg 6 und Bissingen erfolgt eine markante Größenzunahme der Maße. Innerhalb der Populationen von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim ist – von dem deutlich größeren *Ligerimys lophidens* abgesehen – die Länge der Zähne ungefähr gleichbleibend, Unterschiede zwischen dem Morphotyp A (mit Mesoloph) und B (ohne Mesoloph) bestehen nicht. Für die Breite der Prämolaren sind die Verteilungen unterschiedlich: Zwar addieren sich die Kurven der beiden Teilpopulationen zu einer homogenen Verteilung, die Mittelwerte aber sind beachtlich unterschieden. Entsprechende Differenzen ergeben sich für den Längen-Index. Während die Indexwerte des Mt A in Bissingen dem aquitanen *Pseudotheridomys* entsprechen, beobachtet man im Laufe des Burdigals ihre allmähliche Abnahme; die Zähne werden durchschnittlich länger.

Weniger große Differenzen zwischen den Indizes als zwischen den Maßen bestehen bei den Populationen von Schnaitheim und Erkertshofen: Hier erfolgte eine relativ markante Größenzunahme der Zähne, welche z. T. mehr als 10% erreicht.

2.4.2. Die ersten und zweiten Molaren (Abb. 22)

Hier lassen sich entsprechende Tendenzen erkennen wie bei den Prämolaren; die Unterschiede zwischen einzelnen Populationen sind aber nicht so auffallend wie dort. Die Ursache hierfür ist teilweise darin zu suchen, daß die Variationsbereiche allgemein größer sind, da erste und zweite Molaren zusammengefaßt werden mußten, weil sie sich als isolierte

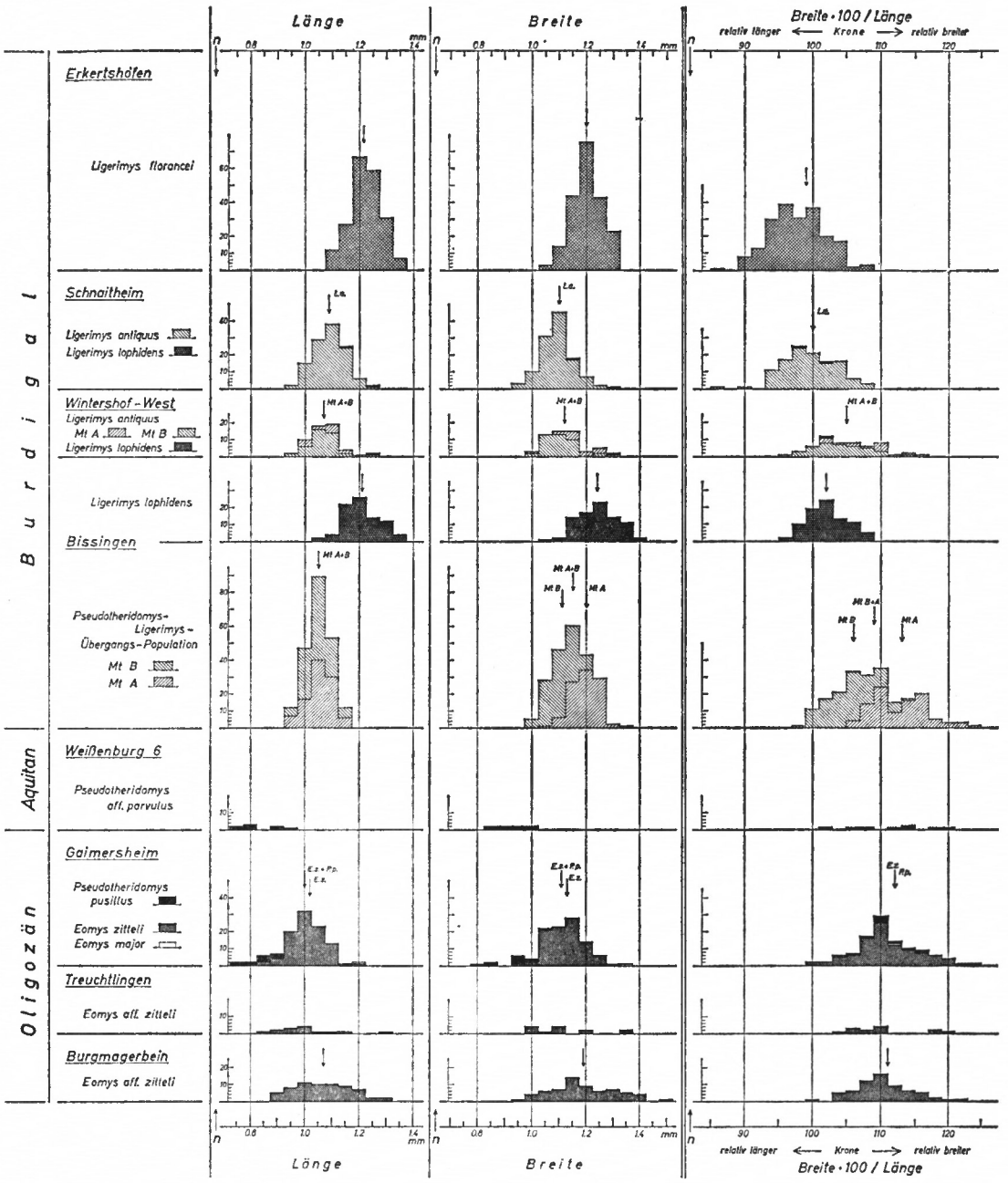


Abb. 21. Häufigkeitsverteilungen für die Maße und Längen-Indizes der p^4 oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen.

Zähne nur selten sicher unterscheiden lassen (vgl. Kap. 2.2.). Eine stärkere Differenzierung erster und zweiter Molaren ist nur bei *Ligerimys lophidens* aus Bissingen und *L. florancei* aus Erkertshofen zu beobachten: In beiden Populationen ist für die Verteilung der Zahnlängen eine Zweigipfeligkeit der Kurven angedeutet; die Verteilungen für die Breiten dagegen sind durchaus homogen; daraus resultiert eine Zweigipfeligkeit (Bissingen) bzw. ein breites Maximum (Erkertshofen) der Index-Kurven.

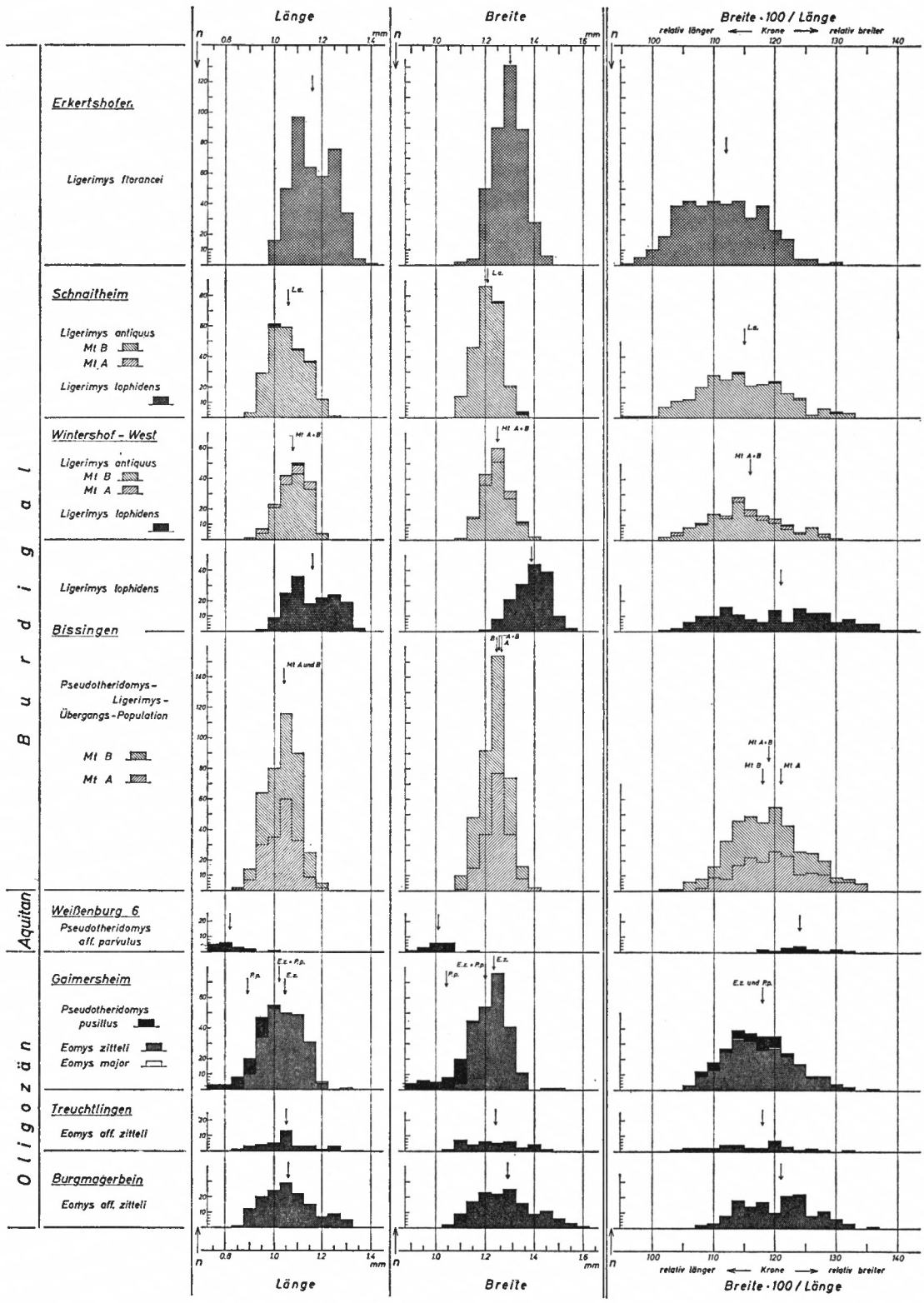


Abb. 22. Häufigkeitsverteilungen für die Maße und Längen-Indizes der $m^{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen.

Die an den Prämolaren festgestellten Unterschiede zwischen Mt A und B von Bissingen hinsichtlich der Breiten bestehen bei den $m^{1/2}$ nicht.

Wie bei den Prämolaren ist auch hier im Laufe des Burdigals eine allmähliche Verlängerung der Zahnkronen zu beobachten, die aus der Verschiebung der Index-Verteilungen gegen niedrigere Werte hin ersichtlich ist.

Pseudotheridomys erfährt zwischen Oligozän und Aquitan möglicherweise eine leichte Abnahme der Kronenlänge (entsprechend höhere Indexwerte) – eine Beobachtung, die aber an umfangreicherem Material erst noch zu bestätigen ist. Die Größendifferenz zwischen den Populationen von Weißenburg 6 und Bissingen entspricht derjenigen, die an den Prämolaren schon festgestellt wurde.

Bei den Populationen von Burgmagerbein und Treuchtlingen ist die Variabilität trotz geringerer Stückzahlen größer als bei *Eomys* von Gaimersheim. Auf die relativ geringe Neigung der Verteilungskurven der Maße für die Burgmagerbeiner Zähne im Bereich der großen Werte soll in den Kap. 3.1.1. und 3.2.1. (S. 81) eingegangen werden.

2.4.3. Die dritten Molaren (Abb. 23)

Auch bei den letzten Maxillarmolaren ist die Variationsbreite der Maße für die Burgmagerbeiner Belegstücke auffallend groß. Die Mittelwerte dagegen liegen weniger weit

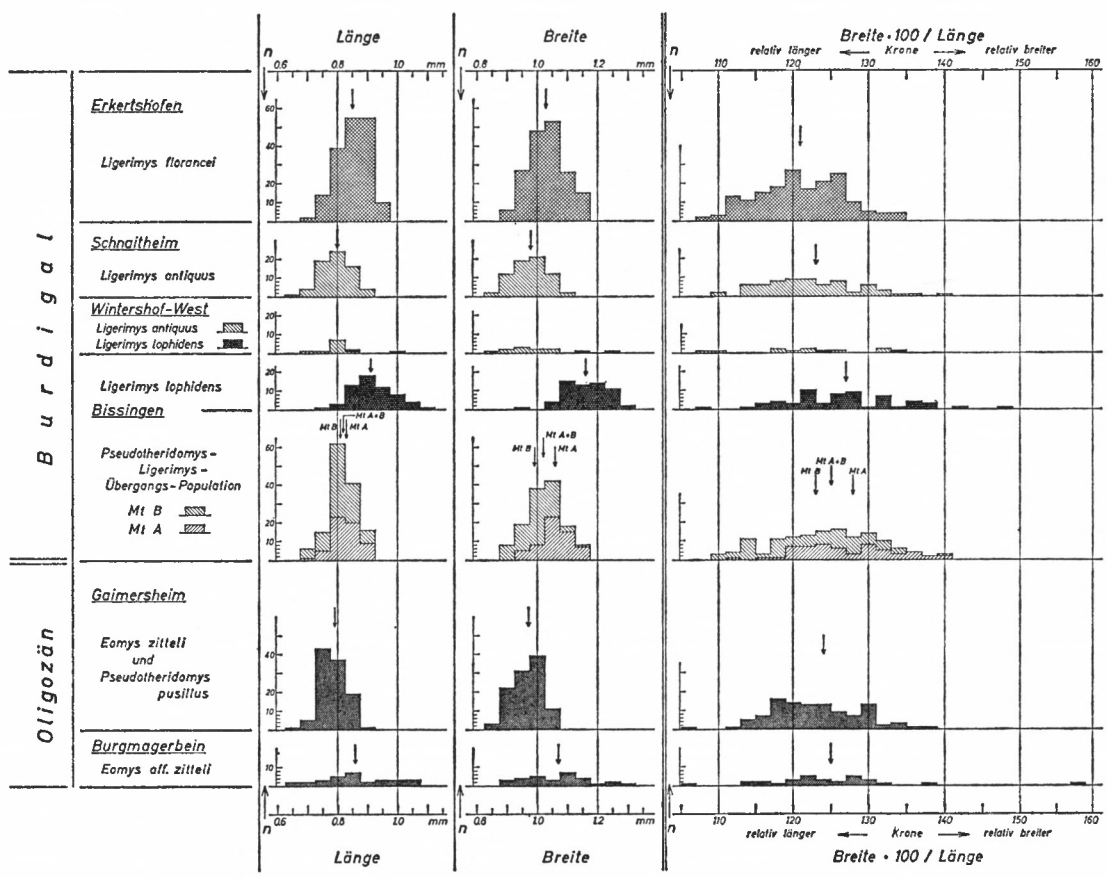


Abb. 23. Häufigkeitsverteilungen für die Maße und Längen-Indizes der m^3 oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen.

über denen der Gaimersheimer Population. Für die Indizes sind die Mittelwerte etwa gleich. Zu beachten ist in der Burgmagerbeiner Fauna ein einzelner, ungewöhnlich breiter m^3 mit einem Index von 158 (Taf. 5, Fig. 4). – Die Gaimersheimer Zähne besitzen eine normale Größenverteilung; besonders kleine m^3 – entsprechend den kleinen p^4 und $m^{1/2}$ von *Pseudotheridomys pusillus* – fallen nicht auf. Daraus darf jedoch nicht sogleich der Schluß gezogen werden, daß m^3 von *Pseudotheridomys* fehlen. Morphologisch sind die letzten Molaren von *Eomys* und *Pseudotheridomys* nur in einzelnen Fällen zu trennen. Vermutlich ist bei *Pseudotheridomys* der letzte Molar relativ größer als bei *Eomys* und besitzt etwa die gleichen Maße wie dieser. Eine Trennung beider Formen ist also hier nur mit großer Unsicherheit vorzunehmen; es wurde daher darauf verzichtet. Auf Taf. 5 (Fig. 20) ist ein Zahn abgebildet, der möglicherweise zu *Pseudotheridomys* gehört.

Unter den burdigalen Populationen ist wiederum *Ligerimys lophidens* durch seine größeren Maße und eine große Variationsbreite des Index gekennzeichnet. Bei den anderen Formen zeigt nur der m^3 von Erkertshofen – entsprechend den vorderen Maxillarzähnen – eine geringfügige Vergrößerung. Bei den m^3 von Bissingen ist wiederum eine größere Differenz zwischen den Mittelwerten der beiden Morphotypen A und B zu beobachten: Wie bei den p^4 ist die Breite im Mt A größer als im Mt B.

Die Tendenz, die Krone im Laufe des Burdigals relativ zu verlängern, ist auch bei den m^3 zu erkennen, aber in geringerem Maße als bei den vorderen Zähnen.

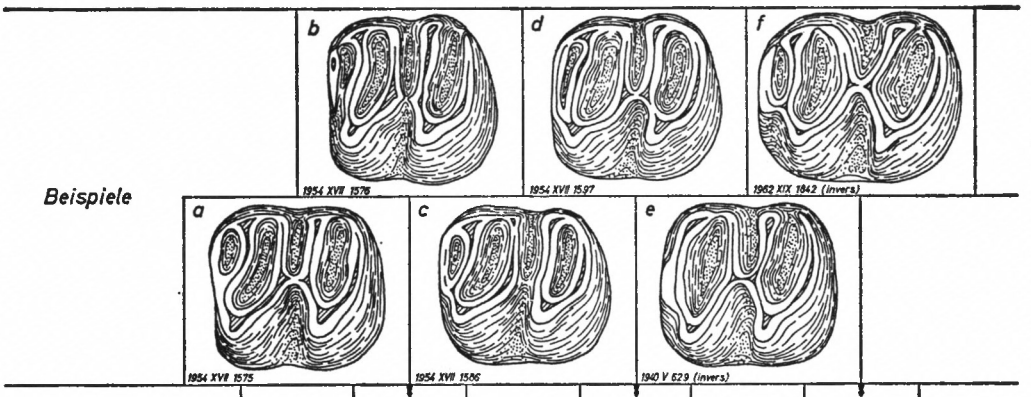
2.5. Morphologische Analyse der Unterkiefer-Zähne

2.5.1. Der Verlauf von Hypolophid und Mesolophid (Abb. 24)

Im Verlauf der Transversalgrate bestehen zwischen den oligozänen und den miozänen Eomyiden noch auffallendere Unterschiede, als es für die entsprechenden Grate der Maxillarzähne der Fall ist. Dabei verdient die Stellung des Hypolophids besondere Beachtung: Bei allen oligozänen Formen ist dieser Grat (Taf. 7, Fig. 33–42; Taf. 8, Fig. 1–3, 5–20) – vom Entoconid ausgehend – mehr oder minder stark nach rückwärts gebogen und vereinigt sich mit dem Posterolophid oder der Rückseite des Hypoconids; die Stärke der Biegung bedingt die Länge der Innensynklinale IV. Innerhalb der oligozänen Populationen ist eine gleichbleibende Variabilität zu beobachten. – Auf einen einzelnen Zahn von Treuchtlingen (Taf. 8, Fig. 4), der völlig außerhalb der sonst zu beobachtenden Variationsbreite liegt, wird später (Kap. 3.2.1., S. 82) eingegangen.

Die burdigalen Eomyiden zeigen – von wenigen Vertretern der Gattung *Eomys* abgesehen (Taf. 1, Fig. 4) – ein anderes Bild (Taf. 8, Fig. 21–36; Taf. 9, Fig. 1–27): Hier verläuft das Hypolophid transversal oder ist etwas nach vorne gebogen und verbindet sich mit der Vorderseite des Hypoconids oder dessen Vorderarm bzw. dem Längsgrat. Die Beobachtung dieses Unterschiedes gegenüber den oligozänen Eomyiden hat STEHLIN & SCHAUB (1951, S. 294) zu der Feststellung geführt: „Von einem so nahen Verwandtschaftsverhältnis zwischen den beiden Genera (*Eomys* und *Pseudotheridomys*, Anm. d. Verf.), wie es SCHLOSSER seinerzeit angenommen hat, kann nicht die Rede sein." Inzwischen konnte jedoch an Hand einer kleinen Population von *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* aus dem Aquitan von Weißenburg 6 (FAHLBUSCH 1968, S. 225, 231) gezeigt werden, daß es innerhalb einer Fundstelle zwischen typisch oligozänen und burdigalen Ausbildungen alle Übergangsstadien gibt.

Über diese auffälligen Unterschiede hinausgehend zeigt eine genauere Untersuchung der



		Merkmals-Schema						n
Erkertshofen *Ligerimys florancei*		-	-	-	-	13 %	87 %	412
Schnaitheim *Ligerimys antiquus*		3 %	4 %	-	6 %	38 %	49 %	228
Wintershof-West *Ligerimys antiquus*	Mt A+B	19 %	22 %	4 %	-	22 %	33 %	229
	Mt B	16 %	22 %	4 %		22 %	35 %	220
	Mt A	(78 %)	(22 %)	-	-	-	-	9
Bissingen *Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation*	Mt A+B	33 %	20 %	3 %	5 %	23 %	16 %	442
	Mt B	10 %	12 %	5 %	7 %	38 %	28 %	257
	Mt A	66 %	32 %	-	1 %	1 %	-	185

Abb. 24. Variabilität im Verlauf von Mesolophid und Hypolophid bei den $m_{1/2}$ burdigaler Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20

burdigalen Populationen einige weitere Abwandlungen. Am Beispiel der $m_{1/2}$ von den Fundstellen Bissingen, Wintershof-West, Schnaitheim und Erkertshofen ist die unterschiedliche Häufigkeitsverteilung in dem Verlauf von Mesolophid und Hypolophid in Abb. 24 dargestellt: In der Bissinger Population (Mt A+B) beobachtet man in der Verteilung der einzelnen Exemplare auf sechs Merkmalsklassen zwei Maxima; das eine entspricht dem Zahntyp der Gattung *Pseudotheridomys* (Mt A), bei dem die Transversalgrate von der lingualen Seite aus schräg nach rückwärts verlaufen und untereinander mehr oder minder parallel stehen; das andere Maximum entspricht dem der Gattung *Ligerimys* (Mt B), bei dem im Zentrum des Zahnes ein Kreuzungspunkt von vier Graten vorhanden ist, wobei innere und äußere Kronenhälfte etwa symmetrisch sind. Zwischen beiden Maxima gibt es

eine Reihe von Zähnen, die eine vermittelnde Stellung einnehmen. Versucht man, die Population nach der Gesamtheit der Merkmale auf die beiden Morphotypen zu verteilen, so findet man im Morphotyp A die Gestalt der *Pseudotheridomys*-Zähne; im Morphotyp B sind alle Merkmalsklassen vertreten, aber mit deutlichem Überwiegen der *Ligerimys*-ähnlichen Formen. In der Population von Wintershof-West beobachtet man zwar eine erheblich größere Zahl von Zähnen des Morphotyps B, darüber hinaus aber keine grundsätzlichen Unterschiede gegenüber derjenigen von Bissingen. In der Schnaitheimer Fauna fehlt der Morphotyp A fast völlig (nur ein Zahn ist dazuzustellen), aber auch gegenüber dem Morphotyp B von Wintershof-West ist die Verschiebung sichtbar: Bereits die Hälfte der Zähne besitzt das aus zwei Ovalen bestehende, 8förmige Kronenbild des Eomyiden, das schließlich in der Population von Erkertshofen das Faunenbild bestimmt.

Eine eingehende Untersuchung derselben Merkmale an den Prämolaren führt zu einem entsprechenden Ergebnis und braucht daher nicht gesondert dargestellt zu werden.

2.5.2. Das Mesolophid (Abb. 25)

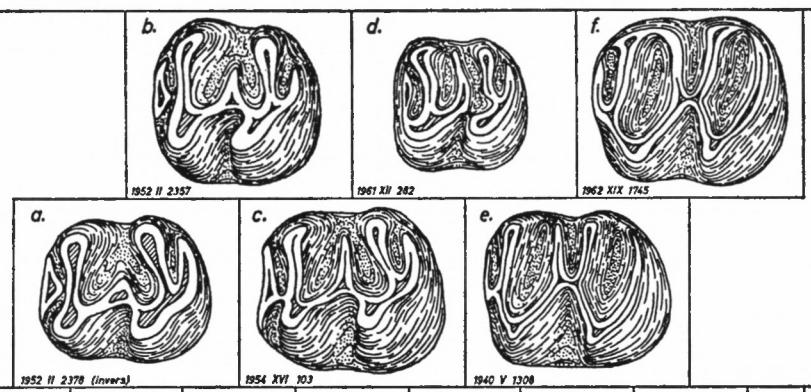
An den $m_{1/2}$ der oligozänen Vertreter schwankt die Länge des Mesolophids, niemals aber fehlt es völlig; am Zahnrand endet es frei, ohne Ausbildung eines Mesostylids und ohne mit dem Metaconid oder Entoconid in Verbindung zu treten. Merkliche Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen bestehen nicht; lediglich einige Zähne des *Pseudotheridomys pusillus* aus Gaimersheim lassen eine Berührung von Mesolophid und Metaconid erkennen – ein Merkmal, das bei dem aquitanen *Pseudotheridomys* von Weißenburg 6 häufig vertreten ist. Auch in der Länge des Mesolophids nimmt diese Population eine Zwischenstellung zwischen den oligozänen und burdigalen Eomyiden ein. Bei den burdigalen Formen ist ein Mesolophid immer vorhanden, das fast ausnahmslos bis zum Zahnrand reicht und sich dort an der überwiegenden Zahl der Zähne mit dem Metaconid vereinigt, so daß die Innensynklinale II meistens geschlossen ist. Hier besteht also ein deutlicher Gegensatz zu den oberen Zähnen (vgl. Abb. 8), an denen der Mesoloph in der Gattung *Ligerimys* vollständig verlorengeht; auf diese Feststellung kommen wir später (Kap. 3.2.4., S. 91) nochmals zurück.

Eine der Abb. 25 entsprechende Zusammenstellung für die Prämolaren zeigt ähnliche Häufigkeitsverteilungen (Tab. 4). Durchschnittlich ist das Mesolophid der p_4 der oligozänen Arten etwas kürzer als das der $m_{1/2}$; diese Beobachtung läßt sich an den Zahnreihen von Gaimersheim fast ausnahmslos bestätigen; ferner entspricht sie den Verhältnissen, wie sie für die oberen Backenzähne festgestellt wurden (Tab. 1 und 2, S. 31). Bei einem Vergleich der *Eomys*-Populationen von Burgmagerbein und Gaimersheim zeigt sich, daß das Mesolophid in Burgmagerbein durchschnittlich etwas länger ist und keine so gleichmäßige Verteilung mit ausgeprägtem Maximum vorliegt wie in Gaimersheim. Zwischen den Populationen des *Eomys* und des *Pseudotheridomys* von Gaimersheim dagegen bestehen keine grundlegenden Differenzen, soweit das Material eine Aussage gestattet. –

Bei den burdigalen Eomyiden ist der Prozentsatz solcher p_4, bei denen das Mesolophid mit dem Metaconid nur unvollständig oder gar nicht verbunden ist, stets ein wenig höher (am höchsten in der Bissinger Population) als der entsprechende Wert für die $m_{1/2}$.

2.5.3. Das Anterolophid der Prämolaren (Abb. 26)

In den drei zur Verfügung stehenden oligozänen Populationen unterer Prämolaren von *Eomys* und *Pseudotheridomys* ist die Variabilität des Anterolophids etwa gleichbleibend. Bei $^1/_4$ bis $^1/_3$ der Exemplare fehlt ein Anterolophid vollständig, etwa die Hälfte der Zähne



Merkmals-Schema		med mid end prd hyd						n	
Erkertshofen	Ligerimys florancei	-	-	-	1 %	7 %	92 %	412	Burdigal
Schnaitheim	Ligerimys antiquus	-	-	-	2 %	10 %	88 %	226	
Wintershof-West	Ligerimys antiquus (Mt A+B)	-	-	-	-	14 %	86 %	206	
	Ligerimys lophidens	-	-	-	-	-	(100 %)	15	
Bissingen	Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation: Mt A+B	-	-	-	-	5 %	95 %	420	
	Mt B	-	-	-	-	5 %	95 %	214	
	Mt A	-	-	-	-	6 %	94 %	179	
	Ligerimys lophidens	-	-	-	-	1 %	99 %	182	
Weißenburg 6	Pseudotheridomys aff. parvulus	-	-	(15 %)	(20 %)	(40 %)	(25 %)	20	Aquitan
Gaimersheim	Pseudotheridomys pusillus	3 %	42 %	37 %	16 %	2 %	-	55	Oligozän
	Eomys zitteli	2 %	37 %	41 %	20 %	-	-	230	
Treuchtlingen	Eomys aff. zitteli	-	(23 %)	(46 %)	(31 %)	-	-	27	
Burgmagerbein	Eomys aff. zitteli	1 %	37 %	39 %	23 %	-	-	127	

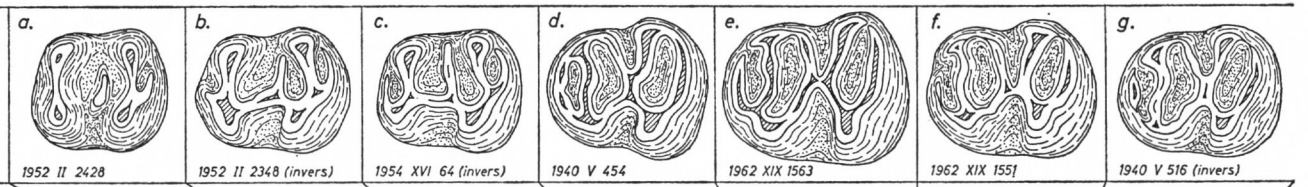
Abb. 25. Variabilität in der Ausbildung des Mesolophids bei den $m_{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20

besitzt einen kurzen, vom Protoconid ausgehenden Sporn oder eine ihm lingualwärts vorgelagerte kleine Knospe; an den restlichen Stücken ist es als deutlicher, aber flacher Grat ausgebildet, der jedoch mit dem Metaconid niemals in Verbindung tritt.

Bei dem überwiegenden Teil der burdigalen Eomyiden dagegen bildet das Anterolophid einen kräftigen, etwas gebogenen Transversalgrat von der Höhe der übrigen Grate, welcher Protoconid und Metaconid miteinander verbindet (Abb. 26d). Von *Ligerimys lophidens*

		fehlend	kurz	halblang	$^3/_4$ lang	lang, frei	lang, Metaconid berührend	lang, mit Metaconid verbunden	n
Erkertshofen									
Ligerimys florancei		—	—	—	—	—	10%	90%	199
Schnaitheim									
Ligerimys antiquus		—	—	—	—	—	20%	80%	142
Wintershof-West									
	Mt A+B	—	—	—	—	3%	18%	79%	102
Ligerimys antiquus	Mt B	—	—	—	—	3%	19%	78%	88
	Mt A	—	—	—	—	—	(20%)	(80%)	14
Bissingen									
Pseudotheridomys-	Mt A+B	—	—	—	—	4%	25%	71%	189
Ligerimys-	Mt B	—	—	—	—	4%	20%	76%	96
Übergangspopulation	Mt A	—	—	—	—	4%	29%	67%	93
Ligerimys lophidens		—	—	—	—	—	8%	92%	77
Weißenburg 6									
Pseudotheridomys aff. *parvulus*		—	—	—	(14%)	(29%)	(43%)	(14%)	7
Gaimersheim									
Pseudotheridomys pusillus		(8%)	(22%)	(51%)	(11%)	(8%)	—	—	27
Eomys zitteli		6%	23%	45%	20%	6%	—	—	156
Burgmagerbein									
Eomys aff. *zitteli*		2%	11%	36%	21%	30%	—	—	70

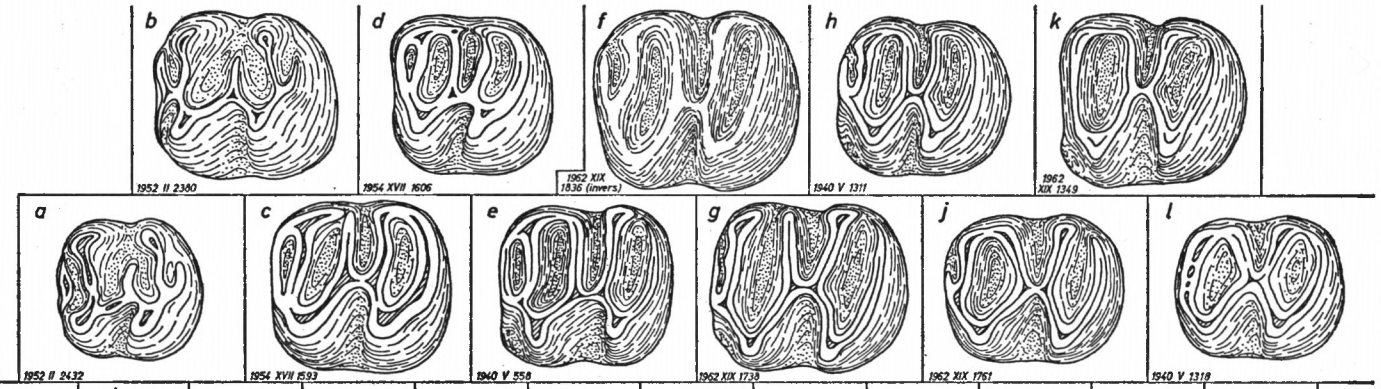
Tabelle 4: Variabilität in der Ausbildung des Mesolophids bei den p_4 oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen (Merkmalsklassen wie in Abb. 25)



	Beispiele / Merkmals-Schema	a.	b.	c.	d.	e.	f.	g.	n
Burdigal	Erkertshofen Ligerimys florancei	-	-	-	48 %	31 %	16 %	5 %	175
Burdigal	Schnaitheim Ligerimys antiquus	-	-	-	60 %	27 %	9 %	4 %	128
Burdigal	Wintershof-West Ligerimys antiquus (Mt A+B)	-	-	-	72 %	15 %	8 %	5 %	87
Burdigal, Bissingen, Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation	Mt A+B	-	-	-	87 %	8 %	1 %	4 %	178
Burdigal, Bissingen, Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation	Mt B	-	-	-	80 %	11 %	2 %	7 %	90
Burdigal, Bissingen, Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation	Mt A	-	-	-	94 %	5 %	-	1 %	88
Burdigal, Bissingen	Ligerimys lophidens	-	-	-	60 %	8 %	31 %	1 %	68
Oligozän, Gaimersheim	Pseudotheridomys pusillus	(39 %)	(43 %)	(18 %)	-	-	-	-	28
Oligozän, Gaimersheim	Eomys zitteli	28 %	50 %	22 %	-	-	-	-	155
Oligozän	Burgmagerbein Eomys aff. zitteli	32 %	43 %	25 %	-	-	-	-	67

Abb. 26. Variabilität in der Ausbildung des Anterolophids bei den p_4 oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20

Beispiele



		Merkmals-Schema (med, mld, ald, prd)											n
Burdigal	Erkertshofen *Ligerimys florancei*	-	-	-	-	25 %	4 %	43 %	15 %	3 %	6 %	4 %	348
Burdigal	Schnaitheim *Ligerimys antiquus*	-	1 %	1 %	-	60 %	9 %	14 %	4 %	2 %	3 %	6 %	209
Burdigal	Wintershof-West *Ligerimys antiquus* (Mt A+B)	-	-	12 %	16 %	46 %	23 %	1 %	-	-	-	2	214
Burdigal	Wintershof-West *Ligerimys lophidens*	-	(50 %)	-	-	-	-	(25 %)	-	-	-	(25 %)	12
Burdigal	Bissingen *Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation* Mt A+B	-	-	16,5 %	33 %	37 %	10 %	0,5 %	-	-	0,25 %	2,5 %	407
Burdigal	Bissingen *Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation* Mt B	-	-	7 %	11 %	65 %	12 %	1 %	-	-	1 %	8 %	231
Burdigal	Bissingen *Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation* Mt A	-	-	28 %	62 %	0,5 %	8,5 %	-	-	-	-	1 %	176
Burdigal	Bissingen *Ligerimys lophidens*	6 %	79 %	-	-	-	-	-	-	-	-	15 %	164
Aquit.	Weißenburg 6 *Pseudotheridomys aff. parvulus*	(88 %)	(12 %)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17
Oligozän	Gaimersh. *Pseudotheridomys pusillus*	70 %	30 %	-	-	-	-	-	-	-	-	-	54
Oligozän	Gaimersh. *Eomys zitteli*	47 %	53 %	-	-	-	-	-	-	-	-	-	153
Oligozän	Treuchtlingen *Eomys aff. zitteli*	(25 %)	(75 %)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16
Oligozän	Burgmagerbein *Eomys aff zitteli*	26 %	74 %	-	-	-	-	-	-	-	-	-	111

Abb. 27. Variabilität in der Ausbildung des Anterolophids bei den $m_{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20

abgesehen ist die Zahl solcher Zähne in der Bissinger Population am größten, und zwar in beiden Teilpopulationen. In Wintershof-West, Schnaitheim und Erkertshofen findet sich dann eine zunehmend größere Anzahl von Zähnen, an denen das Anterolophid vor dem Metaconid mehr oder minder breit unterbrochen ist (Abb. 26 e–f). Schließlich wurden in allen burdigalen Faunen einige Zähne gefunden, an denen das Anterolophid weder mit dem Metaconid noch dem Protoconid in direkter Verbindung steht (Abb. 26g).

Die früher beschriebenen sieben p^4 von *Pseudotheridomys* aus dem Aquitan von Weißenburg 6 (FAHLBUSCH 1968, S. 225) variieren in der Gestaltung des Anterolophids stärker: Hier beobachtet man bereits Zähne, an denen das Anterolophid das Metaconid erreicht. Da zu wenige Zähne vorliegen, wurde von einer prozentualen Verteilung auf die einzelnen Merkmalsklassen der Abb. 26 abgesehen.

2.5.4. Das Anterolophid der ersten und zweiten Molaren (Abb. 27)

An den Molaren aller oligozänen und der meisten burdigalen Eomyiden ist das Anterolophid ein fester Bestandteil der Kronenmorphologie. Bei den oligozänen Arten beschränkt sich die Variabilität auf das Vorhandensein oder Fehlen eines kurzen Verbindungsgrates zum Metalophid: Dieser Grat ist in Burgmagerbein bei ¾ der Zähne vorhanden; bei dem Gaimersheimer *Eomys* jedoch nur bei etwa der Hälfte der Zähne. An einigen der von Gaimersheim vorliegenden Zahnreihen läßt sich beobachten, daß der Verbindungsgrat am m_1 öfter fehlt, während er am m_2 vorhanden ist; bei einzelnen Unterkiefern allerdings ist er am m_1 vorhanden und fehlt bei m_2.

Bei *Pseudotheridomys* von Gaimersheim liegt der Prozentsatz der Zähne mit frei stehendem Anterolophid deutlich höher; dem Weißenburger *Pseudotheridomys* schließlich fehlt ein Verbindungsgrat zwischen Anterolophid und Metalophid an dem überwiegenden Teil der Zähne.

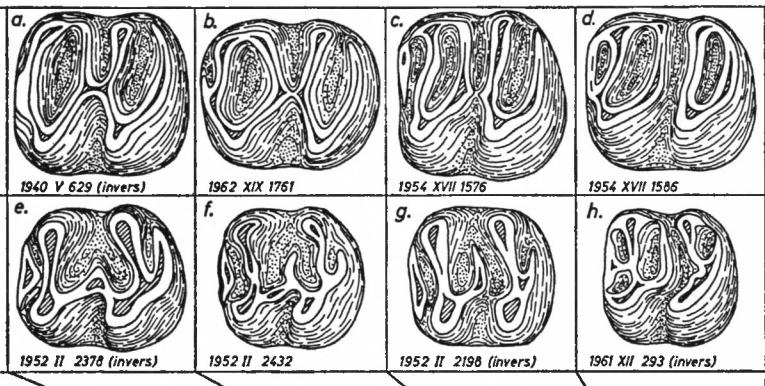
Unter den burdigalen Eomyiden nimmt *Ligerimys lophidens* eine Sonderstellung ein: Bei der Mehrzahl der Belegstücke beobachtet man eine dem oligozänen *Eomys* entsprechende Ausbildung (Abb. 27b), doch sind daneben auch Zähne vorhanden, denen ein Anterolophid fehlt (Abb. 27l).

Alle übrigen burdigalen Populationen variieren in der Ausbildung des Anterolophids erheblich. Diese Variationsbreite wird z.T. durch die Unterschiede zwischen m_1 und m_2 bedingt, die an den Unterkiefern von Wintershof-West verfolgt werden kann: Bei den meisten dieser Zahnreihen ist das Anterolophid des m_2 stärker reduziert als das des m_1. Als Unterscheidungsmerkmal bei isolierten Zähnen sind jedoch diese Differenzen nicht brauchbar, da an einem m_1 eines Individuums das Anterolophid stärker reduziert sein kann als am m_2 eines anderen. Dennoch läßt ein Vergleich der einzelnen Populationen erkennen, daß im Morphotyp A der Bissinger Population der labiale Teil des Anterolophids häufig fehlt, und daß ferner der Prozentsatz der Zähne mit stärker reduziertem Anterolophid in den Populationen von Schnaitheim und Erkertshofen höher liegt, wobei auch zwischen diesen beiden nochmals eine Verschiebung des Maximums zu beobachten ist.

2.5.5. Die Ausbildung des Längsgrates (Abb. 28)

Da der Längsgrat bei manchen Eomyiden-Populationen stark reduziert ist oder fehlt (besonders bei *Pseudotheridomys*), sollte versucht werden, dieses Merkmal genauer zu analysieren. Dabei bezieht sich die Darstellung vor allem auf den Teil des Längsgrates, der die eigentliche Verbindung zwischen dem vorderen und hinteren Kronenteil bildet; im Kap.

burdigale Beispiele oligozäne + aquitane



			Merkmals - Schema (med, end, prd, hyd, Längsgrat)				n
Burdigal	Erkertshofen *Ligerimys florancei*		0,5 %	97 %	2,5 %	-	400
Burdigal	Schnaitheim *Ligerimys antiquus*		40 %	55 %	5 %	-	227
Burdigal	Wintershof-West	*Ligerimys antiquus* Mt A+B	39 %	58 %	3 %	-	236
Burdigal	Wintershof-West	*Ligerimys antiquus* Mt B	41 %	57 %	2 %	-	225
Burdigal	Wintershof-West	*Ligerimys antiquus* Mt A	(9 %)	(64 %)	(27 %)	-	11
Burdigal	Wintershof-West	*Ligerimys lophidens*	(15 %)	(31 %)	(46 %)	(8 %)	13
Burdigal	Bissingen	*Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation* Mt A+B	4 %	82 %	9 %	5 %	442
Burdigal	Bissingen	*Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation* Mt B	4 %	90 %	3 %	3 %	261
Burdigal	Bissingen	*Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation* Mt A	3 %	72 %	18 %	7 %	181
Burdigal	Bissingen	*Ligerimys lophidens*	12 %	37 %	27 %	24 %	186
Aquit.	Weißenburg 6 *Pseudotheridomys aff. parvulus*		-	(6 %)	(17 %)	(77 %)	18
Oligozän	Gaimersheim	*Pseudotheridomys pusillus*	20 %	29 %	38 %	13 %	55
Oligozän	Gaimersheim	*Eomys zittelli*	90 %	10 %	-	-	228
Oligozän	Treuchtlingen *Eomys aff. zittelli*		(67 %)	(22 %)	(7 %)	(4 %)	27
Oligozän	Burgmagerbein *Eomys aff. zittelli*		86 %	12 %	2 %	-	127

Abb. 28. Variabilität in der Ausbildung des Längsgrates bei den $m_{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20

2.1. (S. 26) wurde bereits geschildert, daß bei den miozänen Eomyiden sowohl der vordere wie der hintere Teil des bei den oligozänen Formen ± longitudinal verlaufenden Grates in die Transversalgrate einbezogen ist, so daß hier der ehemalige Längsgrat nur mehr als kurze, longitudinale Brücke existiert. Die folgende Darstellung basiert auf dem Material der $m_{1/2}$.

Bei den oligozänen *Eomys*-Arten besteht an der überwiegenden Zahl der $m_{1/2}$ eine kräftige Verbindung zwischen Protoconid und Hypoconid, obgleich auch hier der vordere Teil (vor der Abzweigung des Mesolophids) meistens etwas stärker ist als der kurze, hintere Teil; nur an sehr wenigen Exemplaren ist der hintere Teil deutlich schmäler (Burgmagerbein) oder fehlt. Ein anderes Bild bietet bereits *Pseudotheridomys* von Gaimersheim, bei welchem der hinter dem Mesolophid liegende Teil des Längsgrates an etwa der Hälfte der Stücke sehr flach ist oder völlig fehlt.

In der kleinen Weißenburger Population fehlen Zähne mit breitem, durchlaufendem Längsgrat, das Maximum in der Verteilung liegt hier in der Merkmalsklasse „Längsgrat fehlend" (Abb. 28h).

An dem burdigalen *Ligerimys lophidens* ist die Variation sehr groß. Die übrigen Populationen besitzen meistens einen kurzen Längsgrat, nur in Bissingen kann er gelegentlich vollständig fehlen; an vielen Zähnen dieses Fundortes ist er deutlich schmäler als die anderen Grate, sowohl im Mt A (72%) wie im Mt B (90%). An den Zähnen des Mt B von Wintershof-West und Schnaitheim ist der Prozentsatz der Stücke mit kräftigem Längsgrat merklich größer (um 40%) als in Bissingen. Die Population von Erkertshofen schließlich besitzt ein ausgeprägtes Maximum von Exemplaren mit hohem, aber sehr dünnem Verbindungsgrat zwischen vorderem und hinterem Lobus.

Für die p_4 und m_3 ergaben sich Beobachtungen, die denen an den $m_{1/2}$ weitgehend entsprechen. Lediglich an den Prämolaren von *Pseudotheridomys* aus Gaimersheim und Weißenburg 6 ist der Längsgrat stärker reduziert als an den Molaren.

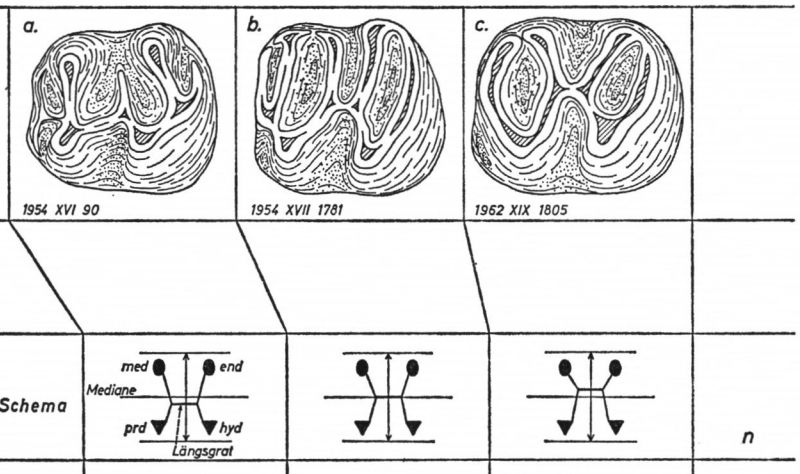
2.5.6. Die Lage des Längsgrates (Abb. 29)

Neben der Ausbildung des Längsgrates läßt seine Lage in Beziehung zu den Seitenrändern der Krone eine Umbildung erkennen. Im Oligozän liegt der Längsgrat – von wenigen Ausnahmen abgesehen – labialwärts einer Mittellinie, welche die größte Kronenbreite halbiert. Die wenigen Belegstücke aus dem Aquitan von Weißenburg 6 zeigen eine Verteilung, bei der bereits 45% der Zähne einen auf der Medianen liegenden Längsgrat besitzen.

Bei *Ligerimys lophidens* ist der Längsgrat an ¾ der Zähne deutlich lingualwärts verschoben. An den übrigen Populationen des Burdigals ist eine an Weißenburg 6 anschließende Häufigkeitsverteilung zu beobachten, die eine allmähliche Verschiebung der Maximalwerte erfährt: Innerhalb der einzelnen Lokalitäten liegt der Längsgrat im Mt B durchschnittlich mehr lingual als im Mt A. Beim Vergleich der Fundorte untereinander (nach Morphotypen getrennt, wie auch für die Gesamtpopulationen) ergibt sich aus den ermittelten Häufigkeitsverteilungen eine zunehmende Verlagerung des Längsgrates zur lingualen Kronenseite hin.

Das zur Verfügung stehende Kiefermaterial von Gaimersheim und Wintershof-West zeigte, daß zwischen m_1 und m_2 bezüglich des Längsgrates keine wesentlichen Unterschiede bestehen. Die Frage, ob beispielsweise der m_2 bei der Verlagerung des Längsgrates zur lingualen Kronenseite dem m_1 „vorauseilt", erfordert ein größeres Material bezahnter Kiefer von weiteren Lokalitäten.

Auf eine gesonderte Analyse der Lage des Längsgrates am p_4 und m_3 wurde verzichtet, da an diesen Zähnen eine den $m_{1/2}$ entsprechende Umwandlung erfolgt.



						n
Burdigal	Erkertshofen *Ligerimys florancei*		6 %	12 %	82 %	409
	Schnaitheim *Ligerimys antiquus*		10 %	25 %	65 %	215
	Wintershof-West *Ligerimys antiquus*	Mt A+B	22 %	29 %	49 %	226
		Mt B	22 %	30 %	48 %	216
		Mt A	(60 %)	(20 %)	(20 %)	10
	Ligerimys lophidens		(27 %)	(6 %)	(67 %)	15
	Bissingen *Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation*	Mt A+B	38 %	28 %	34 %	427
		Mt B	25 %	30 %	45 %	248
		Mt A	57 %	23 %	20 %	179
	Ligerimys lophidens		9 %	17 %	74 %	175
Aquitan	Weißenburg 6 *Pseudotheridomys aff. parvulus*		(55 %)	(45 %)	-	18
Oligozän	Gaimersh.	*Pseudotheridomys pusillus*	100 %	-	-	57
		Eomys zitteli	86 %	12 %	2 %	214
	Treuchtlingen *Eomys aff. zitteli*		(92 %)	(8 %)	-	24
	Burgmagerbein *Eomys aff. zitteli*		80 %	18 %	2 %	121

Abb. 29. Variabilität in der Lage des Längsgrates bei den $m_{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen. Zahnbeispiele x 20

2.5.7. Die Innensynklinalen (Tab. 5 und 6)

An den oligozänen Eomyidenzähnen sind – je nach der Länge des Mesolophids – die Innensynklinalen II und III miteinander verbunden oder bleiben selbständig. Stets sind sie an der Lingualseite der Krone offen. Auch die Synklinalen I und IV sind lingualwärts offen oder flach abgeriegelt und in ihrer Tiefe von der Länge des Anterolophids bzw. Posterolophids abhängig. Merkliche Umbildungen sind unter den oligozänen Populationen nicht erkennbar.

		geschlossen	flach abgeriegelt	offen	n
Erkertshofen					
Ligerimys florancei		—	0,2%	99,8%	413
Schnaitheim					
Ligerimys antiquus		—	—	100%	231
Wintershof-West					
	Mt A+B	1%	9%	90%	246
Ligerimys antiquus	Mt B	—	6%	94%	235
	Mt A	(18%)	(82%)	—	11
Bissingen					
Pseudotheridomys-	Mt A+B	16%	24%	60%	416
Ligerimys-	Mt B	—	4%	96%	243
Übergangspopulation	Mt A	40%	53%	7%	173
Ligerimys lophidens		—	18%	82%	180

Tabelle 5: Variabilität in der Ausbildung der Innensynklinale III bei den $m_{1/2}$ burdigaler Eomyiden-Populationen

		geschlossen	flach abgeriegelt	offen	n
Erkertshofen					
Ligerimys florancei		50%	33%	17%	412
Schnaitheim					
Ligerimys antiquus		43%	44%	13%	225
Wintershof-West					
Ligerimys antiquus	Mt A+B	65%	31%	4%	208
Bissingen					
Pseudotheridomys-	Mt A+B	80%	17%	3%	416
Ligerimys-	Mt B	75%	20%	5%	243
Übergangspopulation	Mt A	87%	13%	—	173
Ligerimys lophidens		47%	38%	15%	175

Tabelle 6: Variabilität in der Ausbildung der Innensynklinale IV bei den $m_{1/2}$ burdigaler Eomyiden-Populationen

Bei den burdigalen Formen dagegen sind einige Abwandlungen festzustellen, die eine genauere Untersuchung lohnen. Die Gestaltung der Innensynklinale I ist auch hier durch die Art des Anterolophids bedingt und wurde früher (Kap. 2.5.4., Abb. 27) bereits behandelt; die Innensynklinale II ist von der Länge des Mesolophids abhängig und davon, ob dieses mit dem Metaconid in Verbindung steht oder nicht; dieses Merkmal wurde in Kap.

2.5.2. (Abb. 25) besprochen. Es bleibt hier noch auf die Innensynklinalen III und IV einzugehen.

In Tab. 5 ist am Beispiel der $m_{1/2}$ die Variabilität in der Ausbildung der Innensynklinale III zusammengestellt. Daraus ist ersichtlich, daß zwischen den beiden Morphotypen A und B (Bissingen und Wintershof-West) beachtliche Unterschiede bestehen. Vergleicht man nur die Zähne des Morphotyps B mit den Populationen von Schnaitheim und Erkertshofen, so ist die Umbildung gering: Bei 90% und mehr ist die Innensynklinale III an der lingualen Kronenseite offen. Im Morphotyp A dagegen ist sie weit überwiegend durch einen flachen oder hohen Grat an der Lingualseite geschlossen. Die beiden Morphotypen nach diesem Merkmal allerdings sicher zu unterscheiden, ist nicht möglich. Die Variabilität der Innensynklinale III von *Ligerimys lophidens* kommt derjenigen des *Ligerimys antiquus* und *L. florancei* nahe.

Auch die Gestaltung der Innensynklinale IV (Tab. 6) zeigt bei *Ligerimys lophidens* von Bissingen etwa die gleiche Häufigkeitsverteilung wie die Formen von Schnaitheim und Erkertshofen. Der markante Unterschied zwischen den Morphotypen A und B der Bissinger und Wintershofer Zähne fehlt hier. Dennoch zeigen die Populationen von Bissingen, Wintershof-West, Schnaitheim und Erkertshofen, daß die Anzahl der Zähne mit nur leicht oder nicht mehr abgeriegelter Innensynklinale IV in der angegebenen Reihenfolge der Fundorte zunimmt.

2.5.8. Die dritten Molaren

In der Ausbildung einzelner morphologischer Merkmale beobachtet man an den letzten Unterkiefermolaren eine größere Variabilität als an den vorderen Backenzähnen; allerdings variieren sie nicht so stark wie die m^3. Eine detaillierte Darstellung wie für die p_4 und $m_{1/2}$ liefert keine so klaren Ergebnisse wie dort, da sich die Einzelzähne auf wesentlich mehr Merkmalsklassen verteilen würden. – Gegenüber den $m_{1/2}$ sind die m_3 im hinteren Kronenteil meistens stark verschmälert, ein deutlich ausgebildetes Entoconid ist nur bei *Pseudotheridomys pusillus* vorhanden. Bei den oligozänen Arten ist das Hypolophid normalerweise mit dem Posterolophid in einem einzigen Grat vereinigt. Bei manchen burdigalen Arten ist die Innensynklinale III oft sehr kurz oder fehlt ganz, wenn das Mesolophid und Hypolophid – bei völliger Reduktion des Längsgrates – miteinander verschmelzen und gemeinsam bis zum lingualen Kronenrand reichen.

Einen Überblick über die Variabilität der m_3 geben die auf Taf. 9–10 abgebildeten Zähne.

2.6. Metrische Analyse der Unterkiefer-Zähne

2.6.1. Die Maße der Prämolaren (Abb. 30)

Für die Burgmagerbeiner Zähne ist die Variabilität aller Maße sehr groß und liegt höher als für jede andere Population. In der Verteilung der Längenwerte ist eine Zweigipfeligkeit erkennbar. – In Treuchtlingen ist die Variationsbreite trotz wesentlich geringerer Stückzahl nahezu so groß wie in Burgmagerbein.

Die Gaimersheimer *Eomys*-Zähne zeigen in ihren Maßen eine gleichmäßige Verteilung; ihr entsprechen auch die wenigen Zähne aus den Phosphoriten des Quercy. Die Maxima liegen bei niedrigeren Werten als in Burgmagerbein. Bei *Pseudotheridomys* ist die Länge der

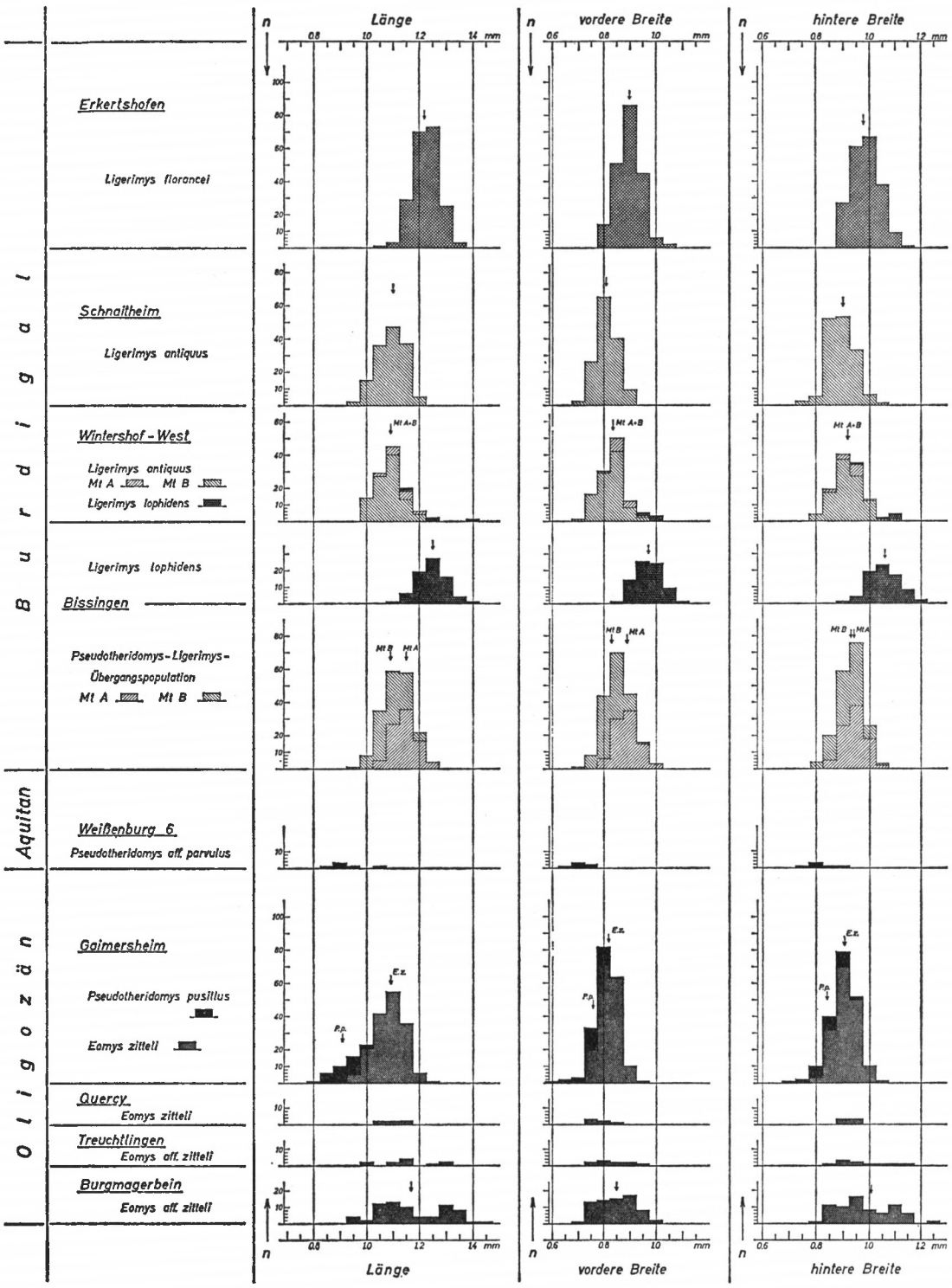


Abb. 30. Häufigkeitsverteilungen für die Maße der p_4 oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen.

Zähne geringer als bei *Eomys*, wodurch die Gesamtkurve auf der linken Seite sanft abfällt; eine Zweigipfeligkeit in ihrer Verteilung ist indessen nicht erkennbar. Bei den Breiten liegen die Durchschnittswerte für *Pseudotheridomys* niedriger als für *Eomys*, die Differenz ist aber für beide Breiten wesentlich kleiner als bei der Längenverteilung. – Die Maße des Weißenburger *Pseudotheridomys* zeigen gegenüber demjenigen von Gaimersheim keine grundlegenden Unterschiede.

Im Burdigal ist *Ligerimys lophidens* in allen Einzelmaßen größer als die übrigen Eomyiden-Populationen von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim. Aber auch diese zeigen gegenüber dem aquitanen *Pseudotheridomys* eine deutliche Zunahme aller Meßwerte. In der Bissinger *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation, die als Ganzes eine homogene Verteilung erkennen läßt, ist die Länge und vordere Breite im Morphotyp B durchschnittlich etwas geringer als im Morphotyp A; die hintere Breite dagegen ist für beide Teilpopulationen etwa gleich. In Wintershof-West scheinen entsprechende Verteilungen vorzuliegen, aber für eine genaue Überprüfung ist die Anzahl der Mt A-Exemplare nicht ausreichend.

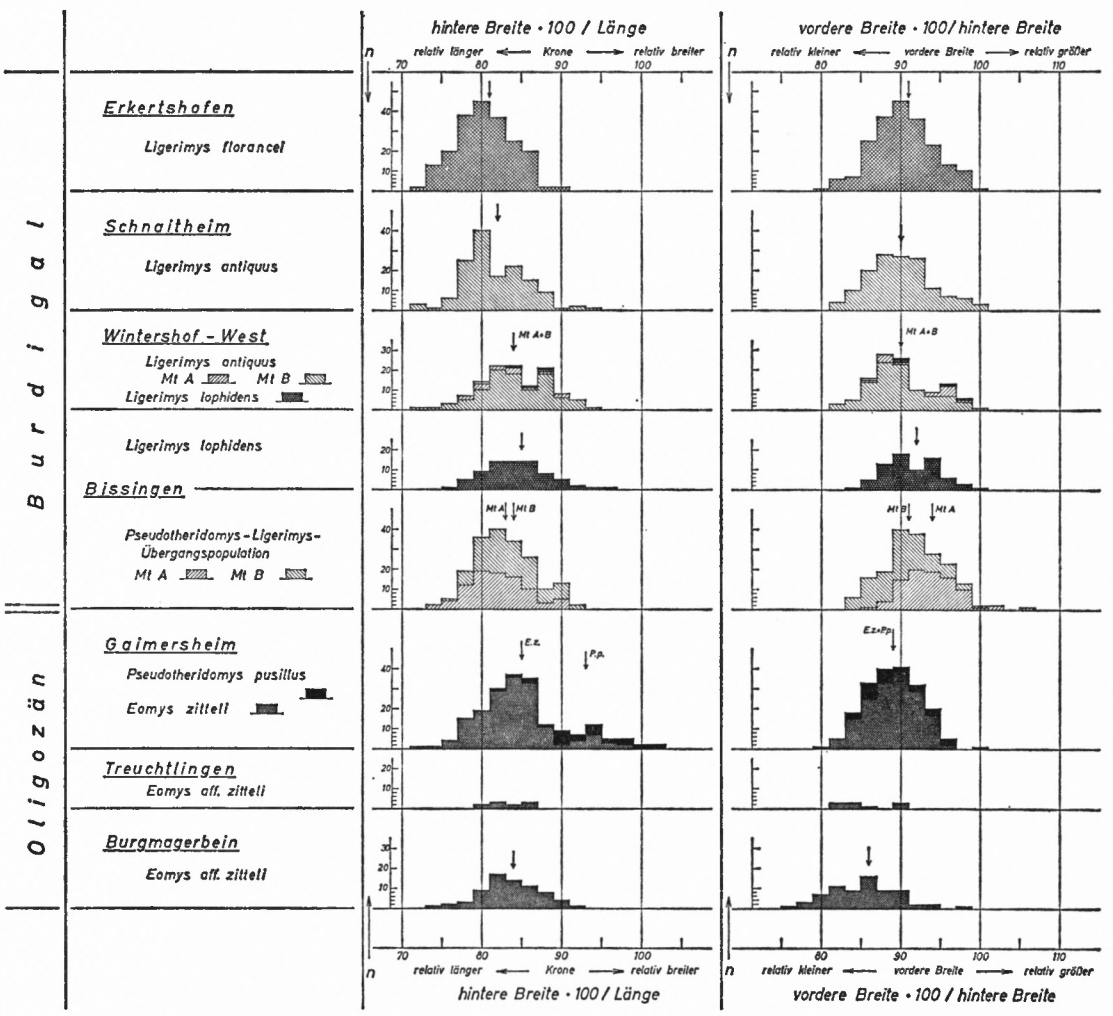


Abb. 31. Häufigkeitsverteilungen für die Längen- und Breiten-Indizes der p_4 oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen.

In Erkertshofen ist eine merkliche Größenzunahme aller Maße – am stärksten für die Länge – gegenüber denen von Schnaitheim zu beobachten.

2.6.2. Die Indizes der Prämolaren (Abb. 31)

Eine auffallende Inhomogenität zeigt diese Kurve für die Längen-Indizes in Gaimersheim: Die *Pseudotheridomys*-Zähne sind deutlich breiter als diejenigen von *Eomys*. Aber auch unter letzteren befinden sich einige, die durch eine relativ breite Krone von der übrigen *Eomys*-Population abweichen. Ob einige dieser Stücke eher zu *Pseudotheridomys* zu stellen sind, muß offenbleiben; nach rein morphologischen Merkmalen stimmen sie mit *Eomys zitteli* überein. Auf die hiermit auftretenden Schwierigkeiten bei der Bestimmung einzelner Zähne von Gaimersheim werden wir später (Kap. 3.2.1.) nochmals eingehen.

Die Differenz zwischen den Mittelwerten der Breiten-Indizes für die Morphotypen A und B in der Bissinger Population wird durch die – bei etwa gleichen Werten für B_h – durchschnittlich etwas geringere vordere Breite im Mt B bewirkt.

Ein Vergleich der vier burdigalen Populationen läßt – von *Ligerimys lophidens* abgesehen – eine allmähliche Verlängerung der Kronen erkennen. Das Breitenverhältnis bleibt dagegen etwa gleich, wenn man vom Mt A der Bissinger Population absieht.

2.6.3. Die Maße der ersten und zweiten Molaren (Abb. 32)

Die in Abb. 32 zusammengestellten Häufigkeitsverteilungen der Maße zeigen – von den Kurven für die Burgmagerbeiner Zähne abgesehen – einen völlig homogenen Verlauf, obgleich jeweils erste und zweite Molaren zusammengefaßt werden mußten. Wie wir früher (Kap. 2.2.) sahen, sind aus Zahnreihen für m_1 und m_2 getrennt erstellte Kurven (Abb. 6 und 7a) sowohl bei oligozänen wie bei miozänen Arten ein wenig gegeneinander verschoben, addieren sich aber zu einer homogenen Verteilung.

Wie bei allen anderen Zähnen sind auch hier die Burgmagerbeiner Stücke durch eine große Streuung ausgezeichnet, die zudem in den beiden Breiten eine schwache Tendenz zur Zweigipfeligkeit erscheinen läßt. Unter den Belegstücken von Treuchtlingen fehlen größere Zähne, sodaß ihre Maßverteilungen eher denen des Gaimersheimer *Eomys* entsprechen. – Die Maße der *Pseudotheridomys*-Zähne von Gaimersheim gestalten die Gesamtkurven dieses Fundortes im Bereich niedriger Meßwerte inhomogen, führen aber zu keiner doppelten Gipfelbildung; die Mittelwerte beider Arten unterscheiden sich erheblich, am stärksten für die Länge. – Die *Pseudotheridomys*-Zähne von Weißenburg 6 sind durchschnittlich etwas kleiner als die von Gaimersheim.

Innerhalb der unterburdigalen Populationen bleibt – von dem großen *Ligerimys lophidens* abgesehen – die Größe von Längen und Breiten etwa gleich. Auch zwischen den Morphotypen A und B der Bissinger Fauna besteht nur ein geringfügiger Längenunterschied. Erst für *Ligerimys* von Erkertshofen ist eine merkliche Größenzunahme zu beobachten.

2.6.4. Die Indizes der ersten und zweiten Molaren (Abb. 33)

Der Längen-Index läßt, vom Oligozän ausgehend *(Pseudotheridomys pusillus)*, im Burdigal eine geringfügige Abnahme erkennen, die Zähne werden im Umriß länger. Eine Abweichung zeigt lediglich der Mittelwert für die Weißenburger Zähne, die aber wegen des geringen Materials (20 Zähne) nicht überbewertet werden darf. Die Indizes der Bissinger *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation zeigen, daß die dem Mt B angehörenden

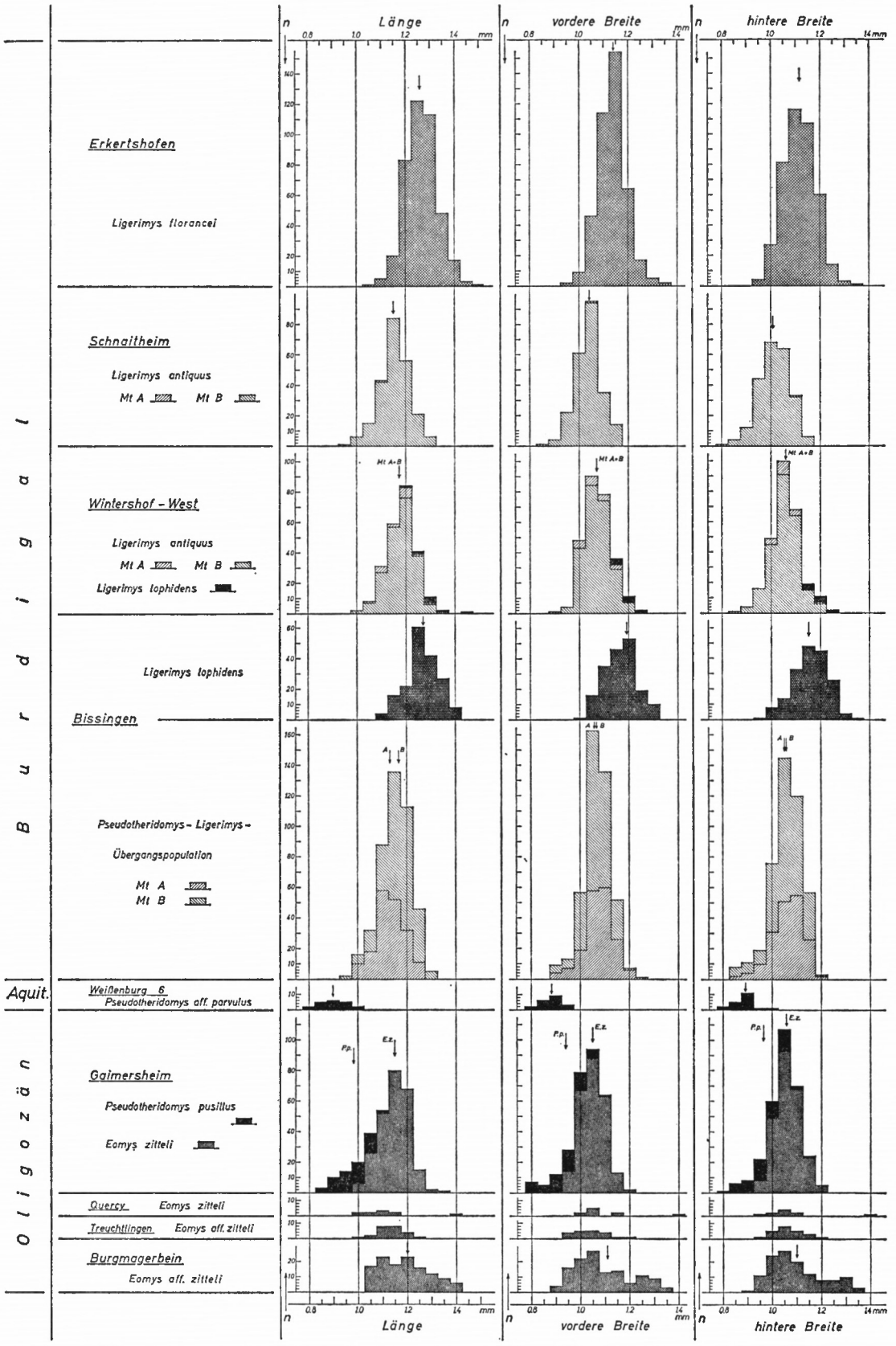


Abb. 32. Häufigkeitsverteilungen für die Maße der $m_{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen.

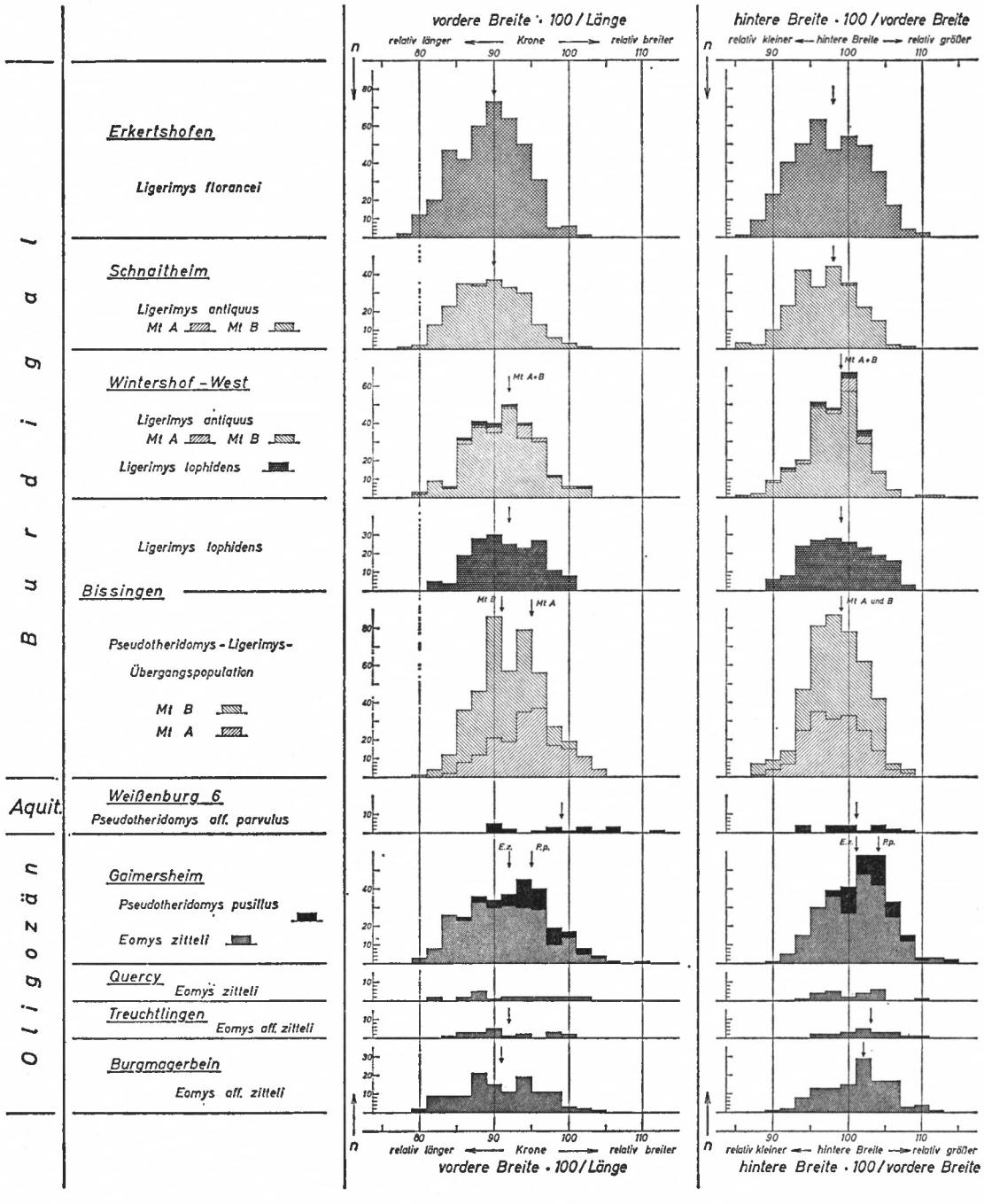


Abb. 33. Häufigkeitsverteilungen für die Längen- und Breiten-Indizes der $m_{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen.

Zähne einen etwas längeren Kronenumriß besitzen als die des Mt A. – Das breit ausgezogene Maximum in der Verteilung der Zähne von *Eomys* im Oligozän und *Ligerimys lophidens* von Bissingen entspricht einer stärkeren Differenzierung in der Länge von ersten und zweiten Molaren.

Ebenfalls eine Differenzierung erster und zweiter Molaren läßt sich aus dem Breiten-Index ablesen insofern, als der Gaimersheimer *Eomys* und im Burdigal die Formen von Schnaitheim und insbesondere Erkertshofen stärkere Unterschiede zwischen m_1 und m_2 hervortreten lassen. Die Differenzierung geht jedoch nicht weit genug, um mit Hilfe des Breiten-Index erste und zweite Molaren sicher unterscheiden zu können.

2.6.5. Die dritten Molaren (Abb. 34)

Die große Variationsbreite bei den Maßen der m_3 aus Burgmagerbein entspricht den Beobachtungen, die auch an den anderen Zähnen dieser Fundstelle gemacht wurden. Die Mittelwerte liegen erheblich höher als diejenigen für *Eomys* von Gaimersheim.

Pseudotheridomys und *Eomys* von Gaimersheim unterscheiden sich in der Länge stärker als in der Breite, was ebenfalls in dem relativ größeren Längen-Index der *Pseudotheridomys*-Zähne zum Ausdruck kommt.

Ligerimys lophidens ist – entsprechend den vorderen Backenzähnen – auch in seinem m_3 deutlich größer als die anderen unterburdigalen Eomyiden; ferner liegen hier die Werte

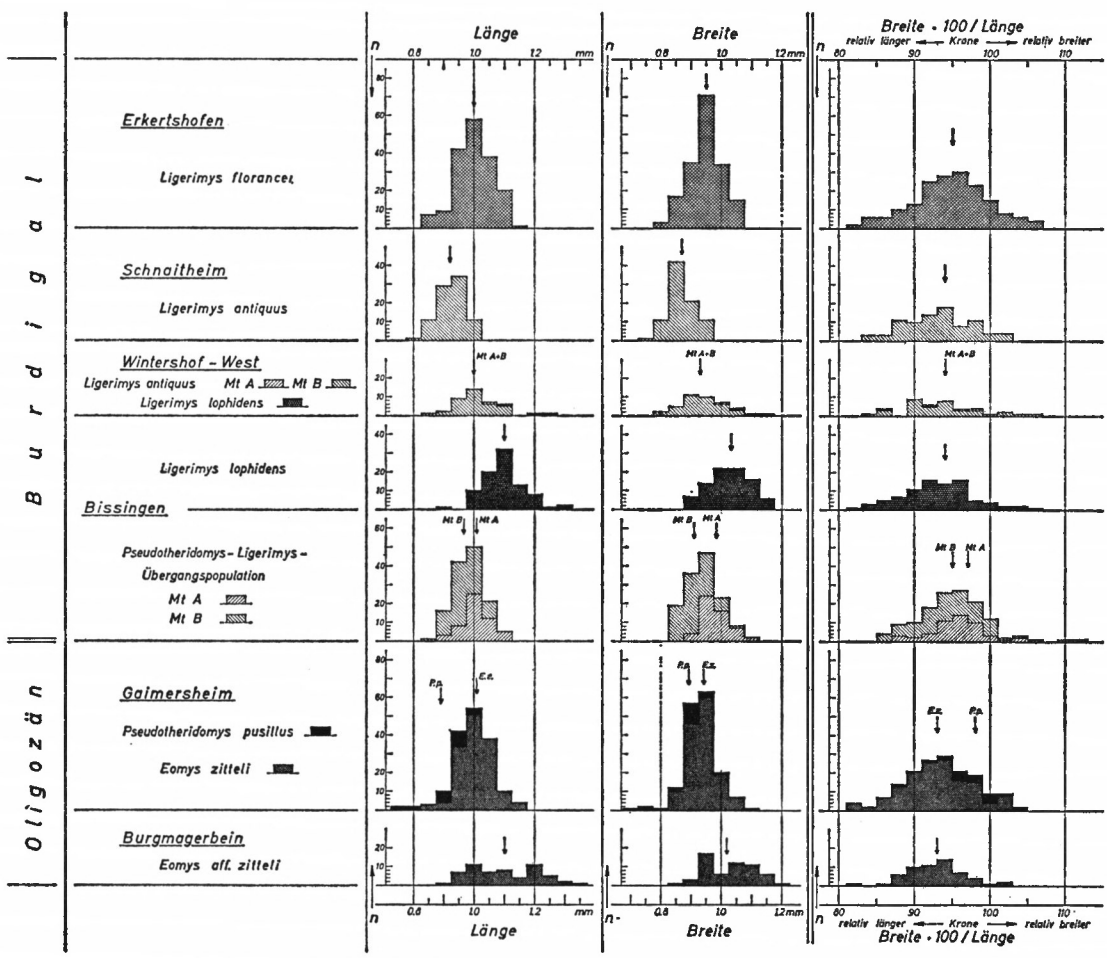


Abb. 34. Häufigkeitsverteilungen für die Maße und Längen-Indizes der m_3 oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen.

höher als die der Erkertshofener m_3. – In der *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation von Bissingen sind die Zähne des Mt B in beiden Maßen etwas kleiner als die des Mt A. Zu der Kollektion von Wintershof-West bestehen keine wesentlichen Unterschiede, während die Werte der Schnaitheimer Zähne merklich niedriger sind. Für die m_3 von Erkertshofen ist wiederum eine Größenzunahme festzustellen. In den Längen-Indizes vollziehen sich in den untersuchten Populationen keine spürbaren Veränderungen; auf die relativ breiten *Pseudotheridomys*-Zähne von Gaimersheim wurde vorher schon hingewiesen.

Die Größen- und Index-Unterschiede zwischen den m_3 der einzelnen Fundorte sind also wesentlich geringer als bei anderen Zähnen, worauf im nächsten Kapitel bei der Besprechung der Längenproportionen gesondert eingegangen werden soll.

2.7. Die Längen-Proportionen der Zähne

Bei verschiedenen Nagetiergruppen und auch vielen anderen Säugetieren kann innerhalb mancher Entwicklungsreihen eine Veränderung der Proportionen zwischen den Zähnen eines Kiefers beobachtet werden. Für die Eomyiden sind solche Unterschiede zwischen einzelnen Arten oder Gattungen bisher nicht beschrieben worden. Höchstens finden sich Angaben wie „m_3 stark reduziert" oder ähnliches. Die auf den Taf. 1–2 zusammengestellten Formen oligozäner und miozäner Eomyiden lassen ebenfalls bei einem flüchtigen Vergleich keine wesentlichen Veränderungen in den Längenverhältnissen der Zähne zueinander erkennen. Erst bei einer quantitativen Erfassung zeigt sich, daß diese Längenverhältnisse nicht konstant bleiben.

Bei der Besprechung der von Gaimersheim und Wintershof-West vorliegenden Zahnreihen (Kap. 2.2.) waren bereits gewisse Unterschiede zwischen *Eomys* und *Pseudotheridomys* (Abb. 4b) hervorgehoben worden. Leider fehlt es für einen Vergleich mehrerer Populationen an dem notwendigen Material vollständiger Kiefer. Immerhin vermögen die in den Abb. 4 und 5 verwendeten Zahnreihen einen Überblick über die Variabilität zu geben.

Bei dem Versuch, die großen Materialien anderer Fundstellen zum Vergleich heranzuziehen, setzt der Umstand, daß es sich hier um isolierte Zähne handelt, gewisse Grenzen. Es können daher nur die aus den einzelnen Teilpopulationen errechneten Mittelwerte verwendet werden, wobei außerdem erste und zweite Molaren, die innerhalb eines Individuums auch differieren (vgl. Abb. 6 und 7), zusammengefaßt werden müssen. Die große Zahl von Einzelzähnen, aus denen die Mittelwerte der Längen errechnet wurden, darf aber als repräsentativ für eine Population gelten und mit gewissem Vorbehalt zur Berechnung der Längenverhältnisse verwendet werden.

In der Tab. 7 sind die Längen der p_4^4 und der m_3^3 jeweils zu denen der $m_{1/2}^{1/2}$ in Beziehung gesetzt. Die Werte zeigen, daß in Gaimersheim sowohl die Prämolaren wie die letzten Molaren im Verhältnis zu den mittleren Molaren kleiner sind als in Burgmagerbein. Relativ noch kürzer ist der p_4 von *Pseudotheridomys pusillus*, während der m_3 länger ist als bei *Eomys zitteli*. In dem Verhältnis von m^3 zu $m^{1/2}$ der Gaimersheimer Zähne ist der Mittelwert für sämtliche m^3 verwendet worden, da die *Eomys*- und *Pseudotheridomys*-Zähne nicht sicher unterschieden werden können. – Für *Ligerimys lophidens* fehlen entsprechende Vergleichspopulationen, doch sei auf den relativ großen p^4 hingewiesen.

Im Mt A der Bissinger Population ist der p_4 mit einem Wert von über 1,0 größer als in jeder anderen Form und länger als der $m_{1/2}$; auch der m_3 ist relativ lang. Beim Mt B da-

		p_4: $m_{1/2}$	m_3: $m_{1/2}$	p^4: $m^{1/2}$	m^3: $m^{1/2}$
Erkertshofen					
Ligerimys florancei		0,97	0,79	1,05	0,73
Schnaitheim					
Ligerimys antiquus		0,96	0,80	1,03	0,76
Wintershof-West					
Ligerimys antiquus	Mt A+B	0,93	0,85	0,99	—
Bissingen					
Pseudotheridomys-	Mt A+B	0,97	0,85	1,01	0,79
Ligerimys-	Mt B	0,93	0,83	1,01	0,78
Übergangspopulation	Mt A	1,02	0,89	1,02	0,80
Ligerimys lophidens		0,98	0,87	1,04	0,81
Gaimersheim					
Pseudotheridomys pusillus		0,93	0,91	—	—
Gaimersheim					
Eomys zitteli		0,95	0,88	0,97	(0,75)
Burgmagerbein					
Eomys aff. *zitteli*		0,97	0,92	1,01	0,81

Tabelle 7: Zahnlängen-Proportionen für oligozäne und miozäne Eomyiden-Populationen, errechnet aus den Mittelwerten für die jeweiligen Zahnkollektionen

gegen sind p_4 und m_3 deutlich kürzer als die mittleren Molaren; ebenso in Wintershof-West (der Mt A-Anteil in dieser Population ist mit 11% nur gering). In den Faunen von Schnaitheim und Erkertshofen kann eine zunehmende Verlängerung des p_4 und eine Verkürzung des m_3 (diese vor allem zwischen Wintershof-West und Schnaitheim) festgestellt werden.

Für die p^4 ist bei den burdigalen Populationen von Bissingen und Wintershof-West eine geringfügige Längenabnahme gegenüber den $m^{1/2}$ zu beobachten, in Schnaitheim und Erkertshofen aber wieder eine Vergrößerung. – Die dritten Maxillarmolaren lassen in den burdigalen Populationen eine stetige relative Abnahme in der Länge erkennen.

3. Diskussion und Ergebnisse

3.1. Die Variabilität

Bei der Bearbeitung von Resten fossiler Säuger, vornehmlich ihrer Gebisse, wurde die relative Konstanz in der Ausbildung morphologischer Merkmale und in der Größe frühzeitig erkannt. Hauptsächlich auf dieser Erfahrung beruht das heute gültige System der fossilen Mammalia. Unterschiede in Größe, Proportionen und morphologischen Details der Zähne wurden häufig zur Charakterisierung taxonomischer Einheiten verwendet. Nicht selten gründet sich beispielsweise die Aufstellung neuer Arten ausschließlich auf eine von bekannten Formen abweichende Größe (z.B. FAHLBUSCH 1966, S. 121). Die Berechtigung zu einem derartigen Vorgehen mag in manchen oder auch vielen Fällen umstritten sein – es wird jedoch heute von keinem Säugetierpaläontologen bezweifelt, daß der absoluten Größe und morphologischen Details von Knochen und vor allem von Zähnen, welche oft keinen oder nur geringen ontogenetischen Veränderungen unterliegen, eine wesentliche Bedeutung zukommt. Die Schwierigkeit liegt vielmehr in dem Problem, die Variationsbreite eines gegebenen Taxons zu erfassen; und nur sie kann Aufschluß geben über den taxonomischen Wert von Merkmalen oder Merkmalskombinationen. Hierzu ist ein ausreichendes Material notwendig, das eine natürliche Population zu repräsentieren vermag. Aber gerade dieses steht dem Säugetierpaläontologen relativ selten zur Verfügung, so daß es oft dem auf Erfahrung beruhenden Gefühl überlassen bleiben mußte, zu entscheiden, wo beispielsweise die Variationsbreite einer Art überschritten ist und eine nächste beginnt.

Für eine möglichst weitgehende Klärung dieser Fragen, aus deren Beantwortung sich zwangsläufig Konsequenzen für die Phylogenie, Taxonomie und Systematik ergeben, bietet das Studium des ungewöhnlich reichen Materials an fossilen Nagetierzähnen einen geeigneten Ausgangspunkt.

3.1.1. Die metrische Variabilität

Betrachten wir zunächst – als exakt faßbare Merkmale – die Maße der Zähne (Abb. 21–23, 30–34), so finden wir beispielsweise für die Meßwerte der Prämolaren von Erkertshofen oder Schnaitheim gleichmäßige Verteilungskurven, ebenso für die Maße der $m_{1/2}$ und die Breite der $m^{1/2}$ dieser beiden Lokalitäten.

Ein anderes Bild bieten die Verteilungen für die Zähne von Gaimersheim: Für sämtliche Maße sind die Kurven im Bereich niedriger Werte schwächer geneigt und weiter ausgreifend als bei hohen Werten. Hierdurch entsteht auch ohne Berücksichtigung der Morphologie die Vermutung, daß es sich um eine Vermischung zweier Formen handelt (in unseren Beispielen durch unterschiedliche Signatur gekennzeichnet). Ähnliche Kurvenbilder würden bei einer gemeinsamen Darstellung der Bissinger Zähne entstehen, jedoch mit der geringeren Neigung der Kurven im Bereich hoher Werte.

Eine relativ große Variabilität mit breitem Maximum beobachtet man bei der Länge der $m^{1/2}$ von *Eomys* aus Gaimersheim oder mit doppelter Gipfelbildung in den Kurven für

Ligerimys florancei von Erkertshofen und *Ligerimys lophidens* von Bissingen. Das breite bzw. doppelte Maximum ist hier auf die gemeinsame Darstellung erster und zweiter Molaren zurückzuführen, die – isoliert gefunden – nicht sicher unterschieden werden können.

Ein weiterer Typ des Kurvenverlaufs ist an den Burgmagerbeiner Zähnen zu beobachten. Während die Kurven für Länge und vordere Breite der p_4 eine undeutlich ausgeprägte doppelte Gipfelbildung aufweisen, ist bei der Länge und Breite der p^4 eine stark gestreckte, aber etwa gleichmäßige Verteilung erkennbar. Die Kurven für die $m^{1/2}$ zeigen im Bereich hoher Werte eine geringere Neigung als bei den kleinen Werten. Welche Bedeutung diesen Erscheinungen zukommt, soll im Kap. 3.2.1. (S. 81) diskutiert werden.

Bei einer derartigen Betrachtung der Kurven, die bereits wichtige Hinweise auf die Zusammensetzung des Materials erlauben, wirken sich bei Vergleichen die absoluten Maße (die Variationsbreite von absolut größeren Tieren ist größer als die von kleinen!) und der Umfang des Materials störend aus. Beide Faktoren können durch die Berechnung der Variabilitätskoeffizienten unter Berücksichtigung der Standardfehler ausgeschalten werden. Sie sollen im nächsten Kapitel gesondert betrachtet werden.

3.1.2. Der Variabilitätskoeffzient

Soweit von vergleichbaren Zähnen einer Fauna mehr als 20 Stücke vorlagen, wurden für diese die Variabilitätskoeffizienten berechnet (Kap. 1.2.4.), welche – nach Zähnen geordnet – in den Tab. 8–13 zusammengestellt sind.

Die jeweils niedrigsten Werte ergeben sich für die unteren und oberen Prämolaren, stets etwas größere für die dritten Molaren; die höchsten finden wir normalerweise für die Länge

		L	B	B · 100/L
Erkertshofen				
Ligerimys florancei		4,56±0,23	4,59±0,23	4,04±0,20
Schnaitheim				
Ligerimys antiquus		5,24±0,35	5,14±0,34	3,97±0,26
Wintershof-West				
Ligerimys antiquus	Mt A+B	5,33±0,51	6,20±0,59	4,22±0,40
Bissingen				
Pseudotheridomys-	Mt A+B	4,04±0,20	5,80±0,28	4,35±0,21
Ligerimys-	Mt B	4,05±0,27	4,29±0,28	3,17±0,21
Übergangspopulation	Mt A	4,40±0,31	4,04±0,39	3,56±0,25
Ligerimys lophidens		5,53±0,43	5,90±0,46	2,95±0,23
Gaimersheim				
Eomys zitteli		6,46±0,46	5,69±0,43	4,26±0,31
Eomyidae gesamt		8,47±0,56	8,05±0,55	4,22±0,29
Burgmagerbein				
Eomys aff. *zitteli*		9,35±0,83	10,76±0,95	3,79±0,34

Tabelle 8: Die Variabilitätskoeffizienten (V) für die Maße und Indizes der p^4 oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen

		L	B	B · 100/L
Erkertshofen				
Ligerimys florancei		7,28±0,26	4,66±0,17	5,80±0,20
Schnaitheim				
Ligerimys antiquus		7,36±0,33	4,32±0,22	5,96±0,27
Wintershof-West				
Ligerimys antiquus	Mt A+B	5,47±0,30	4,23±0,23	5,22±0,29
Bissingen				
Pseudotheridomys-	Mt A+B	6,25±0,22	4,42±0,13	5,10±0,18
Ligerimys-	Mt B	6,28±0,30	4,57±0,22	4,93±0,24
Übergangspopulation	Mt A	6,16±0,33	4,12±0,22	5,01±0,27
Ligerimys lophidens		8,15±0,46	4,78±0,27	7,46±0,42
Weißenburg 6				
Pseudotheridomys aff. *parvulus*		8,30±1,42	5,90±1,01	4,57±0,79
Gaimersheim				
Pseudotheridomys pusillus		7,16±0,81	5,44±0,62	3,84±0,44
Eomys zitteli		6,93±0,32	4,93±0,23	4,78±0,22
Eomyidae gesamt		10,20±0,44	7,65±0,33	4,59±0,20
Treuchtlingen 1				
Eomys aff. *zitteli*		9,30±1,10	8,60±1,01	6,40±0,77
Burgmagerbein				
Eomys aff. *zitteli*		9,82±0,58	9,44±0,56	4,74±0,28

Tabelle 9: Die Variabilitätskoeffizienten (V) für die Maße und Indizes der $m^{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen

		L	B	B · 100/L
Erkertshofen				
Ligerimys florancei		6,16±0,33	5,98±0,32	4,73±0,25
Schnaitheim				
Ligerimys antiquus		6,25±0,53	5,82±0,50	4,72±0,41
Bissingen				
Pseudotheridomys-	Mt A+B	5,70±0,34	6,14±0,37	5,08±0,32
Ligerimys-	Mt B	5,97±0,47	5,25±0,41	5,52±0,43
Übergangspopulation	Mt A	5,11±0,48	5,32±0,49	4,93±0,46
Ligerimys lophidens		7,90±0,72	5,97±0,55	5,81±0,53
Gaimersheim				
Eomyidae gesamt		5,24±0,36	5,03±0,35	4,32±0,30
Burgmagerbein				
Eomys aff. *zitteli*		13,40±1,73	9,83±1,27	7,18±0,93

Tabelle 10: Die Variabilitätskoeffizienten (V) für die Maße und Indizes der m^3 oligozäner und burdigaler Eomyiden-Populationen

		L	B_v	B_h	$B_h \cdot 100/L$	$B_v \cdot 100/B_h$
Erkertshofen						
Ligerimys florancei		4,26 ± 0,21	5,76 ± 0,29	5,32 ± 0,26	2,82 ± 0,14	4,16 ± 0,21
Schnaitheim						
Ligerimys antiquus		4,27 ± 0,25	5,10 ± 0,30	5,35 ± 0,32	2,79 ± 0,17	4,34 ± 0,26
Wintershof-West						
Ligerimys antiquus	Mt A+B	4,68 ± 0,31	5,39 ± 0,36	5,75 ± 0,38	4,87 ± 0,33	4,34 ± 0,29
Bissingen						
Pseudotheridomys-	Mt A+B	5,69 ± 0,29	6,13 ± 0,32	5,37 ± 0,28	4,52 ± 0,23	4,10 ± 0,21
Ligerimys-	Mt B	4,42 ± 0,32	5,10 ± 0,36	3,97 ± 0,28	4,33 ± 0,31	3,72 ± 0,27
Übergangspopulation	Mt A	4,03 ± 0,30	5,00 ± 0,38	4,61 ± 0,35	4,52 ± 0,34	3,62 ± 0,27
Ligerimys lophidens		4,28 ± 0,35	4,85 ± 0,40	5,75 ± 0,47	4,75 ± 0,39	3,87 ± 0,32
Gaimersheim						
Pseudotheridomys pusillus		5,79 ± 0,76	6,85 ± 0,90	6,59 ± 0,87	5,42 ± 0,71	4,33 ± 0,57
Eomys zitteli		5,40 ± 0,30	3,20 ± 0,18	4,55 ± 0,25	5,46 ± 0,30	4,13 ± 0,23
Eomyidae gesamt		8,00 ± 0,40	5,63 ± 0,28	5,71 ± 0,29	6,54 ± 0,33	3,90 ± 0,20
Burgmagerbein						
Eomys aff. *zitteli*		8,52 ± 0,72	9,25 ± 0,78	10,20 ± 0,87	4,40 ± 0,37	4,81 ± 0,41

Tabelle 11: Die Variabilitätskoeffizienten (V) für die Maße und Indizes der p_4 oligozäner und burdigaler Eomyiden-Populationen

		L	B_v	B_h	$B_v \cdot 100/L$	$B_h \cdot 100/B_v$
Erkertshofen						
Ligerimys florancei		5,13 ± 0,18	4,97 ± 0,17	5,96 ± 0,21	4,97 ± 0,17	4,77 ± 0,17
Schnaitheim						
Ligerimys antiquus		5,30 ± 0,25	5,18 ± 0,24	6,23 ± 0,29	4,88 ± 0,23	4,23 ± 0,20
Wintershof-West						
Ligerimys antiquus	Mt A+B	4,68 ± 0,24	4,90 ± 0,22	5,46 ± 0,24	4,89 ± 0,22	3,88 ± 0,17
Bissingen						
Pseudotheridomys-	Mt A+B	5,51 ± 0,19	5,12 ± 0,17	5,67 ± 0,19	4,42 ± 0,15	3,86 ± 0,13
Ligerimys-	Mt B	5,41 ± 0,24	4,85 ± 0,21	6,07 ± 0,27	4,18 ± 0,18	3,88 ± 0,17
Übergangspopulation	Mt A	5,17 ± 0,27	5,47 ± 0,29	6,00 ± 0,32	4,73 ± 0,25	3,90 ± 0,21
Ligerimys lophidens		5,28 ± 0,28	5,75 ± 0,30	6,20 ± 0,33	4,70 ± 0,25	4,46 ± 0,24
Weißenburg 6						
Pseudotheridomys aff. *parvulus*		6,42 ± 1,02	4,46 ± 0,71	5,17 ± 0,82	6,87 ± 1,09	4,16 ± 0,66
Gaimersheim						
Pseudotheridomys pusillus		6,56 ± 0,62	8,04 ± 0,76	7,87 ± 0,74	3,99 ± 0,38	3,00 ± 0,28
Eomys zitteli		5,28 ± 0,24	4,65 ± 0,21	5,02 ± 0,23	6,00 ± 0,27	4,33 ± 0,20
Eomyidae gesamt		7,94 ± 0,32	6,73 ± 0,27	6,50 ± 0,26	5,75 ± 0,23	4,19 ± 0,17
Treuchtlingen 1						
Eomys aff. *zitteli*		5,13 ± 0,74	5,80 ± 0,92	5,63 ± 0,83	5,45 ± 0,86	3,38 ± 0,54
Burgmagerbein						
Eomys aff. *zitteli*		8,77 ± 0,56	10,72 ± 0,68	9,60 ± 0,61	5,80 ± 0,37	4,50 ± 0,29

Tabelle 12: Die Variabilitätskoeffizienten (V) für die Maße und Indizes der $m_{1/2}$ oligozäner und miozäner Eomyiden-Populationen

		L	B	B · 100/L
Erkertshofen				
Ligerimys florancei		6,02 ± 0,32	6,45 ± 0,35	5,44 ± 0,29
Schnaitheim				
Ligerimys antiquus		4,47 ± 0,34	4,99 ± 0,38	4,64 ± 0,35
Wintershof-West				
Ligerimys antiquus	Mt A+B	5,98 ± 0,69	6,53 ± 0,75	5,24 ± 0,60
Bissingen				
Pseudotheridomys-	Mt A+B	5,12 ± 0,31	4,20 ± 0,26	4,60 ± 0,28
Ligerimys-	Mt B	4,51 ± 0,35	5,12 ± 0,40	4,21 ± 0,33
Übergangspopulation	Mt A	4,92 ± 0,49	4,45 ± 0,43	4,85 ± 0,48
Ligerimys lophidens		6,14 ± 0,46	6,38 ± 0,50	5,07 ± 0,39
Gaimersheim				
Pseudotheridomys pusillus		6,88 ± 1,10	8,07 ± 1,28	3,67 ± 0,58
Eomys zitteli		5,48 ± 0,32	6,48 ± 0,38	4,93 ± 0,29
Eomyidae gesamt		6,69 ± 0,37	5,79 ± 0,32	4,99 ± 0,28
Burgmagerbein				
Eomys aff. *zitteli*		8,54 ± 0,80	7,86 ± 0,74	4,07 ± 0,38

Tabelle 13: Die Variabilitätskoeffizienten (V) für die Maße und Indizes der m_3 oligozäner und burdigaler Eomyiden-Populationen

der $m^{1/2}$ und die hintere Breite der $m_{1/2}$. Bei den getrennt ausgewerteten m_1 und m_2 der Unterkiefer von Gaimersheim und Wintershof-West (Anhang, 5.1., Tab. 18 u. 24) entsprechen die Variabilitätskoeffizienten denen der Prämolaren.

Vergleichen wir die in den einzelnen Tabellen zusammengestellten Werte, so fallen sofort diejenigen für die Populationen von Burgmagerbein und Treuchtlingen auf, welche hier bis über 10 ansteigen können (maximal auf 13,4 für L von m^3). Ebenfalls relativ große Koeffizienten erhalten wir bei einer zusammenfassenden Berechnung aus allen Gaimersheimer Zähnen, welche aber die Höhe derjenigen von Burgmagerbein meistens nicht erreichen. Innerhalb der burdigalen Populationen liegen die Werte allgemein niedriger und schwanken weniger; relativ große Koeffizienten ergeben sich lediglich bei einigen Maßen von *Ligerimys lophidens* aus Bissingen.

Meistens etwas niedrigere Werte und geringere Schwankungen beobachten wir bei den Variabilitätskoeffizienten der Indizes, auch dann, wenn sie für die Maße groß sind (z. B. Burgmagerbein oder Gaimersheim). Das bedeutet, daß die Längen-Breiten-Verhältnisse relativ konstant bleiben.

Für den größeren Teil unserer Kollektionen liegen die Koeffizienten für die Maße der Prämolaren überwiegend zwischen 4 und 6, bei den m_3 bis 7. Sie entsprechen damit denjenigen, welche z.B. von Simpson, Roe & Lewontin (1960, S. 89) oder Wood (1962, diverse Tabellen) und anderen Autoren gefunden wurden und als Normalwerte bei Gebiß-

Democricetodon minor Burdigal, Erkertshofen	L	B_{max}	*Cricetus cricetus* rezent, Rheinhessen	L	B_v	B_h
m^1 n = 200	3,91 ± 0,20	3,93 ± 0,20	m^1 n = 59	2,34 ± 0,22	2,39 ± 0,22	2,26 ± 0,21
m^2 n = 200	3,69 ± 0,19	3,59 ± 0,18	m^2 n = 59	2,85 ± 0,26	2,38 ± 0,22	—
m^3 n = 145	5,06 ± 0,30	4,34 ± 0,26	m^3 n = 59	4,76 ± 0,44	4,26 ± 0,39	—
m_1 n = 200	3,67 ± 0,18	3,98 ± 0,20	m_1 n = 59	2,10 ± 0,19	3,36 ± 0,31	3,17 ± 0,29
m_2 n = 200	2,16 ± 0,11	3,86 ± 0,19	m_2 n = 59	2,59 ± 0,25	2,70 ± 0,25	2,97 ± 0,27
m_3 n = 150	3,72 ± 0,21	3,11 ± 0,18	m_3 n = 59	4,35 ± 0,40	3,35 ± 0,31	3,61 ± 0,33

Tabelle 14: Die Variabilitätskoeffizienten (V) der Zahn-Maße für *Democricetoden minor franconicus* aus dem Burdigal von Erkertshofen (FAHLBUSCH 1966) und für den rezenten *Cricetus cricetus* aus Rheinhessen (59 Schädel mit Unterkiefern in der Zoologischen Staatssammlung München)

resten von Säugetieren angesehen werden dürfen. Wesentlich darüber hinausgehende Werte (z.B. Burgmagerbein) erfordern eine kritische Diskussion der möglichen Ursachen (vgl. Kap. 3.2.1., S. 81), sollten aber keineswegs automatisch als eine Vermischung unterschiedlicher Formen gedeutet werden.

Zum Vergleich seien in Tabelle 14 noch die Variabilitätskoeffizienten zweier anderer Nagetierpopulationen angegeben. Die V-Werte der Zähne des burdigalen *Democricetodon* von Erkertshofen liegen merklich niedriger als die des *Ligerimys florancei* von derselben Fundstelle. Noch geringere Werte findet man bei einer Population des rezenten Hamsters, *Cricetus cricetus*.

Über die Ursachen dieser Differenzen, die nicht ohne weiteres als zufälllg betrachtet werden sollten, kann natürlich vorerst nichts ausgesagt werden. Doch scheinen mir nach einer Vermehrung derartiger Daten für stratigraphisch und/oder systematisch vergleichbare Einheiten präzisere Aussagen über den Umfang der Variabilität in ihrer Beziehung zu Zeit und Systematik möglich zu sein, aus denen mit einiger Gewißheit Beiträge zum allgemeinen Evolutionsgeschehen erwartet werden dürfen. Die von ontogenetischen Veränderungen nicht oder unwesentlich beeinflußten Gebißreste vieler Säuger bieten hierfür besonders gute Voraussetzungen (vgl. auch Kap. 3.4.7.).

3.1.3. Die morphologische Variabilität

Aus der Analyse für einzelne morphologische Merkmale (Kap. 2.3. und 2.5.) war ersichtlich geworden, daß die Variabilität innerhalb bestimmter Fundorte und Formen durchaus unterschiedlich ist. Eine in den meisten Details relativ geringe Variationsbreite mit ausgeprägten Maximalwerten in einer oder zwei Merkmalsklassen ist für die Zähne von Erkertshofen zu beobachten (Abb. 8–12, 24, 28–29 und Tab. 3–5); nur für wenige Merkmale ist die Streuung größer als bei anderen Populationen (Abb. 25–27 und Tab. 6). Schon für die Zähne von Schnaitheim ist die Streuung bei der Mehrzahl der untersuchten Details größer. Die Maximalwerte erreichen selten die Höhe wie in Erkertshofen. Ausnahmen bilden nur die Gestaltung des Anterolophids an den p_4 und $m_{1/2}$ (Abb. 26–27).

Eine ebenfalls relative Konstanz ist bei den morphologischen Details der oligozänen Formen zu beobachten (Abb. 10, 25–29), was auch für die Populationen von Burgmagerbein und Treuchtlingen gilt, welche sich durch eine starke metrische Variabilität auszeichnen. Für die meisten Merkmale sind die Maximalwerte bei *Eomys zitteli* von Gaimersheim etwas größer als bei den anderen Formen.

Völlig andere Beobachtungen macht man beispielsweise für die Eomyiden aus Bissingen (die wenigen Zähne von *Eomys rhodanicus* sollen in diesem Zusammenhang unberücksichtigt bleiben). Die als *Ligerimys lophidens* bestimmten Stücke, die sich auch durch die größeren Maße von den restlichen Zähnen unterscheiden (Abb. 21–23, 30, 32, 34), zeigen in manchen morphologischen Merkmalen eine Variabilität, die derjenigen anderer burdigaler Populationen entspricht oder auch geringer ist (Abb. 11, 27, 29). Andere Details dagegen (Abb. 8, 28) zeigen eine wesentlich größere Streuung. Dennoch ist die Verteilung auf die einzelnen Merkmalsklassen einigermaßen gleichmäßig.

Eine ausführliche Diskussion erfordern die Ergebnisse aus den Analysen der restlichen Bissinger Zähne (*Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation). Die Häufigkeitsverteilungen der Einzelmaße und Indizes dieser Stücke lassen nur in wenigen Fällen Inhomogenitäten erkennen (Abb. 21–23, 30–34). Für die morphologischen Merkmale dagegen gibt es einige (z.B. Abb. 8, 10, 24, 29 und Tab. 3), für welche bei zusammenfassender Darstellung (Mt A+B) eine Verteilung mit zwei deutlich getrennten Maxima zu beobachten ist.

Dazu gehören Merkmale wie die Ausbildung des Mesolophs der oberen Backenzähne (Abb. 8 und Tab. 3) und der Verlauf der Transversalgrate der unteren (Abb. 24), welche als diagnostische Kennzeichen der Gattungen *Pseudotheridomys* und *Ligerimys* bisher eine hohe Bewertung erfuhren. Sie ließen auch für die Bissinger Population die Vermutung aufkommen, daß es sich bei ihr um eine Vermischung zweier taxonomischer Einheiten handelt, denen nach bisheriger Kenntnis der Rang von Gattungen zuerteilt werden müßte. Welche Rolle aber spielen im Falle einer Deutung als Vermengung zweier Gattungen die zwischen den jeweiligen Maxima liegenden Intermediärformen?

Tatsächlich ist es weder für das Beispiel des Mesolophs der oberen Zähne und noch weniger für das des Verlaufs der Transversalgrate der unteren möglich, jedes einzelne Stück einer der beiden „Gattungen" zuzuordnen. An der Auswahl der in Abb. 16 und auf den Taf. 4–6, 8 und 10 abgebildeten Zähne wird bereits deutlich, daß es unmöglich ist, die dort wiedergegebenen Objekte nach diesen Merkmalen mit Sicherheit der einen oder anderen Gruppe zuzuordnen. Für den größeren Teil des Materials reichen zwar diese morphologischen Details aus, aber bei einem Anteil von 3–10% ist eine Eingliederung in jede der beiden Gruppen möglich. Sogar die Berücksichtigung aller weiteren Merkmale, auch derjenigen, welche sich jeglicher quantitativen Erfassung entziehen (Kap. 2.1.), führt zu keinem gänzlich befriedigenden Ergebnis. Dennoch wurde dieser Weg so weit als möglich eingeschlagen: Jeder einzelne Zahn wurde nach der Gesamtheit seiner Merkmale entweder der *Pseudotheridomys*-ähnlichen (Morphotyp A) oder der *Ligerimys*-ähnlichen Komponente (Morphotyp B) zugeordnet. Es sei aber ausdrücklich hervorgehoben, daß bei etwa 7–8 % der Stücke (= ca. 100 Zähne) eine solche Zuordnung sehr unsicher bleiben mußte.[1] Daß in diesem Material aber zwei unterschiedliche Gruppen enthalten sind, muß ebenso stark betont werden. Diese wurden unter Vermeidung gebräuchlicher, durch bestimmte Bedeutungen charakterisierte Begriffe wie Unterart, Varietät oder Form etc. (vgl. O. Kraus 1962, S. 23) als Morphotypen A und B bezeichnet. Sie sollen zunächst lediglich das Vorhandensein zweier Gruppen morphologisch unterscheidbarer Zähne kennzeichnen (zur Deutung vgl. Kap. 3.2.4., S. 87).

Den Bissinger Zähnen sehr ähnliche finden sich in den Spaltenfüllungen von Wintershof-West und Schnaitheim. Auch hier lassen sich die meisten Zähne einem der beiden Morphotypen zuordnen, doch beobachtet man auch in Wintershof-West einzelne Stücke fraglicher Zugehörigkeit. Das Mengenverhältnis von Zähnen des Mt A zu denen des Mt B ist aber in jeder dieser Faunen ein anderes, worauf wir im Kap. 3.2.4., S. 89, zurückkommen werden.

Schließlich bleibt als Ergebnis der morphologischen Detailanalysen festzuhalten, daß in keinem Fall ein einzelnes Merkmal ausreicht, um eine bestimmte taxonomische Einheit von einer anderen sicher zu unterscheiden. Stets muß die Gesamtheit der Merkmale berücksichtigt werden, um Arten, Populationen oder Morphotypen zu erkennen und zu charakterisieren.

3.2. Die Eomyiden der einzelnen Fundorte und ihre Beziehungen zueinander

Bevor wir von der Untersuchung der Eomyiden zu einigen allgemeinen Schlußfolgerungen kommen (Kap. 3.3.), sollen die Formen der einzelnen Fundorte zusammenfassend be-

[1] Die von mir vorgenommene Bestimmung für jeden einzelnen Zahn ist aus dem Material-Nachweis im Anhang, 5.2., ersichtlich.

sprochen und ihre gegenseitigen Beziehungen diskutiert werden, da sich erst hierdurch einige bisher offene Fragen beantworten lassen.

3.2.1. Burgmagerbein–Treuchtlingen–Quercy–Gaimersheim

Bereits durch FREUDENBERG (1941, S. 112) konnten unter den Eomyiden von Gaimersheim zwei Formen unterschieden werden, die sich zwar nicht morphologisch, aber in ihren Zahnreihenlängen unterscheiden ließen. Dieses Material, das durch Kriegseinwirkung bis auf wenige Stücke verlorengegangen ist, konnte ab 1949 durch neue ergiebige Aufsammlungen ersetzt werden. Auch das neue Material (vgl. Abb. 36) umfaßt zwei Formen, die sich aber neben der Größe zusätzlich in der Morphologie ihrer Zähne unterscheiden. Ein Vergleich der Ergebnisse FREUDENBERGS mit den in dieser Arbeit vorgelegten zeigt, daß die jeweiligen kleineren und größeren Formen einander nicht entsprechen. Die in den älteren Aufsammlungen mengenmäßig weit überwiegende, kleinere Form, die von FREUDENBERG als *Eomys schlosseri* var. *minor* bezeichnet wurde, entspricht größenmäßig und morphologisch derjenigen, die in unserem Material ebenfalls weitaus häufiger ist, indessen die größere der beiden darstellt. Sie wird hier als *Eomys zitteli* bezeichnet (s.u. S. 77).

Glücklicherweise ist unter den wenigen geretteten Stücken von FREUDENBERGS Kollektion eine Maxilla mit p^4-m^2 (1939 XI 17; Taf. 2, Fig. 2) vorhanden, deren Zähne größer als die mir vorliegenden größten Stücke sind. Für ein weiteres Exemplar aus FREUDENBERGS Belegmaterial (Unterkiefer mit p_4-m_3; 1939 XI 13; Original zu FREUDENBERG 1941, Taf. 12, Fig. 9; diese Arbeit Taf. 1, Fig. 2) ist eine Zuordnung nicht gesichert; in FREUDENBERGS Tafelerklärung wird es als „var. *minor*" bezeichnet, auf dem von ihm stammenden Etikett dagegen als „var. *major*". Mit einer Zahnreihenlänge von 4,6 mm und auch nach den Maßen der Einzelzähne liegt es an der obersten Grenze der für *Eomys zitteli* ermittelten Variationsbreiten und wurde daher in die Diagramme dieser Population aufgenommen.

Das Vorhandensein eines relativ großen, aber seltenen Eomyiden in Gaimersheim ist nicht zu bezweifeln. In den neueren Aufsammlungen jedoch fehlt er. Dagegen tritt in ihnen eine besonders kleine Form auf, die von mir (FAHLBUSCH 1969) als *Pseudotheridomys pusillus* beschrieben wurde und offenbar in dem Material von FREUDENBERG nicht vorhanden war. Sie ist durch die durchschnittlich geringeren Maße und morphologische Details (vgl. Abb. 10, 27–28) von den anderen Eomyiden unterschieden. Bei isolierten Zähnen können zwar größere Exemplare von *Pseudotheridomys pusillus* den kleineren von *Eomys zitteli* ähnlich sein, so daß eine sichere Zuordnung bei manchen Objekten nicht vorgenommen werden kann (vgl. z.B. Kap. 2.6.2.). Diese Unsicherheit läßt aber trotzdem keinen Zweifel daran, daß es sich um getrennte taxonomische Einheiten handelt.

An dieser Stelle sind einige Bemerkungen zur Nomenklatur notwendig. Leider kann das ehemals in München aufbewahrte Originalmaterial von *Eomys zitteli* aus den Phosphoriten des Quercy (Mouillac), das SCHLOSSER (1884, S. 85) bei seiner Erstbeschreibung vorgelegen hat (vgl. auch FREUDENBERG 1941, S. 114), nicht mehr zum Vergleich herangezogen werden, da es vermutlich 1944 verbrannte (zur Aufstellung eines Neotypus zu *Eomys zitteli* vgl. Kap. 3.5.1., S. 104). Deswegen wurde auf eine kleine Kollektion von *Eomys zitteli* Bezug genommen, welche ebenfalls aus den Phosphoriten des Quercy stammt und im Naturhistorischen Museum in Basel aufbewahrt wird (vgl. STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 187, 504; Einzelnachweis im Anhang, 5.2., S. 129). Von einem relativ großen Unterkiefer abgesehen (vgl. Abb. 32) stimmen diese Stücke morphologisch und metrisch so weitgehend mit dem mittelgroßen Eomyiden von Gaimersheim überein, daß an einer spezifischen Identität kaum zu zweifeln ist. Zu demselben Ergebnis kam FREUDENBERG (1941, S. 115), wenn er

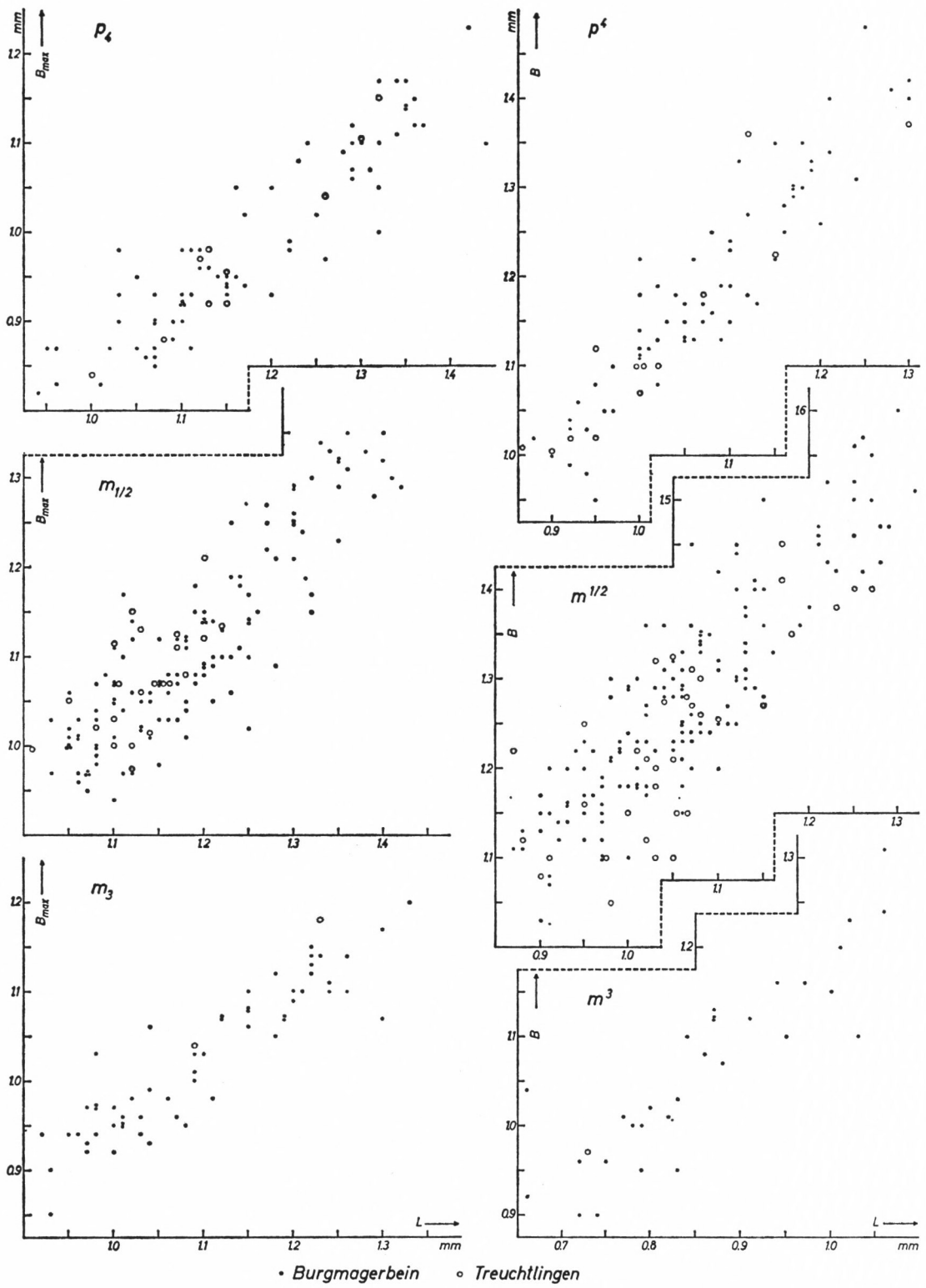


Abb. 35. Längen-Breiten-Diagramme für die Eomyidenzähne aus dem unteren Ober-Oligozän von Burgmagerbein und Treuchtlingen 1.

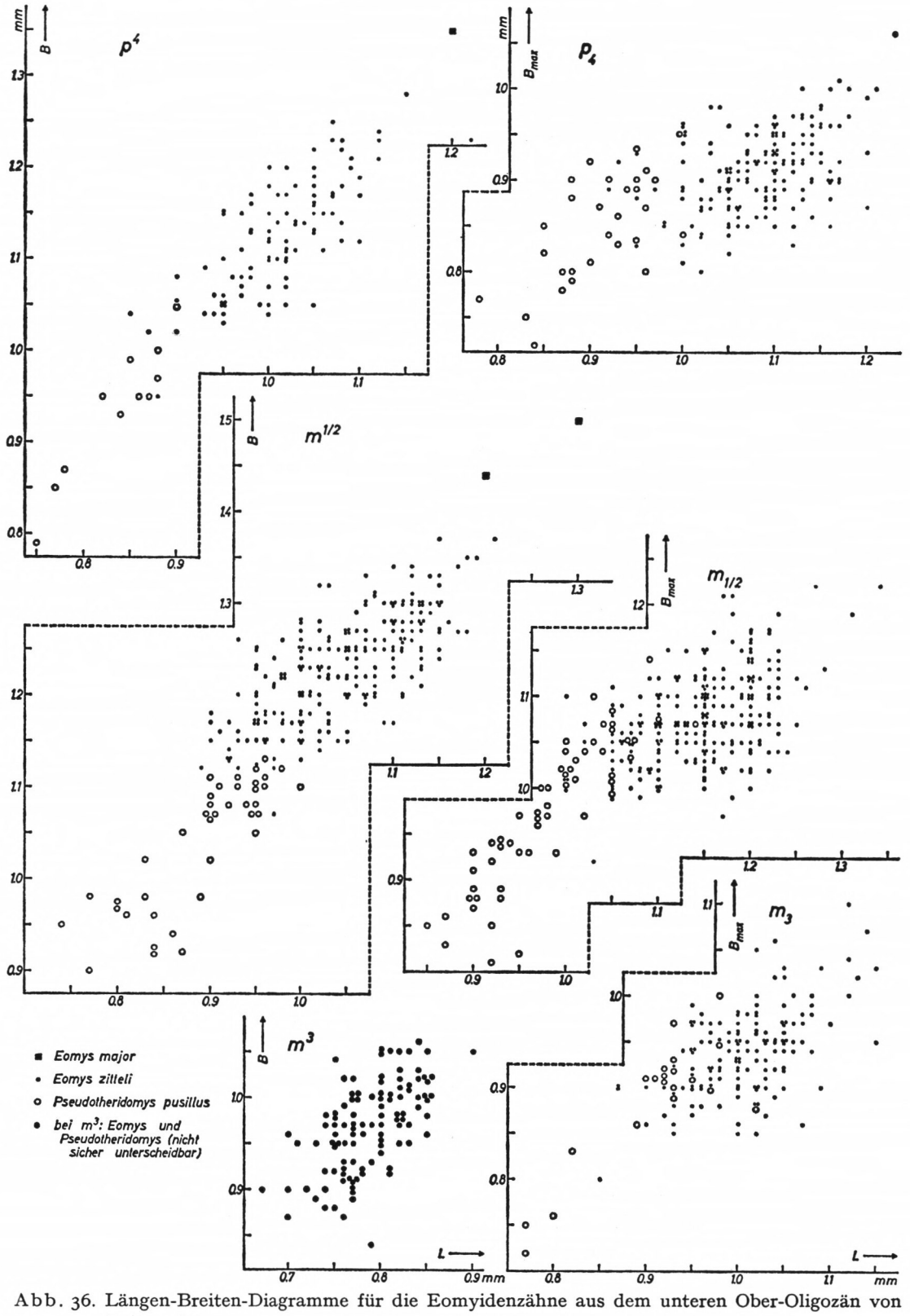


Abb. 36. Längen-Breiten-Diagramme für die Eomyidenzähne aus dem unteren Ober-Oligozän von Gaimersheim.

schreibt: „Ich habe die Originale SCHLOSSERS noch einmal untersucht und bin zu dem Ergebnis gekommen, daß zwischen dieser Form und *Rhodanomys schlosseri* kaum ein Unterschied besteht", wobei ihm als Vergleichsobjekte die Stücke von Gaimersheim dienten. Andererseits zeigte das Studium eines umfangreichen Materials von *Rhodanomys schlosseri* aus Coderet im Museum Basel, daß von einer Übereinstimmung dieser Art mit dem mittelgroßen Eomyiden von Gaimersheim, wie sie FREUDENBERG beschrieb, nicht die Rede sein kann (vgl. hierzu Taf. 1, Fig. 1 und 3; Taf. 2, Fig. 1 und 3); dasselbe gilt für die Typusmandibel zu *Rhodanomys schlosseri* von Pyrimont-Challonges, welche mir allerdings im Original nicht vorgelegen hat.

Auf nähere Einzelheiten über *Rhodanomys schlosseri* von Coderet und dessen Beziehungen zu dem Stück von Pyrimont-Challonges soll hier nicht eingegangen werden, auch nicht auf die wiederholt diskutierte Frage, ob *Rhodanomys* als selbständige Gattung Berechtigung hat, da dieses Material derzeit von Mme. HUGUENEY, Lyon, neu bearbeitet wird.

Möglicherweise hat bei der Bestimmung der Gaimersheimer Eomyiden als „*Eomys schlosseri*" durch FREUDENBERG der Umstand eine Rolle gespielt, daß die Faunen aus den Phosphoriten des Quercy überwiegend dem Ober-Eozän bis tieferen Oligozän angehören, die Fauna von Gaimersheim aber dem Ober-Oligozän (wie auch Coderet). Inzwischen ist bekannt, daß auch „stampische" Faunen im Gebiet des Quercy vorkommen (THENIUS 1959, S. 28). Die Ähnlichkeiten zwischen den Eomyiden des Quercy und denen von Gaimersheim bestätigen diesen Befund. Damit stimmt auch das Vorkommen des relativ großen *Eomys major* in Gaimersheim und in den Phosphoriten überein.

Über den taxonomischen Wert seiner beiden „Varietäten" „*minor*" und „*major*" hat sich FREUDENBERG nicht geäußert. Zwar ist nach rezent-zoologischen Untersuchungen das Nebeneinander von Angehörigen verschiedener Einheiten subspezifischen oder niedrigeren Ranges in demselben Gebiet nicht ausgeschlossen, bildet aber den Ausnahmefall. Bei metrisch so offensichtlichen Unterschieden zwischen zwei „Varietäten" wie sie in Gaimersheim vorliegen, dürfen diese mit ziemlicher Sicherheit als selbständige Arten angesehen werden: *Eomys zitteli* SCHLOSSER und *Eomys major* FREUDENBERG (vgl. Kap. 3.5.1.).

Die Begründung für die Zuordnung des kleinsten Gaimersheimer Eomyiden zur Gattung *Pseudotheridomys* soll im nächsten Kapitel (3.2.2.) gegeben werden.

Damit können wir unter Verwendung der Ergebnisse von FREUDENBERG in Gaimersheim folgende Eomyiden unterscheiden:

Benennung in dieser Arbeit:	Benennung bei FREUDENBERG:
Eomys zitteli	*Eomys schlosseri* var. *minor*
Eomys major	*Eomys schlosseri* var. *major* (fehlt im neueren Material)
Pseudotheridomys pusillus (fehlt im älteren Material).	———

Für die Häufigkeit der einzelnen Arten lassen sich folgende Werte angeben:

für die Aufsammlungen ab 1949:

Eomys zitteli	ca.	87%
Pseudotheridomys pusillus	ca.	13%

für das Originalmaterial zu FREUDENBERG:

Eomys zitteli	ca.	80–82%
Eomys major	ca.	18–20%.

Diese Unterschiede in der Zusammensetzung des älteren (vor 1940) und jüngeren Materials (ab 1949) können bei der Größe der jeweiligen Kollektionen sicher nicht als zufällig gedeutet werden und werfen abermals die zuerst von BERGER (1959, S. 3 u. 21) diskutierte Frage auf: Sind die Faunen der verschiedenen Spaltenfüllungen des Gaimersheimer Steinbruches gleichaltrig? Mit Hilfe des reichen Materials von *Caenomeryx filholi* stellte BERGER fest, daß sich – entsprechend den verschiedenen Zeitpunkten der Grabungen – zwei unterschiedlich große, morphologisch jedoch nur geringfügig verschiedene Formen unterscheiden lassen. Die größere „forma a" stammt nach seinen Ermittlungen überwiegend oder gar ausschließlich aus dem nördlicher gelegenen Spaltensystem („später gewonnenes Material") die kleinere „forma b" aus dem einige Meter weiter südlich angeschnittenen System („zuerst gewonnenes Material"). Mehrere Deutungsmöglichkeiten dieses Befundes wurden von BERGER (1959, S. 21) diskutiert mit dem Ergebnis, daß die beiden Spaltensysteme altersmäßig geringfügig verschieden sein müssen; in dem zwischen beiden Füllungen liegenden Zeitraum hat in dem Lebensgebiet des *Caenomeryx filholi* in der Gegend von Gaimersheim die jüngere, größere „forma a" (aus der nördlichen Spalte) die ältere, kleinere „forma b" (aus der südlichen) verdrängt (1959, S. 22): „Die Annahme geologischer Zeiträume ist dafür gar nicht notwendig; diese Ersetzung kann ohne weiteres in der Zeit erfolgt sein, die zur Füllung einer Spalte nötig ist."

Durch die an den Eomyiden gemachten Beobachtungen läßt sich die von BERGER gegebene Deutung teilweise bestätigen: Eine völlige Gleichheit von älteren und jüngeren Aufsammlungen liegt nicht vor; diese stammen aus verschiedenen Spaltensystemen desselben Steinbruches. Es muß angenommen werden, daß sie zu verschiedenen Zeiten gefüllt wurden. Das Überwiegen von *Eomys zitteli* in beiden Kollektionen spricht gegen eine große zeitliche Differenz; die übrigen, offenbar homogenen Faunenelemente bestätigen diesen Befund. Die am ehesten vertretbare Erklärung geht deshalb dahin, daß der in der älteren Spalte nachgewiesene *Eomys major* aus dem Gebiet von Gaimersheim abwanderte (oder ausstarb?) und der kleine *Pseudotheridomys pusillus* in das Einzugsgebiet der Spalte eingedrungen ist. Die für solche Vorgänge erforderlichen Zeiträume brauchen jene, welche im Kap. 1.4.8. diskutiert wurden, nicht zu übersteigen.

Bei der metrischen Analyse (Kap. 2.4., 2.6., 3.1.2.) wurde die große Variationsbreite der Eomyiden von Burgmagerbein (vgl. Abb. 35) wiederholt hervorgehoben, während die Variabilität in einzelnen morphologischen Merkmalen diejenige des Gaimersheimer *Eomys zitteli* nicht oder nur geringfügig übersteigt. Alle Versuche, diese Stücke zwei oder mehreren Taxa zuzuordnen, haben sich als undurchführbar erwiesen. Die Burgmagerbeiner Population enthält Zähne, die von *Eomys zitteli* nicht zu unterscheiden sind, ferner solche, die mit *Eomys major* übereinstimmen, und schließlich einige, welche nach Maßen und Morphologie zu *Pseudotheridomys pusillus* gestellt werden könnten. Zwischen ihnen sind unter den Burgmagerbeiner Zähnen alle denkbaren Übergangsstadien zu finden (vgl. Abb. 15, Taf. 3, 5–7, 9). Auch die bei einigen Häufigkeitsverteilungen der Einzelmaße (Abb. 22, 30, 32) angedeutete doppelte Gipfelbildung bietet keinen gangbaren Weg, mehrere taxonomische Einheiten zu unterscheiden.

Es wäre denkbar, daß es sich bei den uns vorliegenden Zähnen aus Burgmagerbein um eine Vermischung zweier oder dreier, im Zahnbau ähnlicher Arten handelt, deren metrische Variationsbreiten sich so weit überlappen, daß eine Trennung unmöglich ist. Eine derartige Erklärung kann nicht grundsätzlich abgelehnt werden. Dagegen aber spricht die Tatsache, daß die Eomyiden von Treuchtlingen trotz einer sehr viel geringeren Anzahl an Zähnen für nahezu alle Maße, Indizes und Variabilitätskoeffizienten völlig oder fast die gleichen Variationsbreiten bzw. Werte erkennen lassen. Das würde bedeuten, daß hier die gleichen

Arten in einer einzigen Spalte vereinigt wurden – ein Zufall, der nicht generell auszuschließen, aber unwahrscheinlich ist. Eine Deutung, welche die große Variabilität mit einer Vermischung altersverschiedener, ungleich großer Tiere erklären möchte, wäre mit Hilfe desselben Argumentes als wenig wahrscheinlich zu betrachten.

Vielmehr scheint mir folgende Erklärung am ehesten denkbar: Es handelt sich bei den Zähnen von Burgmagerbein und Treuchtlingen um die Überreste einheitlicher, durch große Variationsbreite ausgezeichneter Populationen, in welchen sich die beginnende stammesgeschichtliche Aufspaltung in mehrere Formen vorbereitete. Die unterschiedliche Häufigkeit der sich abzeichnenden Einheiten ist in Burgmagerbein bereits erkennbar. Diese liegen dann in der Fauna von Gaimersheim als ± sicher unterscheidbare Taxa vor. Über die möglichen Isolationsmechanismen, die für eine solche Trennung angenommen werden könnten, ist so wenig Zuverlässiges zu sagen, daß ihre Diskussion an unserem Beispiel überflüssig sein dürfte. – Einen ähnlichen Fall einer großen metrischen Variabilität besprach HRUBESCH (1957a, S. 49) an Hand einer Population von *Melissiodon dominans* aus der Spaltenfüllung von Schnaitheim, ohne jedoch zu einer befriedigenden Erklärung seiner Beobachtungen zu kommen.

Wenn für den durch die Faunen von Burgmagerbein, Treuchtlingen und Gaimersheim überblickbaren Zeitraum eine Aufspaltung einer Art *(Eomys* aff. *zitteli)* nicht nur in mehrere Arten *(Eomys zitteli* und *E. major)*, sondern sogar Gattungen *(Eomys* und *Pseudotheridomys)* angenommen wird, so ist das ein nomenklatorisches Problem, auf das später (Kap. 3.3.4.) nochmals eingegangen werden soll.

In den Faunen von Burgmagerbein und Treuchtlingen wurden zwei Zähne gefunden, die sich morphologisch so stark von allen anderen Stücken unterscheiden, daß sie nicht zu *Eomys* aff. *zitteli* gerechnet werden dürfen. Der p^4 von Burgmagerbein besitzt das Gepräge von *Ligerimys* (Taf. 3, Fig. 12), der $m_{1/2}$ von Treuchtlingen dasjenige von *Pseudotheridomys* (Taf. 8, Fig. 4); sie können mit entsprechenden Zähnen des Mt B bzw. Mt A der Bissinger Fauna direkt verglichen werden (Kap. 3.2.4., S. 87). Es wäre denkbar, daß bereits im tieferen Ober-Oligozän Tiere mit derartigem Zahnbau auftreten, welche erst im Aquitan bzw. Burdigal stärkere Verbreitung erlangten. Eine andere Möglichkeit muß aber darin gesehen werden, daß es sich um Exemplare handelt, welche erst während der langwierigen Schlämm- und Auslesearbeiten in diese relativ alten Faunen geraten sind. Nach dem Erhaltungszustand der fraglichen Zähne kann keine Entscheidung getroffen werden. Da die stammesgeschichtliche Entwicklung der Gattungen *Pseudotheridomys* und *Ligerimys* im Aquitan und Burdigal ausnahmsweise gut verfolgt werden kann und bisher keine weiteren Anzeichen für ein so „vorzeitiges" Auftreten neuer Gattungen bekannt sind, möchte ich der zweiten Deutungsmöglichkeit (nachträgliche Verunreinigung) vorläufig den Vorzug geben.

Hinsichtlich der stratigraphischen Einstufung der Faunen von Burgmagerbein, Treuchtlingen und Gaimersheim darf folgendes festgestellt werden: Alle drei Fundorte sind nach ihrer Säugetierfauna in das Ober-Oligozän zu stellen. Aus der Bearbeitung zahlreicher Faunenelemente von Gaimersheim konnte deren Alter zusätzlich als unteres Ober-Oligozän präzisiert werden. Die Fauna von Burgmagerbein muß nach den hier angestellten, rein paläontologischen Überlegungen etwas älter als die von Gaimersheim sein, gehört aber dennoch dem Ober-Oligozän an. Dieses Ergebnis entspricht demjenigen von HRUBESCH (1957a, S. 6), der nach seinen Untersuchungen an *Melissiodon*-Zähnen die Fauna von Burgmagerbein zwar in das untere Ober-Oligozän einstuft, sie aber im Vergleich zu Gaimersheim für älter hält. – Die Spaltenfüllung von Treuchtlingen kann nach der Gesamtfauna (vgl. Kap. 1.4.2.) nur dem Ober-Oligozän angehören. Die Übereinstimmung der Eomyiden mit denen von Burgmagerbein gestattet eine Parallelisierung mit dieser Fund-

stelle, die aber noch einer Bestätigung durch die Bearbeitung weiterer Faunenelemente bedarf.

3.2.2. Gaimersheim–Weißenburg 6

Für die von Weißenburg 6 (FAHLBUSCH 1968) beschriebenen Eomyiden *Rhodanomys* aff. *schlosseri* und *Apeomys tuerkheimae* gibt es in Gaimersheim keine vergleichbaren Formen. *Eomys* selbst fehlt in Weißenburg 6. So braucht an dieser Stelle nur auf die von beiden Fundorten belegten Vertreter der Gattung *Pseudotheridomys* eingegangen zu werden.

Die metrische Analyse hat gezeigt, daß die als *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* beschriebenen Weißenburger Zähne denen des kleinen Gaimersheimer Eomyiden in mehreren Einzelmaßen gut entsprechen (Abb. 21, 30), die $m^{1/2}$ und $m_{1/2}$ sind etwas kleiner (Abb. 22, 32), ihre Längen-Indizes etwas größer. Auf die große morphologische Variabilität der Weißenburger Belegstücke wurde an anderer Stelle (FAHLBUSCH 1968, S. 229) bereits eingegangen. Sie haben in ihrer Gesamtheit einen ausgesprochenen Übergangscharakter, der in den Abb. 9, 25 und 29 klar zum Ausdruck kommt. Für die Stellung der Transversalgrate gibt es in Weißenburg 6 etliche Beispiele, welche den Gaimersheimer Zähnen sehr ähnlich sind. Aus den Abb. 10 und 27 geht eine weitgehende Übereinstimmung in der Häufigkeitsverteilung einiger Merkmale hervor, während in anderen deutliche Unterschiede festzustellen sind (Abb. 9, 25–26, 28–29). Von einer artlichen Übereinstimmung beider Populationen kann nicht gesprochen werden; indessen sind bei den Weißenburger Zähnen noch so auffallende Züge der Gaimersheimer Form erhalten, daß an einem phylogenetischen Zusammenhang nicht gezweifelt zu werden braucht. Auch sehe ich keine Notwendigkeit, für die Art aus Gaimersheim eine neue Gattung aufzustellen. Sie darf als selbständige Art derselben Gattung und als Vorfahre der aus Weißenburg 6 beschriebenen Form angesehen werden: *Pseudotheridomys pusillus* (vgl. FAHLBUSCH 1969).

3.2.3. Weißenburg 6–Haslach–Bissingen

Die Besonderheit der aus dem Aquitan von Weißenburg 6 stammenden Population von *Pseudotheridomys* besteht darin, daß sie neben den im vorangehenden Kapitel aufgezeigten Beziehungen zu der kleinen Art aus Gaimersheim auch Übereinstimmungen mit dem Typusmaterial zu *Pseudotheridomys parvulus* aus dem höheren Aquitan von Haslach b. Ulm aufweist (FAHLBUSCH 1968, S. 229). Da diese Kollektion nur aus wenigen Stücken besteht, bleibt die volle Variationsbreite der Art – zumindest für die Typuslokalität – unbekannt. Dieser Umstand verbietet auch nähere Aussagen über die Beziehungen zu den aus dem Aquitan angeführten und als *Pseudotheridomys parvulus* bestimmten Gebißresten, für welche eine zusammenfassende Bearbeitung und detaillierte Beschreibung bisher fehlt (z.B. HÜRZELER 1945, S. 659; STEHLIN & SCHAUB 1951, S. 128 u. 293; SCHAUB 1953, S. 47; TOBIEN 1960, S. 14; THALER 1966, S. 174; HUGUENEY & MEIN 1968, S. 190). Daß sie mit *Pseudotheridomys parvulus* identisch oder nahe verwandt sind, braucht und soll hier nicht angezweifelt werden. Um die tatsächlichen phylogenetischen Beziehungen zwischen allen diesen Resten zu verstehen, bedarf es der Ergänzung und genaueren Untersuchung aquitaner *Pseudotheridomys*-Populationen.

Die noch mangelhaften Kenntnisse der Art *Pseudotheridomys parvulus* erschweren auch das Verständnis der Beziehungen zwischen dieser Art und unserem unterburdigalen Material. Hierin gibt es in wechselnder Anzahl Zähne, die mit *Pseudotheridomys parvulus* so nahe verwandt sind, daß sie – für sich betrachtet – zu dieser Art gestellt werden müßten.

Das ist der Tatbestand, der hier festgehalten werden soll; auf die daraus sich ergebenden Probleme für die Beurteilung der unterburdigalen Eomyiden soll im nächsten Kapitel eingegangen werden.

3.2.4. Bissingen–Wintershof-West–Schnaitheim

Bei der ersten Bearbeitung der Eomyiden von Wintershof-West durch DEHM (1950a, S. 405) wurde bereits die große Variabilität im Kronenbau der Zähne betont. Dabei wurde dem „Mittelsporn" der Oberkieferzähne besondere Beachtung geschenkt (S. 411): „Nach ihrem Schmelzrelief teilen sich die oberen Zähne in zwei Gruppen, welche durch einige Übergangsformen miteinander verbunden werden." Die Vereinigung dieser verschiedenen Gruppen durch DEHM in einer einzigen Art „*Eomys lophidens*" wurde bereits 1953 von Dr. SCHAUB in einem privaten Briefwechsel mit Prof. DEHM angezweifelt (vgl. Kap. 1.3., S. 15) und hat auch in den folgenden Jahren zu einer unterschiedlichen Beurteilung des Wintershofer Materials geführt (TOBIEN 1960, S. 14; ČTYROKÝ, FEJFAR & HOLÝ 1964, S. 145; HUGUENEY & MEIN 1968).

Die nach erneuter Vermessung des gesamten Eomyiden-Materials von Wintershof-West[1] angefertigten Längen-Breiten-Diagramme (Abb. 38) lassen bereits erkennen, daß einige besonders große Stücke – darunter der Holotypus zu *Eomys lophidens* – am Rande oder oberhalb der normalen Variationsbreite liegen und durch einen auffallend plumpen Bau von den übrigen Zähnen abweichen. Die Sonderstellung der insgesamt nur 12 Stücke wurde aber erst nach Bearbeitung der Zähne von Bissingen klar, welche von SCHALK (1957, S. 102) als *Eomys lophidens* bestimmt und mit der Wintershofer Form übereinstimmend bezeichnet wurden. Für dieses umfangreiche Material zeigen weniger die Längen-Breiten-Diagramme (Abb. 37) als die Häufigkeitsverteilungen der Einzelmaße (Abb. 21–23, 30–34) deutliche Inhomogenitäten an. Die größeren Maße in Verbindung mit morphologischen Charakteristika (plumper Kronenbau, Haupthöcker deutlicher, $m_{1/2}^{1/2}$ mit H-förmiger Gratanordnung, Transversalgrate nicht so hoch und schmal) ließen ohne Schwierigkeiten knapp ⅓ der Zähne von den restlichen aussondern, welche mit Sicherheit eine selbständige Gruppe bilden. Auch in der Häufigkeitsverteilung mehrerer morphologischer Merkmale zeigen diese Zähne von Bissingen gegenüber dem restlichen Material merkliche Unterschiede und lassen eine andere und oftmals größere Variationsbreite erkennen. Mit der vorher erwähnten kleinen Kollektion von Wintershof-West und 12 Einzelzähnen aus der Schnaitheimer Spaltenfüllung müssen sie – auf den Holotypus zu „*Eomys*" *lophidens* aus Wintershof-West bezogen – von dem restlichen Material getrennt werden.

Obwohl diese Art noch mehr Ähnlichkeit mit dem oligozänen *Eomys* besitzt als der anschließend zu besprechende *Ligerimys*, sind die Unterschiede doch zu groß, um in jener Gattung zu verbleiben: Der Kronenbau ist nicht mehr „cricetoid" mit erhöhten Haupthöckern, sondern besitzt eine ± ebene Oberfläche; die Transversalgrate verlaufen an den unteren Zähnen nach vorne, an den oberen transversal oder leicht nach rückwärts. Von *Pseudotheridomys* sind die Zähne durch den unvollkommenen oder fehlenden Mesoloph und durch die weiten, flachen Synklinalen unterschieden. Die Art steht der Gattung *Ligerimys* wesentlich näher als *Eomys* und muß daher als *Ligerimys lophidens* bezeichnet werden.

Damit sind aber noch nicht jene Schwierigkeiten geklärt, welche bei der Beurteilung der Eomyiden von Wintershof-West entstanden waren und wesentlich von folgender Frage

[1] Die von FAHLBUSCH (1968, S. 235) als *Apeomys tuerkheimae* beschriebenen vier Einzelzähne bleiben hier unberücksichtigt.

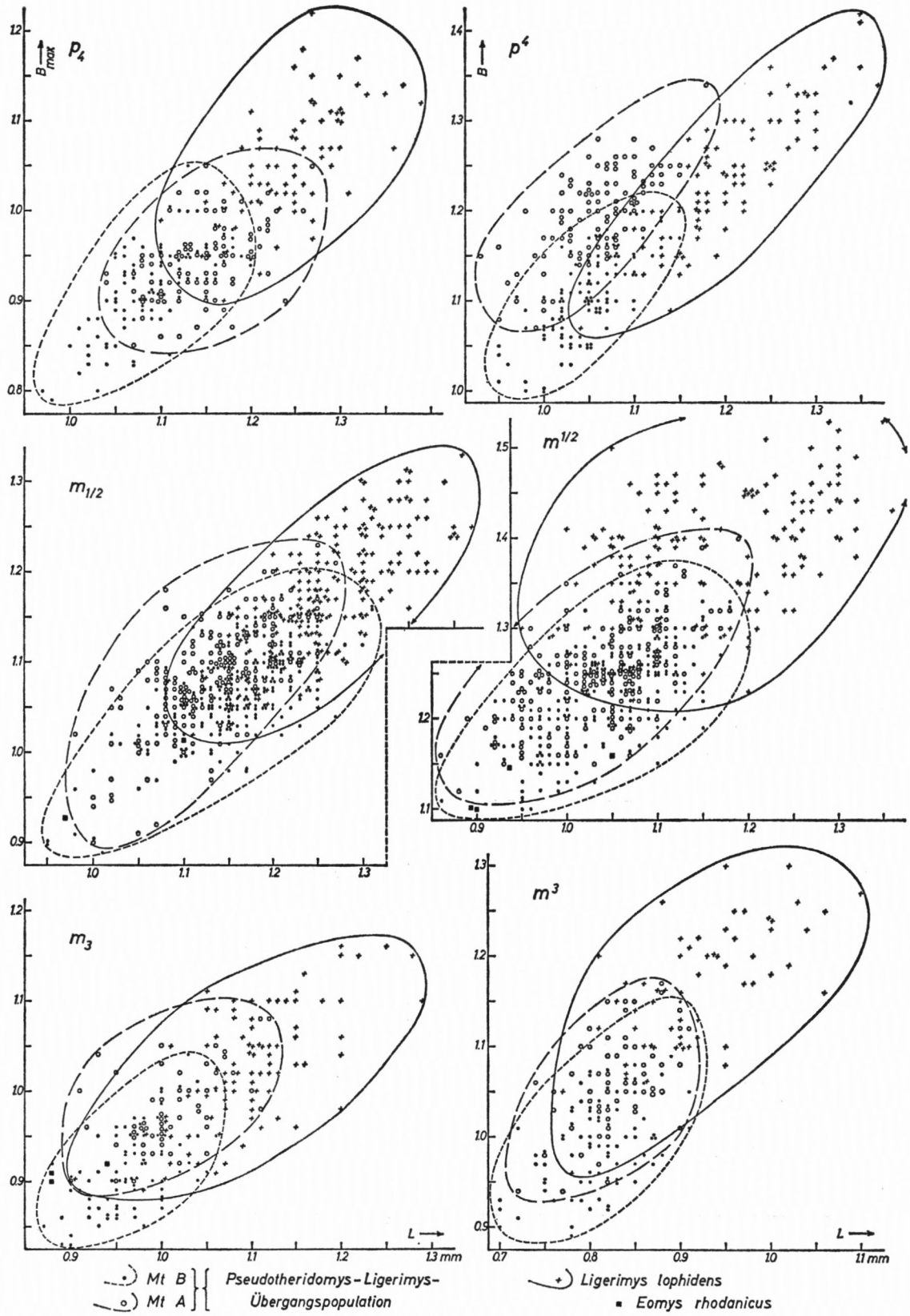


Abb. 37. Längen-Breiten-Diagramme für die Eomyidenzähne aus dem unteren Burdigal von Bissingen.

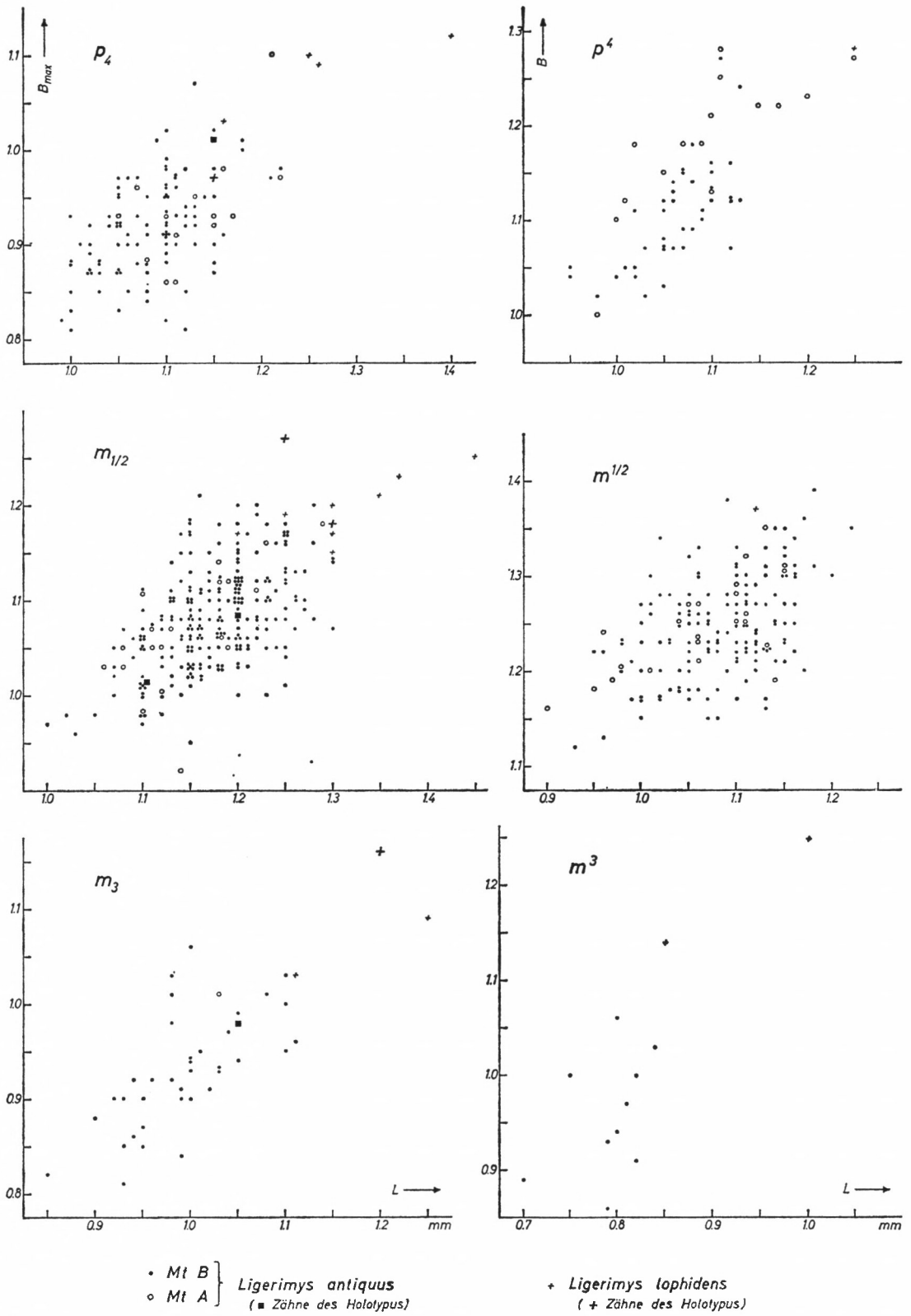


Abb. 38. Längen-Breiten-Diagramme für die Eomyidenzähne aus dem unteren Burdigal von Wintershof-West.

ausgingen: Sind die oberen Molaren mit und ohne Mesoloph einer einzigen taxonomischen Einheit zuzuordnen (DEHM 1950 a, S. 413) oder gehören sie verschiedenen Gattungen an (SCHAUB, vgl. Kap. 1.3., S. 15; TOBIEN 1960, S. 14)?

Nach Ausscheiden der als *Ligerimys lophidens* bestimmten Zähne von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim[1] liegen große Mengen von Zähnen vor, für welche diese Frage diskutiert werden muß. Aus der Analyse zahlreicher morphologischer Merkmale (Abb. 8, 11, 12, 24, 27, 29) und einiger Maße und Indizes (Abb. 21, 23, 30, 31, 34) ging hervor, daß die Verteilungen für die Zähne von Bissingen und Wintershof-West zwei ± deutlich markierte Maxima erkennen lassen. Besonders auffällig sind die Unterschiede in der Ausbildung des Mesolophs der oberen Zähne und für den Verlauf der Transversalgrate an den unteren. Schon nach diesen Merkmalen lassen sich 85–90 % der oberen und 70–80 % der unteren Backenzähne in zwei Gruppen aufteilen. Von den restlichen Exemplaren sind etliche unter Einbeziehung weiterer Merkmale nochmals einer der beiden Gruppen zuzuordnen. Für einen verbleibenden Teil von ca. 5–10 % dagegen ist eine Zuordnung zu beiden möglich.

Die nach morphologischen Merkmalen mehr oder minder sicher zu unterscheidenden Einheiten wurden im Verlauf dieser Arbeit zunächst als Morphotypen A und B bezeichnet, die folgendermaßen charakterisiert werden können:

Morphotyp A: Krone etwas erhöht, Synklinalen schmal und tief. Obere Backenzähne mit langem, selten unterbrochenem Mesoloph von gleicher Höhe wie die übrigen Transversalgrate. Längsgrat gelegentlich unterbrochen. Innensynklinale stark nach vorne gebogen. Außensynklinalen I, II und IV labialwärts meistens, III nicht selten geschlossen. Untere Backenzähne mit ± parallel verlaufenden und von der lingualen Seite aus etwas nach vorne gerichteten Transversalgraten. Mesolophid lang, fast immer mit dem Metaconid verbunden. Anterolophid am p_4 ein nur selten unterbrochener Verbindungsgrat zwischen Protoconid und Metaconid, an m_{1-3} meist nur auf der lingualen Kronenseite ausgebildet oder auch fehlend. Längsgrat nicht selten unterbrochen, stets dem labialen Kronenrand näher als dem lingualen. Innensynklinalen I, II und IV lingualwärts überwiegend geschlossen, Innensynklinale III geschlossen oder flach abgeriegelt, selten offen. – Diese Merkmale entsprechen völlig denen, die von *Pseudotheridomys parvulus* bekannt sind.

Morphotyp B: Krone mit schmalen, hohen Graten, welche die als solche kaum mehr hervortretenden Haupthöcker verbinden, und weiten, tiefen Synklinalen. Obere Bakkenzähne meistens ohne Mesoloph, ein solcher nur selten als Rudiment in Form eines kurzen Spornes am Längsgrat oder/und am labialen Kronenrand vorhanden. Längsgrat selten unterbrochen. Innensynklinale häufig nicht so stark nach vorne gebogen wie beim Morphotyp A. Außensynklinalen I und IV häufig nur flach abgeriegelt oder offen, II und III meistens vereinigt und labialwärts offen. Untere Molaren stets mit langem Mesolophid, das sich häufig mit dem Metaconid verbindet. Mesolophid und Hypolophid vom Längsgrat aus lingualwärts oft divergierend. Anterolophid am p_4 gelegentlich unterbrochen, am m_{1-3} meistens lang und mit flacher labialer Fortsetzung. Längsgrat häufig auf oder lingualwärts der longitudinalen Kronenmediane gelegen, selten unterbrochen. Innensynklinale III meistens offen, nur selten flach abgeriegelt; Innensynklinale IV oft nur flach abgeriegelt oder offen. – Diese Merkmale entsprechen weitgehend denen, die von *Ligerimys florancei* bekannt sind.

---

[1] Die wenigen Stücke von *Eomys rhodanicus* (vgl. S. 92) und *Apeomys tuerkheimae* bleiben vorerst unberücksichtigt.

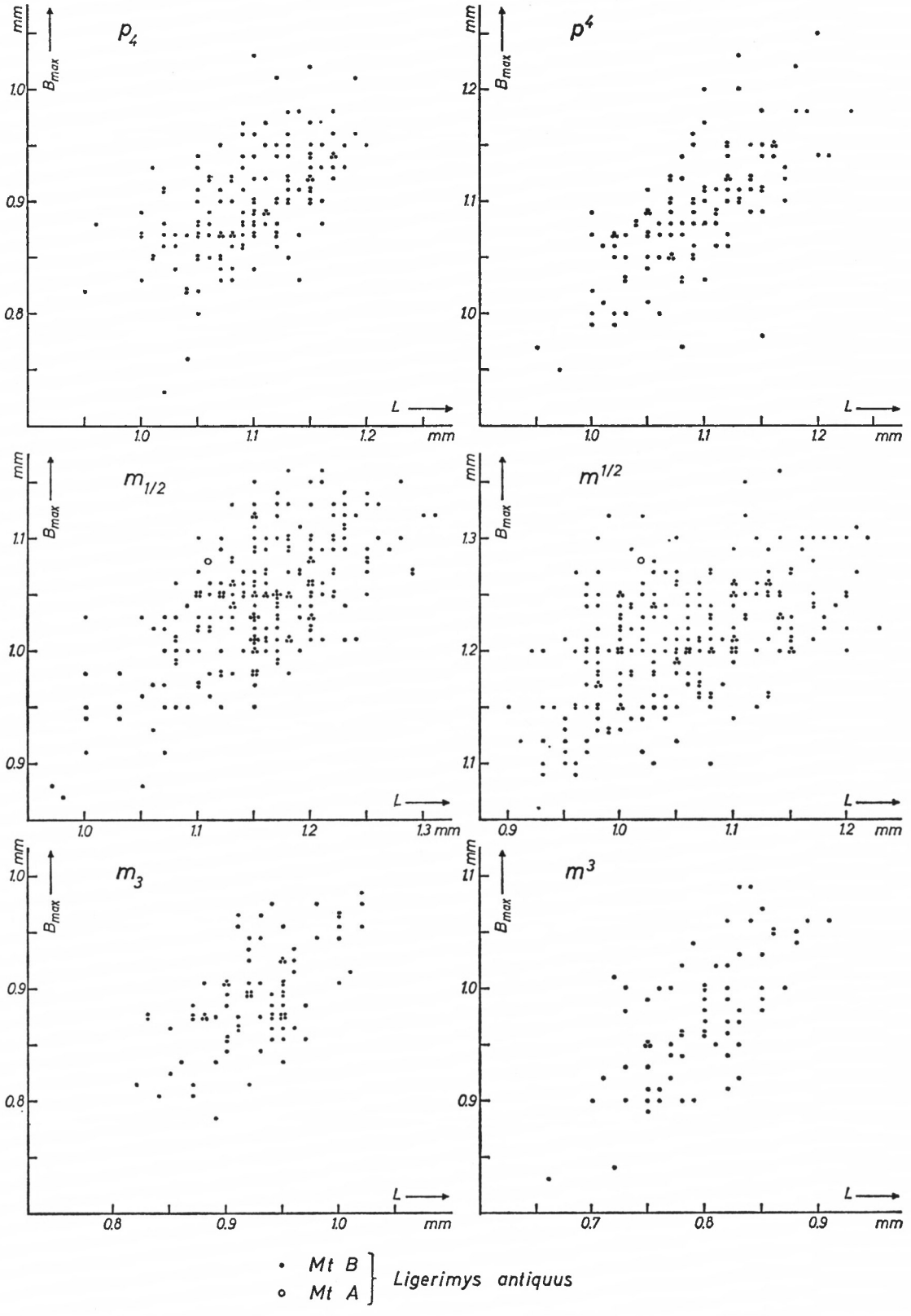


Abb. 39. Längen-Breiten-Diagramme für die Eomyidenzähne (ohne *Ligerimys lophidens*) aus dem unteren Burdigal von Schnaitheim.

Nach einer auf Grund dieser morphologischen Unterschiede vorgenommenen Zuordnung der Einzelzähne bzw. Kiefer auf die beiden Morphotypen A und B beobachtet man an den drei Fundorten voneinander deutlich abweichende Häufigkeiten. Die ermittelten Prozentzahlen sind folgende[1]:

	Morphotyp A	Morphotyp B
Schnaitheim	0,2%	99,8%
Wintershof-West	ca. 11 %	ca. 89 %
Bissingen	ca. 44 %	ca. 56 %

Bevor der Versuch unternommen werden kann, das Nebeneinander dieser beiden Morphotypen zu erklären und ihre taxonomische Bedeutung zu erfassen, muß etwas näher auf die Zwischenformen eingegangen werden. Während aus den Maßen keinerlei Anhaltspunkte für die Beziehungen der beiden Morphotypen zueinander ersichtlich sind, konnte bei der morphologischen Analyse gezeigt werden, daß für viele der untersuchten Merkmale Zähne vorhanden sind, welche in dem betreffenden Detail eine intermediäre Stellung einnehmen. Für die in den Abb. 16 und 17 dargestellten $m^{1/2}$ ist es bezüglich der Ausbildung des Mesolophs nicht möglich, eine sichere Grenze zwischen den Morphotypen A (Abb. 16 a–b, 17 a–b) und B (Abb. 16 l–m, 17 k–l) zu ziehen; der Übergang, der zwischen beiden besteht, ist kontinuierlich und könnte durch weitere Beispiele noch vervollständigt werden. Die gleiche Beobachtung ergibt sich bei Betrachtung anderer Merkmale der Oberkieferzähne (Abb. 11–12). Eine Auswahl von oberen Prämolaren und dritten Molaren ist auf den Taf. 4–5 abgebildet. – Bei den Unterkieferzähnen ist die Anzahl der intermediären Formen noch größer und damit eine gegenseitige Abtrennung der Morphotypen noch schwieriger. Die Abb. 24, 27 und 29 zeigen die Häufigkeitsverteilungen für einige Merkmale und die Anzahl der Zwischenformen. Auf den Taf. 6–10 sind von den Fundorten Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim jeweils mehrere Zähne abgebildet, welche erkennen lassen, daß sich weder nach einzelnen morphologischen Details noch nach der Gesamtheit der Merkmale eine sichere Trennung der beiden Morphotypen vornehmen läßt.

Aus den Beobachtungen ergibt sich also, daß wir es mit einem morphologisch inhomogenen Material zu tun haben, das aus zwei, durch Übergangsformen untereinander verbundenen Morphotypen zusammengesetzt ist, welche zwei gut definierten Gattungen – *Pseudotheridomys* aus dem Aquitan und *Ligerimys* aus dem Burdigal – entsprechen. Wie ist dieser Tatbestand zu deuten?

1. Die nächstliegende Annahme könnte darin bestehen, daß die Gattung *Pseudotheridomys* im Laufe des oberen Aquitans und unteren Burdigals von der in einem anderen Gebiet entstandenen und nach Mitteleuropa eingewanderten Gattung *Ligerimys* allmählich verdrängt worden sei. Bei einer derartigen Deutung, welche z.B. hinter der von SCHAUB (Kap. 1.3., S. 15) geäußerten Meinung vermutet werden könnte, würden die Zwischenformen nicht zu erklären sein.

2. Weiterhin muß erwogen werden, ob es sich um eine Vermischung von zwei Gattungen unterschiedlichen geologischen Alters handelt, also des mittel- bis oberaquitanen *Pseudotheridomys* und des mittel- bis oberburdigalen *Ligerimys*. Dagegen sprechen die Befunde an allen anderen Faunenbestandteilen, insbesondere aus der Spaltenfüllung von Wintershof-West, bei denen eine derartige Vermischung nicht besteht. Die Fundumstände an den drei Lokalitäten geben keinerlei Hinweis auf eine zu verschiedenen Zeiten erfolgte Füllung

[1] Bei Kiefern wurden die jeweils vorhandenen Zähne einzeln gezählt.

der Spalten oder auf Umlagerungsvorgänge. Ferner müßte eine derartige Annahme mit der Unwahrscheinlichkeit operieren, daß gerade bei drei Fundorten von sehr ähnlichem Alter eine Vermengung gleicher Arten stattgefunden hätte. Außerdem bliebe auch in diesem Fall die Frage nach der Bedeutung der Übergangsformen zwischen beiden Morphotypen offen.

3. Von DEHM (1950a, S. 413) wurde die Frage erörtert, ob es sich um eine in zwei Formen geteilte Art handeln könne, „welche zweierlei, aber noch nicht allzu getrennte Lebensweisen führten, etwa räumlich benachbarte Biotope, Wald oder Steppe, einnahmen oder zeitlich unterschiedenen Umtrieb, etwa bei Tag oder bei Dämmerung, pflegten." Ähnliche Überlegungen wurden auch von HRUBESCH (1957a, S. 47) für *Melissiodon dominans* von Schnaitheim angestellt. Das würde bedeuten, daß bei allen drei Fundstellen jeweils beide Biotope im Einzugsbereich der Spalten lagen, was höchst unwahrscheinlich ist. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß die beiden Morphotypen durch Unterschiede ausgezeichnet sind, welche auf dem Niveau von Gattungen und damit erheblich über dem Maß liegen, das von rezenten Nagern der gleichen Art aus verschiedenen Biotopen oder mit unterschiedlicher Lebensweise bekannt ist. – Die beiden Morphotypen von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim als Vertreter einer Art aus unterschiedlichen Biotopen oder mit abweichender Lebensweise ansehen zu können, erscheint mir höchst fraglich und wurde auch von DEHM für nicht wahrscheinlich gehalten.

4. Daß es sich bei den zu beobachtenden Unterschieden zwischen den Morphotypen A und B nicht um einen Sexualdimorphismus handeln kann, wurde von DEHM (1950a, S. 413) für das Material von Wintershof-West bereits gezeigt; auch HRUBESCH (1957a, S. 50) lehnte für einen ähnlichen Fall eine derartige Deutungsmöglichkeit ab. – Für die Eomyiden mit bzw. ohne Mesoloph von Wintershof-West meinte DEHM (1950a, S. 413), es könnte sich bei diesen Merkmalen „lediglich um Eigenschaften ohne selektiven Wert handeln, welche nicht gleichwertig, sondern dominant-rezessiv vererbt werden; die Annäherung des tatsächlichen Verhältnisses beider Hauptformen von 1 : 4 an das theoretische 1 : 3 bei rezessiven und dominanten Merkmalen spricht meines Erachtens zugunsten dieser zweiten Möglichkeit." Die völlig anderen Zahlenverhältnisse, die sich für das Material von Bissingen und Schnaitheim (s. o. S. 89) ergeben, sprechen gegen eine solche Deutung.

5. Schließlich bietet sich eine Möglichkeit der Erklärung an, nach welcher die Zähne von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim als verschiedene Stadien eines phylogenetischen Entwicklungsprozesses von der Gattung *Pseudotheridomys* zur Gattung *Ligerimys* zu betrachten sind, den man sich folgendermaßen vorstellen kann: Im Laufe des Aquitans sind als Folge einer oder mehrerer Mutationen Zähne entstanden, welche durch weitere Synklinalen, einen etwas abweichenden Verlauf der Transversalgrate und gelegentliche Unterbrechung oder völliges Fehlen des Mesolophs ausgezeichnet waren, aber Bestandteile geschlossener *Pseudotheridomys*-Populationen blieben. Als derartige frühe Stadien können einige Zähne von Weißenburg 6 angesehen werden. In Populationen des höheren Aquitans nehmen solche Zähne an Häufigkeit zu; bisher fehlt es hierfür an ausreichenden Belegen; daß sie aber vorhanden waren, geht aus den von STEHLIN & SCHAUB (1951, Abb. 186) dargestellten Zähnen hervor. An der Wende vom Aquitan zum Burdigal bestanden die Populationen zu etwa gleichen Teilen aus konservativen (Morphotyp A) und fortschrittlichen (Morphotyp B) Elementen, welche bedingt miteinander fortpflanzungsfähig gewesen sein müssen (relativ geringe Zahl der Übergangsformen!). Dem Morphotyp B darf dabei ein leichter Selektionsvorteil zugeschrieben werden, der aber vermutlich nicht im Zahnbau, sondern viel eher in physiologischen oder auch osteologischen Merkmalen bestanden haben mag. Es muß jedoch angenommen werden, daß die Tiere stets Angehörige geschlossener

Populationen blieben. In der Fauna von Bissingen überwiegt bereits der Morphotyp B geringfügig, in derjenigen von Wintershof-West stark. In Schnaitheim stellt der Morphotyp B den weitaus größten Teil der Population. Damit dokumentieren die Zähne dieser Spaltenfüllungen drei Stadien aus dem zweiten Teil eines im Aquitan begonnenen Evolutionsprozesses, der noch im unteren Burdigal abgeschlossen wurde. Einige aus dem Aquitan und Burdigal der Schweiz und Frankreichs (STEHLIN & SCHAUB 1951; HUGUENEY & MEIN 1968, S. 190) bekanntgewordene Kollektionen zeigen an, daß dieser Prozeß nicht auf den süddeutschen Raum beschränkt war, sondern sich in Mittel- und Westeuropa gleichermaßen vollzog.

Dieser Deutung der Befunde, die auf einem ungewöhnlich reichen Material beruhen, muß meines Erachtens vor allen anderen Versuchen der Vorzug gegeben werden. Sie deckt sich bezüglich der Beurteilung der Population von Wintershof-West im Ergebnis mit der Ansicht von DEHM insofern, als die beiden Morphotypen („Gruppen") einer einzigen Population derselben Art zuzuordnen sind. Die Annahme, daß es sich um Vertreter zweier Gattungen (mit bzw. ohne Mesoloph als wesentlichem Unterscheidungsmerkmal) handelt, läßt sich auf Grund des neuen Materials nicht länger aufrechterhalten; auch wurde dabei zu wenig berücksichtigt, daß selbst *Ligerimys* an den Oberkieferzähnen zwar keinen Mesoloph besitzt, der entsprechende Grat an den Unterkieferzähnen dagegen immer vorhanden und sehr lang ist.

Aus den rein paläontologischen Überlegungen kann für die stratigraphische Einstufung der Spaltenfüllungen von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim gefolgert werden, daß – über die bereits bekannte Zuordnung aller Fundorte zum unteren Burdigal hinausgehend – die Fauna von Bissingen etwas älter, die von Schnaitheim etwas jünger als diejenige von Wintershof-West sein muß.

Auf die taxonomischen und nomenklatorischen Probleme, die sich aus den vorangehenden Überlegungen ergeben, soll im Kap. 3.3.4. gesondert eingegangen werden. An dieser Stelle sei vorläufig nur festgehalten, daß für die Bissinger Population, welche den Übergangscharakter am deutlichsten zeigt, auf eine Benennung verzichtet wurde: Sie kann nicht mehr *Pseudotheridomys* und noch nicht *Ligerimys* genannt werden. In Wintershof-West und Schnaitheim überwiegt der *Ligerimys*-artige Anteil der Zähne so stark, daß diese Populationen zur Gattung *Ligerimys* gestellt werden müssen. Die Begründung der spezifischen Abtrennung der Wintershofer und Schnaitheimer Zähne als *Ligerimys antiquus* n. sp. wird im Kap. 3.2.5. gegeben werden.

Ein Versuch, den zunächst relativ-stratigraphisch verfolgten Übergang von der Gattung *Pseudotheridomys* in die Gattung *Ligerimys* zur absoluten Zeit in Beziehung zu setzen, soll im Kap. 3.4.7. unternommen werden.

Nun läßt das Material der drei unterburdigalen Spaltenfüllungen nicht nur einen Teil der Evolution der Gattung *Ligerimys* verfolgen, sondern zusätzlich einige intraspezifische Veränderungen. Für mehrere Merkmale des Morphotyps B sind zwischen Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim deutliche Verschiebungen der Häufigkeitsverteilungen festzustellen (z.B. Abb. 11, 24, 26, 27, 29). Sie belegen die fortgesetzte, allmähliche Abwandlung, welche jedoch nur mit Hilfe eines großen Materials faßbar ist und für den überblickbaren Zeitraum als intraspezifisch zu werten ist. Im nächsten Kapitel werden wir sehen, daß sich die hier bereits erkennbaren Entwicklungstendenzen im Laufe des Burdigals fortsetzen und zur Ausbildung einer neuen Art führen.

Der Vollständigkeit halber sei an dieser Stelle noch das Vorkommen von *Apeomys tuerkheimae* aus Wintershof-West (4 Zähne) und Schnaitheim (9 Zähne) erwähnt. Diese morphologisch weit abseits aller anderen Eomyiden stehende Art wurde früher (FAHL-

BUSCH 1968) bereits besprochen. – Überraschend war der Nachweis von zehn Einzelzähnen in der Fauna von Bissingen, welche so weitgehende Übereinstimmungen mit dem oligozänen *Eomys* zeigen, daß sie zu dieser Gattung gestellt werden müssen; selbst die Ähnlichkeit mit der Art *E. zitteli* ist auffallend groß. Daß es sich bei diesen Stücken nicht um eine Folge irgendwelcher Aufarbeitungsvorgänge handeln kann, wird durch ihren Erhaltungszustand belegt, ferner dadurch, daß entsprechende Zähne kürzlich auch im Mittel-Miozän von Frankreich (HUGUENEY & MEIN 1968) gefunden wurden. Die von HUGUENEY & MEIN (1968, S. 194) beschriebenen drei Zähne aus dem oberen Burdigal von Vieux Collonges, für welche die Art *Eomys? rhodanicus* aufgestellt wurde, sind teilweise etwas größer als die Bissinger Zähne. So lange aber nicht ein umfangreicheres Material bekannt ist, dürfen die süddeutschen Belegstücke zu dieser Art gestellt werden; über ihre Beziehungen zu *Eomys zitteli* kann vorerst nichts Definitives ausgesagt werden.

3.2.5. Schnaitheim–Erkertshofen

Bei einer ersten Durchsicht der großen Anzahl von *Ligerimys*-Zähnen aus Schnaitheim[1] und Erkertshofen sind sich die Zähne ähnlich. Aber die detaillierte Analyse ergibt merkliche Unterschiede zwischen beiden Populationen.

Die Maße der Erkertshofener Zähne liegen durchschnittlich um etwa 8–12% höher (Abb. 21–23, 30–34), außerdem ist für die ersten und zweiten Molaren eine stärkere Differenzierung erkennbar. Aus den Verhältnissen der Zahnlängen zueinander (Tab. 7, S. 67) ist zu ersehen, daß in Erkertshofen die p_4^4 etwas länger, die m^3 deutlich kürzer sind als in Schnaitheim.

Auch in einigen morphologischen Merkmalen bzw. deren Häufigkeitsverteilungen sind Differenzen vorhanden: Die Innensynklinale der oberen Molaren ist in Erkertshofen durchschnittlich weniger stark gebogen (Abb. 11), die Außensynklinalen sind stärker geöffnet (Abb. 12). Der auffallendste Unterschied besteht im Verlauf der Transversalgrate an den Unterkieferzähnen (Abb. 24): Während an den Schnaitheimer $m_{1/2}$ das Mesolophid noch häufig transversal gestreckt ist, biegt es in Erkertshofen meistens stark nach vorne um, und das Kronenbild hat damit „den seltsamen, fast symmetrischen Stempel angenommen" (STEHLIN & SCHAUB 1951, S. 295); „Außenbucht und dritte Innensynklinale symmetrische Buchten bildend, welche die beinahe rautenförmig gestalteten Loben der Krone trennen" (loc. cit., S. 357). Weitere, mehr oder minder deutliche Unterschiede sind aus den Abb. 26–29 ersichtlich.

Die Verschiebungen, die sich in den abweichenden Häufigkeitsverteilungen der beiden Populationen dokumentieren, setzen für die meisten Merkmale (weniger die Maße) jene Entwicklungstendenzen fort, welche bereits innerhalb der unterburdigalen Belege (Morphotyp B von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim) erkennbar sind. Zwischen Schnaitheim und Erkertshofen aber sind die Differenzen zu groß, als daß die Zähne noch zu derselben Art gestellt werden können.

Es erhob sich nun die Frage, welcher dieser beiden Arten das leider nur sehr kleine Originalmaterial zu *Ligerimys florancei* STEHLIN & SCHAUB, 1951, entspricht, das folgende Stücke (im Naturhist. Museum Basel) umfaßt und in München von mir untersucht werden konnte: 3 Zähne von Suèvres (Typuslokalität; S. O. 4604–4606), 7 Zähne von St. Vincent (G. B. 1515–1521) und 1 Zahn von Hirschthal (M. M. 1541). In den Maßen gruppieren sich

[1] Die beiden Zähne des Mt A und diejenigen von *Ligerimys lophidens* und *Apeomys tuerkheimae* können in diesem Zusammenhang unberücksichtigt bleiben; vgl. Kap. 3.2.4.

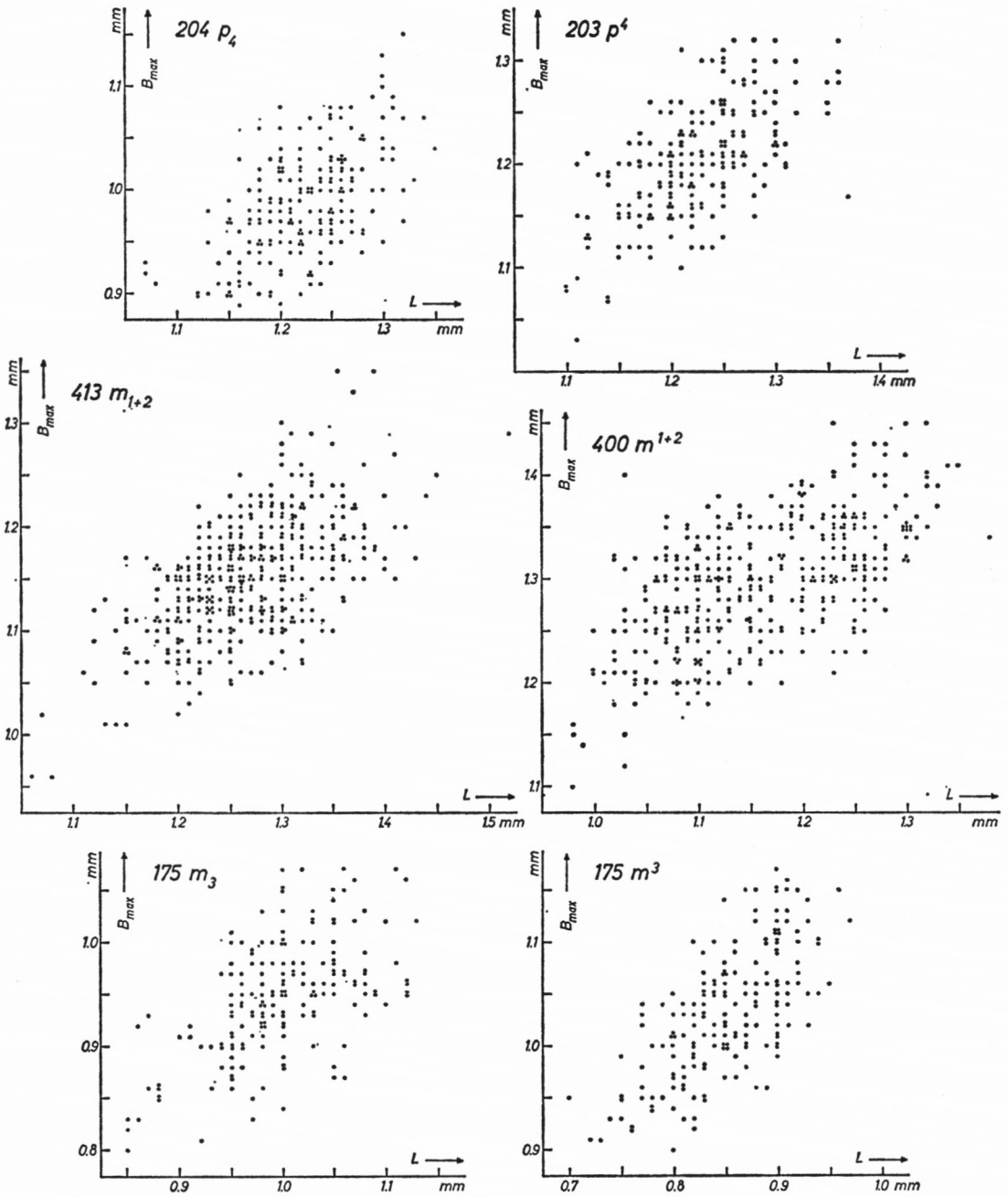


Abb. 40. Längen-Breiten-Diagramme für *Ligerimys florancei* aus dem oberen Burdigal von Erkertshofen.

diese Zähne um die für Erkertshofen errechneten Mittelwerte und liegen damit z. T. oberhalb der Variationsbereiche des Schnaitheimer Materials; nur wenige Stücke von St. Vincent würden eher denjenigen von Schnaitheim entsprechen. Bei einer Zuordnung nach der morphologischen Ausbildung einzelner Details würden alle Stücke in jene Merkmalsklassen fallen, in denen bei den Erkertshofener Zähnen die Maxima liegen. Damit ist es sicher, daß die Population von Erkertshofen als *Ligerimys florancei* zu bezeichnen ist. Die Populatio-

nen von Wintershof-West und Schnaitheim werden einer neuen, kleineren und morphologisch primitiveren Art zugeordnet: *Ligerimys antiquus* n. sp. (vgl. Kap. 3.5.4., S. 107).

3.3. Einige allgemeine Schlußfolgerungen

3.3.1. Nochmals zur Frage der Homogenität des Materials

In einem Abschnitt der Einleitung (Kap. 1.4.8.) ist bereits die Frage diskutiert worden, ob das Fossilmaterial aus Spaltenfüllungen als homogen bezeichnet werden kann, worauf nach den bisherigen Beobachtungen und Untersuchungen eine generell positive Antwort gegeben wurde. Das Studium des reichen Eomyidenmaterials läßt die folgenden ergänzenden Überlegungen zu.

Für das Material von Erkertshofen und Schnaitheim braucht seine Zugehörigkeit zu jeweils einer Art aus relativ kurzen Zeitabschnitten nicht bezweifelt zu werden. Die Zähne von Bissingen und Wintershof-West verteilen sich auf mehrere Arten; eine von ihnen umfaßt zwei verschiedene Morphotypen, deren prozentuales Verhältnis zueinander sich allmählich ändert. Die beiden Morphotypen gehören jeweils genetischen Einheiten an, welche – ebenso wie der morphologisch sehr variable *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* von Weißenburg 6 – Ausschnitte eines stammesgeschichtlichen Umbildungsprozesses von einer Form zu einer neuen repräsentieren. Irgendwelche Gründe, in diesem morphologisch inhomogenen Material eine zeitliche Inhomogenität zu erblicken, sind meines Erachtens nicht gegeben. Für die Annahme, daß es sich bei den verschiedenen Morphotypen der unterburdigalen Fundorte um Bewohner unterschiedlicher Biotope handelt, gibt es vorläufig keine Argumente.

Die große metrische Variabilität bei den Zähnen von Burgmagerbein und Treuchtlingen beruht nicht auf einer von äußeren Faktoren (Zeit, Geographie, Ökologie etc.) bedingten Inhomogenität, sondern auf einer phylogenetisch zu deutenden Zunahme der Variationsbreite, welche der Aufspaltung in mehrere taxonomische Einheiten vorangeht.

Für die Fauna von Gaimersheim dagegen besteht wahrscheinlich eine zeitliche Inhomogenität, wenn das gesamte Material gemeinsam betrachtet wird; sie geht auf eine Vermischung des Materials aus zwei geringfügig altersverschiedenen Spaltensystemen desselben Steinbruches zurück (Berger 1959; vgl. Kap. 3.2.1.).

Damit bestätigen die Untersuchungen an den Eomyiden die früheren Ergebnisse Dehms, daß die Faunen normalerweise als zeitlich – und für die hier behandelten Fundorte auch ökologisch – einheitlich angesehen werden dürfen. Die an einigen Lokalitäten festgestellte, ungewöhnlich große Variabilität (teils metrisch, teils morphologisch) hat ihre Ursache in stammesgeschichtlichen Vorgängen und darf nicht mit einer zeitlich und/oder ökologisch bedingten Inhomogenität verwechselt werden.

3.3.2. Zum Begriff der Population in der Paläontologie

Über den Begriff der Population in der Paläontologie existiert ein umfassendes Schrifttum, das an dieser Stelle keineswegs diskutiert werden soll. Es scheint aber doch angebracht, einige aus den vorangehenden Untersuchungen eines relativ großen Fossilmaterials resultierende Überlegungen anzuschließen, insbesondere im Hinblick auf die gelegentlich geäußerte Ansicht, daß man zwischen einer „paläntologischen Population" (z. B. Betten-

STAEDT 1962, S. 391) und einer „zoologischen Population" wesentliche Unterschiede sehen müsse.

Auf die Frage, ob es sich bei den hier betrachteten Zähnen einzelner taxonomischer Einheiten und Fundstellen um Belegstücke echter Populationen handele, wurde bereits durch die im vorangehenden Kapitel zusammengefaßten Schlußfolgerungen eine positive Antwort gegeben: Obwohl das Material einer Spaltenfüllung die Tiere sicher zahlreicher Generationen umfaßt (vgl. Kap. 1.4.8.), dürfen die überlieferten Zähne als Reste von Tieren angesehen werden, die einer auf ein räumlich enges Gebiet begrenzten Fortpflanzungsgemeinschaft angehört haben. Durch den Tatbestand, daß in einer solchen Gemeinschaft bis zu mehrere Hundert Generationen zusammengefaßt sind, werden die zeitlichen Grenzen des in der Zoologie verwendeten Begriffes der Population erweitert (vgl. MAYR 1967, S. 115). Andererseits gibt es keinerlei Anhaltspunkte, daß sich eine Säugetierart in ihrem Skelett oder Gebiß innerhalb der zur Diskussion stehenden Zeiträume merklich ändert. Soweit dem Säugetierpaläontologen ein Material von der in dieser Arbeit verwendeten Größenordnung zur Verfügung steht und die Einheitlichkeit dieses Materials auf Grund des Studiums der Variation gegeben ist, darf die früher von mir gegebene Definition durchaus Anwendung finden (FAHLBUSCH 1964, S. 87): „Eine Population ist die Gesamtheit der Individuen einer Art oder Rasse, die in einem geographisch und zeitlich eng begrenzten Raum eine kontinuierliche Fortpflanzungsgemeinschaft bilden." In dieser Interpretation ist der Begriff der Population für die Säugetierpaläontologie demjenigen in der Zoologie zwar nicht identisch, kommt ihm aber sehr nahe.

3.3.3. Die Populationsverschiebungen

Bei der metrischen und morphologischen Analyse der einzelnen Populationen konnte festgestellt werden, daß für vergleichbare Einheiten verschiedener Lokalitäten nur in wenigen Maßen oder Kronenmerkmalen vollständige Übereinstimmung besteht. Noch weniger ist sie gegeben, wenn die Gesamtheit der Merkmale betrachtet wird. Diese Beobachtung ist nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß es sich bei dem überlieferten Material um „Blitzlichtartige Einzelbilder der Faunenfolge" (DEHM 1950a, S. 12) und einer langen stammesgeschichtlichen Entwicklung handelt. Andererseits steht sie im Gegensatz zu einigen bisherigen Untersuchungen: Die Eomyiden von Burgmagerbein wurden von SCHALK (1957, S. 78) denjenigen von Gaimersheim verglichen und der gleichen Art zugeordnet, ohne die Unterschiede zu betonen. Die burdigalen Eomyiden von Bissingen bestimmte SCHALK (1957, S. 102) als *Eomys lophidens* und schrieb: „Form und Größe stimmen mit der Beschreibung dieser Art bei DEHM (1950, S. 407ff.) überein." Für die Zähne von Schnaitheim meinte DEHM (1939, S. 119): „gleiche Form wie auch bei Wintershof-West vorhanden"; ein Vergleich der Zähne von Schnaitheim und Wintershof-West ließ eine „Altersgleichheit nahelegen" (DEHM 1939, S. 121).

HRUBESCH (1957a) hat für die *Melissiodon*-Zähne bereits gezeigt, daß sowohl zwischen Burgmagerbein und Gaimersheim wie auch zwischen Wintershof-West und Schnaitheim merkliche Unterschiede bestehen. Durch das wesentlich größere Material an Eomyiden aus denselben Spaltenfüllungen lassen sich die Beobachtungen von HRUBESCH bestätigen.

Zwar sind für jede der vergleichbaren Lokalitäten viele Zähne vorhanden, die absolut identisch sind; deshalb jedoch in jedem dieser Fälle von Gleichheit der Arten oder gar der Populationen zu sprechen, stellt eine gefährliche Vereinfachung der wahren Verhältnisse dar und behindert das Verständnis der phylogenetischen Vorgänge. Allzuoft sind dem Paläontologen infolge zu geringen Materialumfanges enge Grenzen gesteckt; wo immer

aber größere Kollektionen zur Verfügung stehen, muß das detaillierte Studium der Populationen gefordert werden. Nur so können geringfügige Populationsverschiebungen und -umwandlungen erfaßt werden, welche allein eine sichere Grundlage für das bessere Verstehen evolutiver Vorgänge bilden können.

3.3.4. Taxonomische und nomenklatorische Probleme

Bei jeglicher Bearbeitung ± kontinuierlicher Entwicklungsreihen, welche auf großem Material beruhen, und die in der Paläontologie mehr und mehr in den Vordergrund treten, stellt sich das Problem, fließende Übergänge zwischen verschiedenen taxonomischen Einheiten nomenklatorisch und systematisch wiederzugeben.

Die bei den Eomyiden-Populationen erkennbaren Verschiebungen in Maßen und morphologischen Merkmalen sind groß genug, um jede Population von der nächstgelegenen in mehreren Details sicher zu unterscheiden. Diese Möglichkeit dahingehend zu verwenden, jede erkennbare Einheit als eine eigene Art oder Unterart zu betrachten und zu benennen, wäre ein für die Nomenklatur verhängnisvolles Vorgehen. Ebenso gefährlich wäre es jedoch, Formen, die sich in ihrem Merkmalsbestand überlappen, zum größeren Teil aber unterschiedliche Ausbildungen zeigen, ein und derselben Art zuzuordnen.

Unsere Populationen von Burgmagerbein, Treuchtlingen und Gaimersheim sind in der metrischen Variabilität sehr verschieden: Während die Zähne von Burgmagerbein und Treuchtlingen als zu jeweils einer genetischen Einheit gehörig gedeutet werden müssen, liegen in der nur wenig jüngeren Fundstelle von Gaimersheim drei unterschiedlich große Formen vor, von denen die beiden größeren morphologisch so ähnlich sind, daß sie als verschiedene Arten derselben Gattung *(Eomys)* angesehen werden müssen. Die kleinste Gaimersheimer Form weicht zwar von den beiden anderen morphologisch etwas ab, bleibt ihnen jedoch so ähnlich, daß sie – ohne Kenntnis der weiteren Entwicklung – keineswegs als besondere Gattung betrachtet zu werden brauchte. Da sie aber Tendenzen erkennen läßt, welche sie als Vorform einer später selbständigen, von *Eomys* sicher unterscheidbaren Gattung auszeichnet, darf sie bereits in diesem frühen Stadium generisch von den beiden anderen Arten getrennt werden. Die Burgmagerbeiner Zähne umfassen nahezu den gesamten Variationsbereich aller drei Gaimersheimer Arten, ohne auf diese aufgeteilt werden zu können. Diese Population ist allen Gaimersheimern gleichermaßen verwandt, kann aber mit keiner von ihnen identifiziert werden. Für die Errichtung einer neuen Art, wodurch man freilich allen Schwierigkeiten aus dem Wege ginge, reichen die Unterschiede nicht aus. Da die Mehrzahl der Burgmagerbeiner Zähne dem späteren *Eomys zitteli* entspricht, werden sie in seine Verwandtschaft gestellt: *Eomys* aff. *zitteli*.

Taxonomisch und nomenklatorisch noch schwieriger ist die Situation in der unterburdigalen Fauna von Bissingen, deren einer Teil ebenfalls als genetisch einheitliche Population angesehen werden muß, aber zu etwa gleichen Teilen aus Zähnen besteht, welche mit einigen Ausnahmen teils der Gattung *Pseudotheridomys*, teils der Gattung *Ligerimys* zugeordnet werden könnten. Um der reinen Beschreibung willen wurden die beiden Teilpopulationen als Morphotypen bezeichnet. Darunter sollen Einheiten verstanden sein, welche einer einzigen Population angehören, sich aber morphologisch voneinander durch mehrere Merkmale ± sicher unterscheiden lassen. Ihnen den Rang von Unterarten zu erteilen, halte ich wegen der Verwechslungsmöglichkeiten mit Rassen – und um solche handelt es sich nicht – für unangebracht. Die Einzelzähne jeweils den Gattungen zuzuordnen, von denen sie mit Sicherheit abstammen bzw. zu denen sie hinführen, würde die Bedeutung dieser Population verschleiern und für eine Fundstelle zwei Gattungen angeben, welche in Wirklichkeit

nicht existieren. Es wurde daher der terminologisch etwas umständliche Begriff der „Übergangspopulation" zwischen zwei an sich gut begründeten und berechtigten Gattungen gewählt, welcher die tatsächliche Situation dieser Form am besten charakterisiert. In der nächst jüngeren Population von Wintershof-West überwiegt der der jüngeren Gattung *Ligerimys* entsprechende Morphotyp B so deutlich, daß die Gesamtpopulation zur Gattung *Ligerimys* gestellt werden darf, obgleich in ihr noch *Pseudotheridomys*-artige Zähne enthalten sind.

Für die Populationen von Wintershof-West und Schnaitheim einerseits und Erkertshofen andererseits schließlich können Verschiebungen in den Häufigkeitsverteilungen mehrerer Merkmale und der Maße festgestellt werden, welche zu groß sind, um beide Populationen derselben Art *(Ligerimys florancei)* zuzuordnen. Für die ältere der beiden Formen wurde daher die Art *Ligerimys antiquus* aufgestellt (vgl. Kap. 3.5.4.). Die Unterschiede zwischen beiden Arten sind an einem größeren Material sehr deutlich und durchaus faßbar, isolierte Zähne aber nicht in jedem Fall sicher bestimmbar. Da es jedoch nicht das Ziel der Paläontologie sein kann, jedes Fossil mit einem Artnamen zu belegen, muß diese Unsicherheit zugunsten des Verständnisses stammesgeschichtlicher Umwandlungen in Kauf genommen werden.

3.3.5. Zu Fragen der Evolution

Das außerordentlich reiche Material an Eomyidenzähnen aus jeweils mehreren zeitlich einander nahestehenden Fundstellen gestattet es, einige Vorgänge intra- und interspezifischer und auch „intergenerischer" Evolution wesentlich besser zu beobachten, als es bisher bei fossilen Säugetieren möglich war. Die Dokumentation ist allerdings nicht so vollständig wie für einige Beispiele aus dem Bereich der Mikropaläontologie. Dennoch lassen die Beobachtungen an den Eomyiden ganz ähnliche Entwicklungsvorgänge erkennen.

Für die beiden Fundstellen aus dem unteren Ober-Oligozän (Burgmagerbein und Gaimersheim) ist ersichtlich, wie eine durch auffallend große Variationsbreite charakterisierte Population (Burgmagerbein) sich in drei unterscheidbare Formen (Gaimersheim) aufspaltet. Wenn eine dieser drei als Arten zu betrachtenden Taxa (vgl. Kap. 3.3.4.) einer besonderen Gattung zugewiesen wird, so geschieht das in Kenntnis der späteren Geschichte der Eomyiden. Zunächst handelt es sich hierbei weniger um ein Problem der Entstehung höherer systematischer Einheiten als um ein nomenklatorisches; eine Zuordnung der Art „*pusillus*" zur Gattung *Eomys* wäre für die Zeit des Ober-Oligozäns gleichermaßen vertretbar. Dennoch liegt hier der Ausgangspunkt für eine Entwicklungsreihe, welche zweifellos zur Gattung *Pseudotheridomys* führt. Dieses Beispiel zeigt damit erneut, daß sich die Entstehung von Gattungen auf dem Spezies-Niveau vollzieht.

Ein in Einzelheiten anders verlaufender Evolutionsprozeß kann an den Populationen von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim verfolgt werden: Aus dem Aquitan ist die Gattung *Pseudotheridomys* bekannt, aus dem Burdigal die Gattung *Ligerimys*. Beide sind morphologisch so verschieden, daß kaum ein Zweifel an der generischen Selbständigkeit dieser Taxa zu bestehen braucht. Da aus dem oberen Aquitan noch nicht genügend Material vorliegt, ist die erste Hälfte des Umbildungsvorganges von *Pseudotheridomys* zu *Ligerimys* leider weitgehend unbekannt. Es darf für diesen Zeitraum mit Populationen gerechnet werden, in denen neben einem überwiegenden Anteil von *Pseudotheridomys*-artigen Zähnen auch solche auftreten – zunächst vereinzelt, im oberen Aquitan häufiger –, welche dem burdigalen *Ligerimys* ähnlich sind, jeweils mit einigen Intermediärformen in jeder Population. Erste Anzeichen eines *Ligerimys*-artigen Gepräges können an den Zahn-

kronen einiger Stücke von Weißenburg 6 (FAHLBUSCH 1968, S. 232, Taf. 14, Fig. 6, 13, 14) gesehen werden. Der zweite Teil des Entwicklungsvorganges von *Pseudotheridomys* zu *Ligerimys* ist durch die Populationen von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim gut belegt: Der Anteil der *Ligerimys*-artigen Zähne nimmt von 56 über 89 auf 99,8% zu. Daß es sich bei diesen Verschiebungen nicht etwa um die Verdrängung einer älteren Gattung durch eine jüngere, zugewanderte handeln kann, wurde früher (Kap. 3.2.4., S. 89) bereits erörtert. Es ist damit ein Entwicklungsmodus belegt, den man als kontinuierliche Gattungsumwandlung bezeichnen kann.

Der Vorgang einer intraspezifischen Populationsverschiebung ist an den Zähnen von Wintershof-West und Schnaitheim *(Ligerimys antiquus)* zu verfolgen, welche als zur gleichen Art gehörig betrachtet werden müssen. In der Häufigkeitsverteilung der Ausbildung einzelner morphologischer Merkmale bestehen Unterschiede, welche nicht als Zufälle zu deuten sind. Sie zeigen dieselbe Tendenz, die sich in den Verschiebungen der Erkertshofener Zähne gegenüber denen von Schnaitheim in stärkerem Maße nochmals beobachten läßt. Zwischen diesen beiden Populationen sind aber die Unterschiede derartig, daß sie zu verschiedenen Arten innerhalb der Gattung *Ligerimys* gestellt werden müssen.

Ein Versuch, die in diesem Kapitel zusammenfassend dargestellten Entwicklungsvorgänge kausal zu erklären – wie es BETTENSTAEDT (1968) für die Foraminiferen getan hat – erscheint mir in unserem Falle zum gegenwärtigen Zeitpunkt verfrüht. Er müßte mit so vielen Unsicherheitsfaktoren operieren, daß keine Ergebnisse erzielt werden könnten, auf denen bei weiteren Arbeiten aufzubauen wäre.

Auf die Frage nach der absoluten Dauer der an den Eomyiden festgestellten Evolutionsvorgänge werden wir im Kap. 3.4.5. eingehen.

Dem meist nur geringen Materialumfang entsprechend blieben die älteren Bearbeitungen von Eomyiden in erster Linie eine Bestandsaufnahme des Formenschatzes. Gelegentlich beobachtete Ähnlichkeiten zwischen einzelnen Gattungen oder Arten (z.B. SCHLOSSER 1925/26, S. 379) können nur als Ansätze gewertet werden.

3.4. Zur Phylogenie der europäischen Eomyiden

3.4.1. Bisherige Ergebnisse

Die erste zusammenfassende Übersicht verdanken wir STEHLIN & SCHAUB (1951, S. 128 u. 293). Hier werden *Eomys*, *Rhodanomys* und *Ritteneria* als Glieder einer Entwicklungsreihe betrachtet – eine Ansicht, der bisher nicht widersprochen wurde. Dagegen wird der „verwandtschaftliche Zusammenhang zwischen *Pseudotheridomys* und *Eomys*... nur als ein loser betrachtet" (loc. cit. S. 130). „Offenbar in die Gruppe *Pseudotheridomys* – *Eomys*, aber als etwas abseits stehendes Glied derselben" (loc. cit. S. 132) gehört nach ihrer Meinung die zu jener Zeit noch spärlich belegte Gattung *Ligerimys*.

Von HARTENBERGER (1967, S. 600) wurde ein „Schéma hypothétique de l'évolution des Eomyidés" veröffentlicht, in dessen Zentrum die Gattung *Eomys* (Oligozän bis Pliozän) steht, mit einer zu *Rhodanomys* – *Ritteneria* führenden Seitenlinie. Als möglicherweise und frühzeitig von der *Eomys*-Reihe abstammend wird die Gattung *Pseudotheridomys* angesehen, welche zu *Ligerimys* und *Keramidomys* (als Untergattungen) führt.

HUGUENEY & MEIN (1968, S. 201) stellen *Pseudotheridomys parvulus*, *Ligerimys lophidens* und *L. florancei* in eine kontinuierliche Entwicklungsreihe; zu eigenen Linien gehören

nach ihrer Ansicht *Keramidomys thaleri – carpathicus – pertesunatoi, Eomys rhodanicus* und *Leptodontomys catalaunicus.*

Das große Material aus den süddeutschen Spaltenfüllungen gestattet es (unter Einbeziehung der von FAHLBUSCH 1968 gemachten Beobachtungen), die phylogenetischen Beziehungen einiger europäischer Eomyiden mit größerer Sicherheit zu erläutern (vgl. dazu Abb. 41 und Taf. 11).

3.4.2. Die *Eomys*-Reihe

Die Herkunft und Frühgeschichte der europäischen Eomyiden muß vorläufig noch als unbekannt bezeichnet werden. Das Vorkommen von *Eomys zitteli* in den Phosphoriten des Quercy führte dazu, das Alter dieser Art mit „Oligozän" anzugeben. Die Übereinstimmung der derzeit bekannten Stücke aus diesen Vorkommen mit den reichen Belegen von Gaimersheim läßt vermuten, daß sie aus einer oder einigen relativ jungen – oberoligozänen – Spalten des Quercy stammen, auch wenn ein großer Teil der Phosphorit-Faunen sicher älter ist. – Ebenfalls große Unsicherheit besteht über den von LAVOCAT (1951, S. 40) erwähnten *Eomys antiquus* aus dem unteroligozänen Kalk von Ronzon. Wenn die Herkunft dieses einen Kiefers gesichert ist, handelt es sich dabei um den ältesten Vertreter europäischer Eomyiden.

Eingehendere Untersuchungen erfordern noch die wiederholt erwähnten möglichen Beziehungen zu den Eomyiden des nordamerikanischen Unter-Oligozäns. Es liegt nahe, den Ursprung der Gattung *Eomys* in einer der morphologisch z. T. sehr ähnlichen amerikanischen Formen zu suchen. Dennoch sollte auch für das europäische Unter- und Mittel-Oligozän mit weiteren Funden gerechnet werden, da der Faunenaustausch zwischen dem Ober-Eozän bzw. untersten Oligozän und dem ausgehenden Oligozän offenbar zum Erliegen kam.

Eine reiche Dokumentation auf europäischem Boden beginnt mit dem unteren Ober-Oligozän (Burgmagerbein, Treuchtlingen und Gaimersheim). In dieser Zeit ist eine beginnende Differenzierung erkennbar, welche zu einer Aufspaltung in zwei *Eomys*-Arten von unterschiedlicher Größe führt: *Eomys zitteli* und *E. major*. Eine Weiterentwicklung erfährt die *Eomys*-Reihe in den Gattungen *Rhodanomys* und *Ritteneria* (Ober-Oligozän bis Aquitan), welche sich überwiegend in Westeuropa vollzog.

Unerwartet junge Belege mehrerer, dem oberoligozänen *Eomys* morphologisch sehr ähnlicher Formen wurden in den letzten Jahren im mittleren und oberen Miozän und Pliozän entdeckt (BRUIJN 1965, S. 183, Taf. 6, Fig. 18: *Eomys* sp.; HARTENBERGER 1967, S. 601: *Eomys catalaunicus;* HUGUENEY & MEIN 1968, S. 194: *Eomys? rhodanicus;* diese Arbeit, Kap. 3.2.4., S. 92). HUGUENEY & MEIN glauben, „*Eomys*" *catalaunicus* der nordamerikanischen Gattung *Leptodontomys* zuordnen zu müssen. Da es sich überall nur um wenige Stücke handelt, können deren Beziehungen untereinander und zu den oligozänen *Eomys*-Arten noch nicht beurteilt werden. Sie zeigen aber, daß die *Eomys*-Reihe im Miozän wahrscheinlich noch eine Fortsetzung und eine gewisse Weiterentwicklung erfuhr.

Die mit Sicherheit von *Eomys* abzuleitende *Rhodanomys-Ritteneria*-Reihe soll hier unberücksichtigt bleiben, da die Gattung *Rhodanomys* gleichzeitig mit meinen eigenen Untersuchungen von Mme. HUGUENEY, Lyon, bearbeitet wurde.

3.4.3. Die *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Reihe

In der unteroligozänen Fauna von Gaimersheim ist erstmals eine von *Eomys zitteli* und *E. major* unterscheidbare, kleine Art *(Pseudotheridomys pusillus)* erkennbar, welche aber

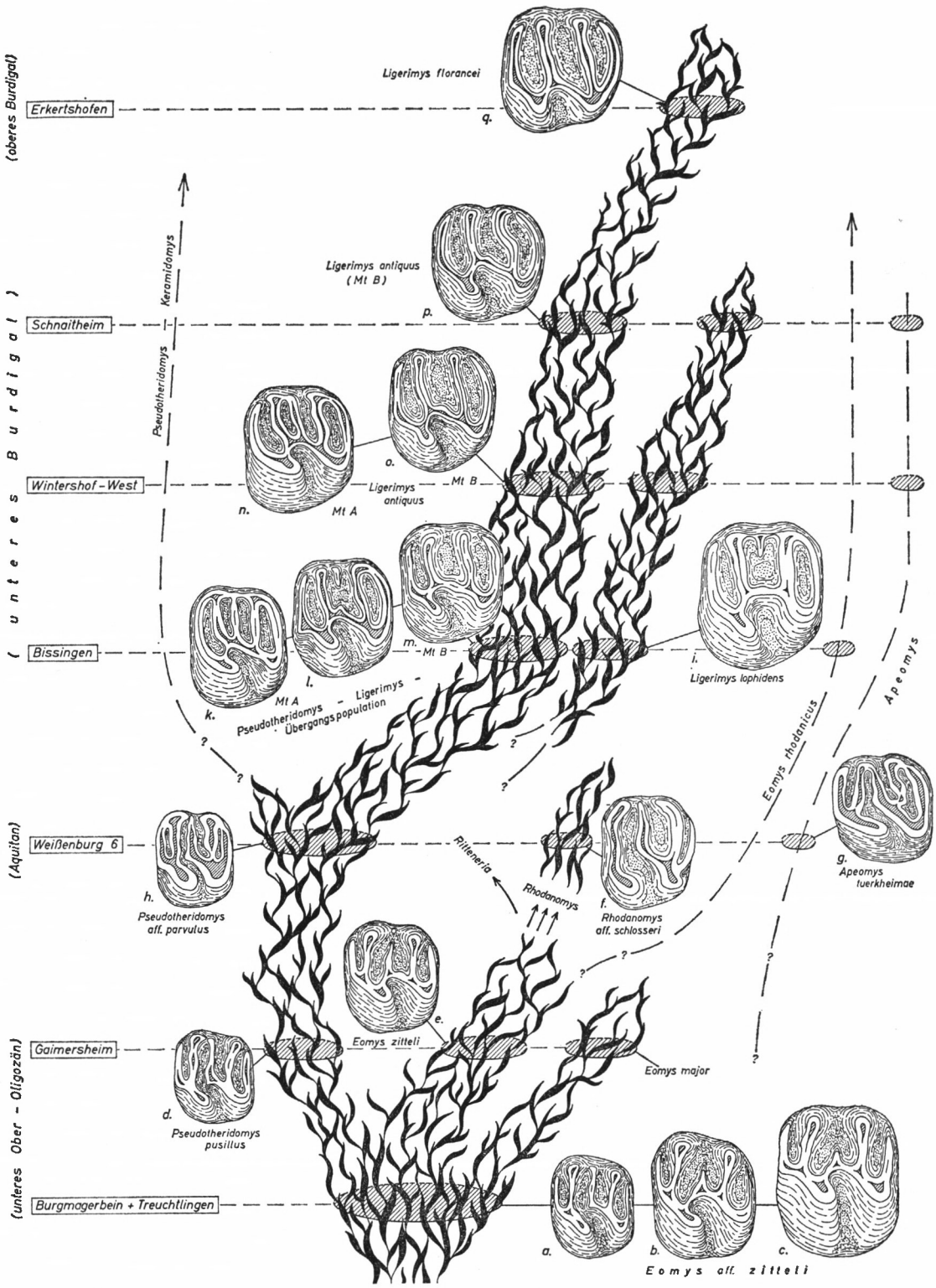


Abb. 41. Die phylogenetische Entwicklung einiger oligozäner und miozäner Eomyiden Europas mit $m^{1/2}$ als Beispielen (x 15). a: 1954 XVI 436 (invers), b: 1954 XVI 386, c: 1954 XVI 343, d: 1952 II 2550, e: 1952 II 2791 (invers), f: 1961 XII 345, g: 1961 XII 256 (invers), h: 1961 XII 326 (invers), i: 1954 XVII 576, k: 1954 XVII 748, l: 1954 XVII 2205, m: 1954 XVII 377, n: 1937 II 19332 (invers), o: 1937 II 19426, p: 1940 V 1003, q: 1962 XIX 2360.

Eomys morphologisch noch nahe steht. Schon in den Populationen von Burgmagerbein und Treuchtlingen sind Stücke vorhanden, welche auf jene Art hinweisen, von den anderen Zähnen dieser Fundstellen aber noch nicht sicher zu trennen sind. Die sich im Laufe des unteren Ober-Oligozäns vollziehende Abspaltung der Gattung *Pseudotheridomys* von der *Eomys*-Reihe kann damit als gesichert betrachtet werden. Das der Typus-Art *(Pseudotheridomys parvulus)* entsprechende Kronenmuster der Backenzähne entwickelt sich jedoch erst im Laufe des höheren Ober-Oligozäns (Cournon, Coderet) und Aquitans (Weißenburg 6, Haslach). Eine typische Übergangspopulation zwischen *Pseudotheridomys pusillus* und *P. parvulus* bilden die Zähne von Weißenburg 6 (FAHLBUSCH 1968).

Als Entwicklungszentrum der Gattung *Pseudotheridomys* darf man nach bisherigen Erfahrungen das Gebiet des süddeutschen Jura annehmen. Daß es hier Wanderungen gegeben hat, welche zu Isolierungen und dadurch begünstigten spezifischen Trennungen geführt haben mögen, darf aus den Beobachtungen an den Gaimersheimer Spalten geschlossen werden (Kap. 3.2.1., S. 81).

Während des höheren Aquitans und unteren Burdigals erfolgte die allmähliche Entstehung der Gattung *Ligerimys* aus der Gattung *Pseudotheridomys*. Erste Anzeichen der auf *Ligerimys* hinweisenden Zahnentwicklung dürfen bereits in der als *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* bezeichneten Population von Weißenburg 6 gesehen werden. Sehr gut belegt ist der zweite Teil des Umwandlungsprozesses durch die Faunen von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim, welcher kontinuierlich zu einem typischen *Ligerimys* hinführt, der als *L. antiquus* von dem oberburdigalen *Ligerimys florancei* unterschieden werden kann.

Trotz des kontinuierlichen Überganges von *Pseudotheridomys* zu *Ligerimys* sind beide Gattungen in ihren Typus-Arten so deutlich unterschieden, daß es meines Erachtens nicht gerechtfertigt ist, sie als Untergattungen von *Pseudotheridomys* zu betrachten (vgl. HARTENBERGER 1967).

3.4.4. *Ligerimys lophidens*

Einen Seitenzweig der zuvor beschriebenen, gut verfolgbaren Entwicklungsreihe bildet der durch relative Größe und morphologische Details ausgezeichnete *Ligerimys lophidens*. Er kommt ebenfalls in den unterburdigalen Spalten vor. Über den Zeitpunkt und Vorgang der Entstehung dieser Art kann vorerst nichts ausgesagt werden. Die Zahnmorphologie dieser Form läßt in ihrer Ähnlichkeit mit *Ligerimys antiquus* und *florancei* eine Abspaltung im oberen Aquitan vermuten. Reicheres Material aquitaner Eomyiden sollte Einzelheiten zu klären vermögen. Die Unterschiede gegenüber *Eomys* sind zu groß, um eine direkte Abstammung von dieser Gattung anzunehmen.

3.4.5. Die *Pseudotheridomys-Keramidomys*-Reihe

Die von HARTENBERGER (1967, S. 600) erwogene Abstammung der von ihm als „*Pseudotheridomys (Keramidomys)*" bezeichneten Zähne von „*Pseudotheridomys (Ligerimys)*" darf nach jetziger Kenntnis der *Ligerimys*-Arten mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Andererseits dürften die Beziehungen zu *Pseudotheridomys* enger sein als HUGUENEY & MEIN (1968) sie darstellen. Soweit die bisher vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen ein Urteil zulassen, bilden die der Gattung *Keramidomys* zugeordneten Formen *(thaleri, carpathicus, pertesunatoi)* eine direkte Fortsetzung jener Reihe, welche durch *Pseudotheridomys* von Gaimersheim und Weißenburg 6 belegt ist. *Pseudotheridomys parvulus* mit seinen etwas erhöhten Kronen und größeren Maßen darf kaum als der direkte Vorfahre

angesehen werden. Damit entfällt auch die für *Keramidomys* angenommene phylogenetische Größenabnahme.

3.4.6. *Apeomys*

Die bisher nur aus dem Aquitan von Weißenburg 6 und dem unteren Burdigal von Wintershof-West und Schnaitheim beschriebene Gattung *Apeomys* (vgl. FAHLBUSCH 1968) bleibt in ihrer phylogenetischen Deutung weiterhin unsicher. Die aus dem Ober-Oligozän vorliegenden Eomyiden haben keine neuen Ergebnisse zur Klärung ihrer Abstammung geliefert.

3.4.7. Die Phylogenie der Eomyiden in ihrer Beziehung zur Zeit

Die stratigraphische Einstufung der Fundstellen und ihre relativen Altersbeziehungen untereinander wurden im Kap. 3.2. diskutiert. Es soll nun noch versucht werden, einige Angaben über das absolute Alter zu machen und vor diesem Hintergrund die phylogenetischen Vorgänge bei den Eomyiden zu erörtern.

Leider muß ein derartiger Versuch vorläufig unsicher und unbefriedigend bleiben, da für die süddeutschen Spaltenfüllungen selbst keine absoluten Altersbestimmungen vorliegen. Den einzig verwendbaren Anhaltspunkt bieten derzeit die Angaben für die Stufen des

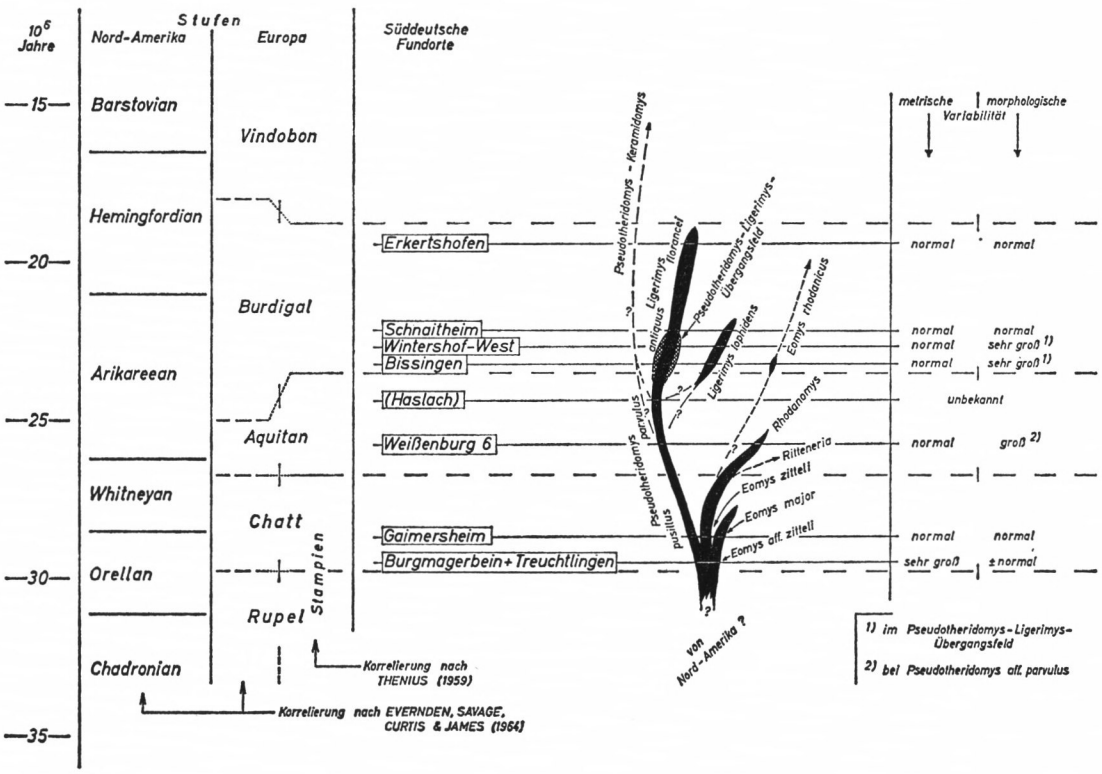


Abb. 42. Die phylogenetische Entwicklung einiger Eomyiden aus dem Oligozän und Miozän Europas in ihrer Beziehung zur Zeit.

nordamerikanischen terrestrischen Tertiärs, aus dem etliche Säugetierfaunen relativ gut datierbar sind (EVERNDEN, SAVAGE, CURTIS & JAMES 1964; FUNNELL 1964).

Für die Korrelierung der nordamerikanischen und der europäischen Stufen bestehen erhebliche Schwierigkeiten und unterschiedliche Auffassungen. Obendrein werden auch innerhalb der europäischen Literatur die stratigraphischen Bezeichnungen verschieden definiert. In Abb. 42 ist die Parallelisierung von EVERNDEN, SAVAGE, CURTIS & JAMES (1964) wiedergegeben und daneben diejenige von THENIUS (1959, S. 288), dessen Interpretationen von Inhalt und Umfang der Stufen den in Deutschland gebrauchten näherkommen dürften. In diese relative und absolute Zeitskala wurde die ungefähre stratigraphische Einstufung der hier bearbeiteten Spaltenfüllungen übertragen. Es sei aber ausdrücklich betont, daß es sich dabei um einen sehr provisorischen Versuch handelt. In Einzelheiten mag es notwendig werden, die Position mancher Fundstellen zu verändern. Dennoch wird ersichtlich, daß der zwischen den Faunen von Burgmagerbein und Gaimersheim liegende Zeitabschnitt kaum mehr als 1 bis 1,5 Millionen Jahre umfaßt, wahrscheinlich sogar weniger. Für die Lokalitäten von Bissingen und Schnaitheim darf das Zeitintervall größenordnungsmäßig auf 1 bis 2 Millionen Jahre oder weniger angesetzt werden. Diese Zeiträume, für welche erhöhte Variabilität und phylogenetisch bedeutsame Veränderungen zu beobachten sind, sind vergleichsweise gering gegenüber dem Intervall, das für den Übergang von *Pseudotheridomys pusillus* zu *P. parvulus* oder von *Ligerimys antiquus* zu *L. florancei* zur Verfügung steht.

Leider gibt es für die Säugetiere bisher zu wenige derartige Befunde (Größe der Variabilität, Dauer phylogenetischer Umbildungen), welche miteinander verglichen werden könnten. Erwähnt sei in diesem Zusammenhang lediglich die von HRUBESCH (1957a, S. 49) beobachtete große metrische Variabilität für *Melissiodon dominans* von Schnaitheim. Für zwei verschiedene Nagetiere derselben Lokalität ist damit eine ganz unterschiedliche Variabilität festgestellt (normale Variation bei *Ligerimys antiquus!)*. Gewiß wäre es voreilig, daraus den Schluß ziehen zu wollen, daß die Erhöhung der Variationsbreite, welche neben anderen Faktoren als eine wichtige Voraussetzung evolutiver Prozesse angesehen werden kann, von äußeren Einflüssen unabhängig ist. Aber dieses Beispiel läßt hoffen, daß es bei einer Vermehrung ähnlicher Beobachtungen möglich sein wird, allgemeine Probleme der Evolution mit Hilfe etwas besser fundierter Einzelergebnisse erfolgreicher zu diskutieren.

3.5. Zur Systematik der Eomyidae

Familie: Eomyidae DEPERET & DOUXAMI, 1902

Diagnose (Neufassung): Kleine Rodentia mit der Zahnformel $\frac{1013}{1013}$. Backenzähne mit unterschiedlicher Kronenhöhe, aber stets brachydont. Krone bunolophodont („cricetoid") bis lophodont. Prämolaren molariform. Krone vierhöckerig mit 5, 4 oder 2 Transversalgraten von geringerer oder gleicher Höhe wie die Haupthöcker; Haupthöcker manchmal zugunsten der Transversalgrate reduziert. Mesoloph(id) variabel, gelegentlich fehlend. Längsgrat lang bis kurz oder fehlend. m_3^3 im hinteren Kronenteil reduziert. Oberkieferzähne und untere Molaren mit je 3, p_4 mit 2 Wurzeln.

Typus-Gattung: *Eomys*.

3.5.1. Gattung *Eomys*

Eomys SCHLOSSER, 1884

1853 *Omegodus* Nob. – POMEL: Catalogue méthodique ..., S. 37.
1884 *Eomys* POMEL? nov. gen. – SCHLOSSER: Nager d. europ. Tertiärs ..., S. 84.

Diagnose (Neufassung): Mittelgroße bis große Eomyidae mit folgenden Besonderheiten: Vier erhöhte, durch 2 Transversalgrate und einen Längsgrat verbundene Haupthöcker. Hintere Kronenhälfte des m_3 etwas, bei m^3 stärker reduziert. Anteroloph(id) bei den Prämolaren fehlend, kurz oder lang, bei m_{1-3} immer vorhanden. Metalophid verläuft transversal zur Vorderseite des Protoconids. Hypolophid mehr oder minder stark nach rückwärts gebogen, Posterolophid aber stets vorhanden (außer am m_3). Protoloph und Metaloph transversal oder etwas nach vorne gebogen, mit der Vorderseite der Innenhöcker bzw. dem Anteroloph verbunden. Mesoloph(id) selten fehlend, aber in der Länge variabel.

Typus-Art: *Eomys zitteli* SCHLOSSER.

Eomys zitteli SCHLOSSER, 1884

1853 *Omegodus echimyoides*, Nob. – POMEL: Catalogue méthodique ..., S. 38.
1884 *Eomys Zitteli* n. sp. – SCHLOSSER: Nager d. europ. Tertiärs ..., S. 85, Taf. 8, Fig. 17, 24.
1941 *Eomys zitteli* SCHLOSSER. – FREUDENBERG: Die oberoligocänen Nager ..., S. 114.
1941 *Eomys schlosseri* (DEP. & DOUX.), var. *minor* n. v. – FREUDENBERG: Die oberoligocänen Nager ..., S. 112, Abb. 9–10, Taf. 12, Fig. 9–10.
1951 *Eomys Zitteli* SCHLOSSER. – STEHLIN & SCHAUB: Die Trigonodontie ..., S. 130 u. 294, Abb. 187 u. 504.

Diagnose: Mittelgroße Art der Gattung *Eomys* mit den in der Gattungsdiagnose beschriebenen Merkmalen.

Neotypus: Da das in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München aufbewahrte Originalmaterial zu SCHLOSSER (1884, S. 85) nach 1945 unter den während des Krieges ausgelagerten Beständen bisher nicht aufgefunden werden konnte und wahrscheinlich 1944 in München verbrannte, wird die Aufstellung eines Neotypus erforderlich. Entsprechend Artikel 75 der Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur (deutsche Ausgabe vgl. O. KRAUS 1962, S. 41) ist ein solcher aus dem noch verfügbaren Material aus den Phosphoriten des Quercy auszuwählen. Nach Rücksprache mit Mme. HUGUENEY, Lyon, wird hiermit der im Naturhistorischen Museum in Basel unter der Nummer Q.T. 928 aufbewahrte und von STEHLIN & SCHAUB (1951, Fig. 504) abgebildete rechte Unterkiefer mit p_4-m_3 als Neotypus festgelegt. Weitere im Museum Basel aufbewahrte Stücke sind im Materialnachweis (Anhang, 5.2.) aufgeführt.

Maße des Neotypus (in mm):

p_4-m_3 = 4,1

p_4:	L = 1,10	B_v = (0,83)	B_h = 0,97
m_1:	L = 1,15	B_v = 1,07	B_h = 1,11
m_2:	L = 1,13	B_v = 1,15	B_h = 1,11
m_3:	L = 1,0	B_v = 0,98	

Abgesehen von der etwas geringeren Zahnreihenlänge stimmt die von STEHLIN & SCHAUB (1951, Abb. 504) gegebene Abbildung mit dem Original in allen Details überein.

Bemerkungen: Hinsichtlich der auf diese Art bezogenen Stücke von Gaimersheim und deren metrische und morphologische Variabilität sei auf die Kap. 2.2. bis 2.6. verwiesen, für die Beziehungen zu gleichen oder verwandten Formen auf Kap. 3.2.1.

Eomys major Freudenberg, 1941

1941 *Eomys schlosseri* (Dep. & Doux.) var. *major* n. var. – Freudenberg: Die oberoligocänen Nager ..., S. 112.

Diagnose: Große Art der Gattung *Eomys*, morphologisch von *Eomys zitteli* nicht unterschieden.

Typus: Rechte Maxilla mit p^4-m^2 aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim, Slg. München 1939 XI 17 (Taf. 2, Fig. 2).

Maße (in mm):

	p^4-m^2: 3,65	
p^4:	L = 1,20	B = 1,35
m^1:	L = 1,30	B = 1,50
m^2:	L = 1,20	B = 1,44

Beschreibung des Typus: p^4 ohne Anteroloph, am Vorderabhang des Paraconus nur ein sehr kleiner Tuberkel abgesondert. Protoloph und Metaloph an allen Zähnen etwa transversal verlaufend, mit den Vorderseiten der Innenhöcker verbunden. Mesoloph am p^4 sehr kurz, am m^{1-2} knapp halblang. Innensynklinale am p^4 wenig, am m^{1-2} stärker nach vorne gebogen. Posteroloph vor dem labialen Zahnrand frei endend. Anteroloph am m^{1-2} fast bis zum Zahnrand reichend.

Bemerkungen: Unter dem Material, das Freudenberg (1941) aus den 1937–1939 im Gaimersheimer Steinbruch durchgeführten Grabungen zur Verfügung stand, konnte er nach den Zahnreihenlängen der Unterkiefer etwa 18 Stücke absondern, welche sich gegenüber dem restlichen Material durch auffallende Größe auszeichneten, morphologisch jedoch mit jenen übereinstimmten. Von Freudenbergs Originalmaterial blieben insgesamt nur vier Unterkiefer und zwei Oberkiefer erhalten, so daß eine Überprüfung seiner Maßangaben nicht möglich ist. Unter dem ab 1949 gesammelten Material, das aber aus dem mehr nördlich gelegenen Spaltensystem desselben Steinbruches stammt, konnten keine Stücke gefunden werden, welche der „var. *major*" von Freudenberg entsprechen. Unter dem geretteten Originalmaterial dagegen befand sich die oben beschriebene Maxilla, welche größenmäßig außerhalb des für die neuen Stücke ermittelten Variationsbereiches liegt (vgl. Abb. 36). An dem Vorhandensein einer besonders großen Form, welcher der Rang einer selbständigen Art zuerkannt werden muß (vgl. Kap. 3.2.1., S. 80), ist daher nicht zu zweifeln. Über Einzelheiten dieser Art, welche sich nach Freudenberg und in der mir vorliegenden Maxilla morphologisch von dem kleineren *Eomys zitteli* (= „*Eomys schlosseri* var. *minor*") nicht unterscheidet, können vorläufig keine weiteren Angaben gemacht werden.

Die Existenz einer solchen Art wird bestätigt durch eine im Museum Basel aufbewahrte linke Mandibel mit m_{1-3} (Q.T. 772) aus den Phosphoriten des Quercy mit folgenden Maßen (in mm):

p_4-m_3 (nach Alveolen) = 5,4–5,5			
m_1:	L = 1,5	B_v = 1,35	B_h = 1,41
m_2:	L = 1,4	B_v = 1,42	B_h = 1,4
m_3:	L = 1,3	B_v = 1,27	

In den Diagrammen der Abb. 32 sind diese Maße bei *Eomys zitteli* aus den Phosphoriten mit eingetragen.

Für einen Unterkiefer aus FREUDENBERGS Material (1939 XI 13; FREUDENBERG 1941, Taf. 12, Fig. 9; diese Arbeit Taf. 1, Fig. 2) muß die Zuordnung fraglich bleiben. Er wurde von FREUDENBERG seiner „var. *minor*" zugeordnet, auf dem von ihm stammenden Etikett aber als „var. *major*" bezeichnet. Die Maße der Zähne liegen an der oberen Grenze der Variationsbereiche des neuen Materials von *Eomys zitteli*. Die Mandibel wurde daher zu dieser Form gestellt.

Eomys rhodanicus HUGUENEY & MEIN, 1968

1968 *Eomys ? rhodanicus* nov. sp. – HUGUENEY & MEIN: Les Eomyidés ..., S. 194, Abb. 22–24.

Die von HUGUENEY & MEIN für nur drei Zähne aus dem Burdigal von Vieux Collonges aufgestellte Art, deren Zugehörigkeit zur Gattung *Eomys* meines Erachtens nicht zu bezweifeln ist, ist in ihren Beziehungen zu *Eomys zitteli* nur nach Bekanntwerden größeren Materials zu beurteilen. Welche Bedeutung den von den beiden Autoren angeführten Unterschieden zu *Eomys zitteli* zukommt, muß offenbleiben. Die aus dem Burdigal von Bissingen stammenden Zähne (vgl. Kap. 3.2.4., S. 92) können trotz teilweise abweichender Maße vorerst zu *Eomys rhodanicus* gestellt werden. Ob eine volle spezifische Identität vorliegt, ist auf Grund des bisherigen Materials nicht zu entscheiden.

3.5.2. Gattung *Rhodanomys*

Auf Grund einer Neubearbeitung der Nagetiere von Coderet wird die Gattung *Rhodanomys* durch Mme. HUGUENEY, Lyon, besprochen, so daß an dieser Stelle auf nähere Einzelheiten verzichtet werden soll.

3.5.3. Gattung *Pseudotheridomys*

Pseudotheridomys SCHLOSSER, 1926

1925/26 *Pseudotheridomys*. – SCHLOSSER: Die Säugetierfauna von Peublanc ..., S. 379, Taf. 11, Fig. 7.

Diagnose (Neufassung): Kleine Gattung der Eomyidae. Kronenoberfläche der Zähne meist flach, Abkauungsfläche meist eben. Haupthöcker wenig hervortretend und durch lange, kräftige Grate miteinander verbunden. Längsgrat gelegentlich unterbrochen. p_4^4 meistens mit kräftigem Anteroloph(id). Mesoloph meistens lang und kräftig.

Typus-Art: *Pseudotheridomys parvulus* (SCHLOSSER, 1884).

Pseudotheridomys parvulus (SCHLOSSER, 1884)

Eine Neubeschreibung des Originalmaterials zu SCHLOSSER (1884, S. 43) nebst einer Diskussion der Beziehungen zu verwandten Formen wurde von FAHLBUSCH (1968, S. 222, Taf. 14, Fig. 1–2) gegeben. Weitere Einzelheiten sind den Kap. 2.2.3., 2.2.4. und 3.4.3. dieser Arbeit zu entnehmen.

Pseudotheridomys pusillus FAHLBUSCH, 1969

1969 *Pseudotheridomys pusillus* n. sp. – FAHLBUSCH: *Pseudotheridomys pusillus* n. sp., ein neuer Eomyide ..., Abb. 1.

Typus, Belegmaterial und Beziehungen wurden bei FAHLBUSCH (1969) beschrieben. Weitere Angaben finden sich in den Kap. 3.2.1. und 3.2.2. dieser Arbeit.

3.5.4. Gattung *Ligerimys*

Ligerimys STEHLIN & SCHAUB, 1951

1951 *Ligerimys* nov. gen. – STEHLIN & SCHAUB: Die Trigonodontie ..., S. 357.

Diagnose (Neufassung): Mittelgroße bis große Eomyiden mit folgenden Besonderheiten: Haupthöcker stark zurückgebildet und durch je zwei lange, hohe Transversalgrate miteinander verbunden. Synklinalen weit und tief. Abkaufläche eben. Obere Backenzähne häufig ohne oder nur mit rudimentärem Mesoloph. Mesolophid stets lang und kräftig, meistens mit dem Metaconid verbunden. Längsgrat der unteren Zähne eine kurze Brücke zwischen vorderem und hinterem, oval bis rautenförmig gebautem Lobus. Anteroloph(id) an p_4^4 kräftig, an Molaren teilweise völlig reduziert. Hintere Molaren (besonders m^3) häufig stark reduziert.

Typus-Art: *Ligerimys florancei* STEHLIN & SCHAUB, 1951

Ligerimys antiquus n. sp.

pars 1939 *Rhodanomys* spec. – DEHM: Über neue tertiäre Spaltenfüllungen ..., S. 119.
pars 1950 *Eomys lophidens* n. sp. – DEHM: Die Nagetiere ..., S. 407, Abb. 130, 132–133.
pars 1957 *Eomys lophidens* DEHM. – SCHALK: Geologische Untersuchungen ..., S. 102.

Diagnose: Gegenüber der Typusart durchschnittlich etwas kleinere Art der Gattung *Ligerimys* mit folgenden morphologischen Besonderheiten: Oberkieferzähne teilweise mit langem oder rudimentärem, überwiegend ohne Mesoloph. Innensynklinale schwach bis kräftig nach vorne gebogen. Unterkieferzähne mit ± parallel verlaufenden, seltener Rauten-bildenden Transversalgraten. Längsgrat kurz und häufig dünn. Innensynklinale III bei m_{1-2} nicht selten länger als die Außensynklinale. Anterolophid bei m_{1-2} selten fehlend.

Typus-Lokalität und Alter: Unterburdigale Spaltenfüllung von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern.

Namengebung: Nach antiquus (lat. = alt) auf Grund des höheren Alters gegenüber *Ligerimys florancei*.

Holotypus: Rechter Unterkiefer mit J und p_4-m_3, schwach abgekaut, aus der unterburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof-West (DEHM 1950a, Abb. 130; diese Arbeit Taf. 1, Fig. 7). Slg. München 1937 II 10199. Maße (in mm) (vgl. auch Abb. 38):

		p_4-m_3 = 4,35	
p_4:	L = 1,15	B_v = 0,86	B_h = 1,01
m_1:	L = 1,20	B_v = 1,08	B_h = 1,10

m_2:	L = 1,10	B_v = 1,11	B_h = 1,08
m_3:	L = 1,05	B_v = 0,98	

Anterolophid am p_4 kräftig, am Metaconid unterbrochen, am m_1 kräftig und lang, am m_2 stark reduziert, am m_3 fehlend. Mesolophid am p_4-m_2 transversal verlaufend, mit dem Metaconid verbunden. Länge der Innensynklinale III von p_4 gegen m_3 abnehmend, offen. Innensynklinalen II und IV vollständig geschlossen.

Bemerkungen: Zur Variabilität dieser Art in den Fundstellen Wintershof-West und Schnaitheim, zum Anteil *Pseudotheridomys*-artiger Zähne an den Populationen und für die Beziehungen zu *Ligerimys florancei* und *L. lophidens* vgl. Kap. 3.2.4. und 3.2.5.

Ligerimys florancei Stehlin & Schaub, 1951

1951 *Ligerimys Florancei* n. sp. – Stehlin & Schaub: Die Trigonodontie ..., S. 357, Abb. 192, 508.

Diagnose (Neufassung): Kronenmuster der unteren Zähne 8-förmig. Kaufläche eben. Anterolophid am p_4 kräftig, nicht selten unterbrochen, am m_{1-3} gelegentlich stark oder vollständig reduziert. Längsgrat bei p_4-m_2 kurz und häufig lingualwärts der longitudinalen Mittellinie der Krone gelegen. Außensynklinalen II und IV an den unteren Zähnen meist geschlossen. Am m_3 Innensynklinale III kurz oder fehlend, Längsgrat durch Verschmelzung von vorderem und hinterem Lobus meistens fehlend. Obere Zähne nur ausnahmsweise mit Mesoloph-Rudiment. Innensynklinale wenig nach vorne gebogen oder transversal gerichtet.

Lectotypus: Von Stehlin & Schaub (1951, S. 357) wurden die in ihrer Abb. 508 wiedergegebenen Zähne aus dem Burdigal von Suévres als Holotypus bezeichnet. Der p_4 dieser Abbildung (Museum Basel S. O. 4605) ist ein linker, der $m_{1(2)}$ (Museum Basel S. O. 4606) ist ein rechter Zahn und invers abgebildet. Beide Stücke liegen als isolierte Zähne vor. Es gibt keinerlei Hinweise, daß sie von einem Individuum stammen. Sie können daher nicht gemeinsam als Holotypus bezeichnet werden. Daher bestimme ich den als linken abgebildeten rechten $m_{1(2)}$ der Fig. 508 bei Stehlin & Schaub als Lectotypus, da er die charakteristischen Merkmale der Art noch besser zeigt als der p_4.

Bemerkungen: Auf eine reiche Population dieser Art aus dem Burdigal von Erkertshofen und ihre Beziehungen zu gleichen und verwandten Formen wurde im Kap. 3.2.5. bereits eingegangen.

Ligerimys lophidens (Dehm, 1950)

pars 1950 *Eomys lophidens* n. sp. – Dehm: Die Nagetiere ..., S. 408, Abb. 129, 131.

Diagnose (Neufassung): Große Art der Gattung *Ligerimys* mit folgenden Besonderheiten: Zähne plump, Haupthöcker deutlicher als bei *L. florancei* und *L. antiquus*, durch kräftige Grate verbunden. Mesoloph fehlend oder als Rudiment – meist vom labialen Kronenrand ausgehend – vorhanden. Prämolaren und dritte Molaren stark variierend.

Holotypus: Der von Dehm (1950a, S. 408, Abb. 129) bezeichnete, beschriebene und abgebildete rechte Unterkiefer mit J und p_4-m_3 aus der Spaltenfüllung von Wintershof-West, Slg. München 1937 II 10222 (vgl. Taf. 1, Fig. 10).

Bemerkungen: Für die Beziehungen dieser Art zu *Eomys*, *Ligerimys antiquus* und *L. florancei* vgl. Kap. 3.2.4. und 3.2.5.

3.6. Ausblick

Das intensive Studium der Gebißreste umfangreicher Populationen oligozäner und miozäner Nagetiere aus der Familie der Eomyidae hat gezeigt, daß es möglich ist, nicht nur die metrische, sondern auch die morphologische Variabilität der Zahnkronen quantitativ einigermaßen exakt zu erfassen und darzustellen. Ein Vergleich der aus dem Material mehrerer altersähnlicher Fundstellen erarbeiteten Einzelergebnisse ließ erhebliche Unterschiede in der Variation erkennen und deren systematische, phylogenetische und stratigraphische Bedeutung diskutieren. Die Stammesgeschichte der Eomyiden ist dadurch an einigen kritischen Punkten wesentlich besser verständlich geworden.

Von Anfang an wurde jedoch das Ziel der Untersuchungen nicht in einem solchen Ergebnis gesehen, sondern vielmehr darin, aus einem geeigneten Material fossiler Säugetiere Ansatzpunkte für eine besser fundierte Diskussion allgemeiner Evolutionsprobleme seitens der Wirbeltierpaläontologie zu erhalten. Mehr als einen ersten Schritt auf diesem Wege vermögen die vorliegenden Ergebnisse jedoch nicht zu bilden, da vergleichbare Resultate kaum existieren.

Eine Untersuchung anderer – bereits vorhandener – Populationen von Nagetieren sowie weiterer gut belegter Säugergruppen der hier bearbeiteten und zusätzlicher Fundstellen sollte erkennen lassen, ob es bei ihnen ähnliche Entwicklungsmodi und Zeiten erhöhter Variabilität – wechselnd mit relativ langsamer Evolution – gibt. Danach sollte sich ergeben, ob an einer größeren Anzahl derartiger Befunde allgemeine „Gesetzmäßigkeiten" abzulesen sind, oder ob sich die Vorgänge, wie sie die Eomyiden beobachten lassen, nur „zufällig" und „irgendwann" abspielen. Auf dem Niveau von Gattungen und höheren systematischen Einheiten liegen solche Beobachtungen vor; an den dringend erforderlichen Detailstudien aber, für welche das notwendige Material mehr und mehr verfügbar wird, fehlt es noch weitgehend. Die Bewältigung des reichen Eomyidenmaterials hat gezeigt, mit welch überraschenden Einzelergebnissen gerechnet werden kann, welche ihrerseits erst die Grundlage weiterer, übergeordneter Theorien und Hypothesen bilden sollten.

4. Zusammenfassung

Von drei oberoligozänen und vier mittelmiozänen (burdigalen) Spaltenfüllungen aus dem Gebiet des süddeutschen Jura wurden die Gebißreste umfangreicher Populationen der Gattungen *Eomys*, *Pseudotheridomys* und *Ligerimys* bearbeitet. Das Material besteht aus ca. 6600 Stücken, darunter etwa 330 zahntragenden Kiefern. Die Bearbeitung beschränkte sich auf die Zahnkronen, da sich die Art der Bewurzelung im überblickbaren Zeitraum nicht wesentlich ändert und Kieferreste von vergleichbaren Fundstellen und Arten nicht in ausreichender Zahl vorliegen. Im Mittelpunkt der Untersuchungen standen die Vergleiche von Populationen gleicher oder verwandter Arten aus jeweils mehreren altersähnlichen Fundorten. Einzelvorkommen mit nur geringen Stückzahlen blieben unberücksichtigt, ebenso die Milchzähne.

In der metrischen Analyse der einzelnen Populationen wurden die Maße der Zähne (Länge und Breite bei den oberen, Länge, vordere und hintere Breite bei den unteren) und die aus ihnen errechneten Indizes (Längen-Index bei den oberen, Längen- und Breiten-Index bei den unteren Zähnen) miteinander verglichen. Obwohl es bei den Eomyiden niemals zu einer erheblichen phylogenetischen Größenzunahme gekommen ist, ließen die Häufigkeitsverteilungen einige merkliche Verschiebungen zwischen den Populationen erkennen. Ferner zeigen die Maße, daß die Variabilität unterschiedlich ist. Besondere Beachtung wurde in diesem Zusammenhang dem Variabilitätskoeffizienten geschenkt, der bei Populationsvergleichen ein wertvolles Hilfsmittel bildet. Für Formen mit normaler Variationsbreite wurden Werte zwischen 4 und 6 ermittelt (gelegentlich auch darunter), die bei den dritten Molaren bis 7, bei den nicht sicher unterscheidbaren ersten und zweiten Molaren bis 8 ansteigen können. Für einige Formen ergaben sich Werte, welche um 10 schwanken, obgleich es sich um einheitliche Populationen handelt. – Geringere, aber dennoch charakteristische Verschiebungen konnten bei den Häufigkeitsverteilungen der Indizes beobachtet werden; so ließ sich u. a. zeigen, daß im Burdigal eine Differenzierung erster und zweiter Molaren erkennbar wird. – An Hand der Längen-Proportionen der Zähne (hierbei konnten nur die Mittelwerte der Populationen verwendet werden, da von den meisten Fundstellen nur Einzelzähne vorliegen) konnte gezeigt werden, daß die Prämolaren bei den oligozänen Formen *(Eomys* und *Pseudotheridomys)* im Verhältnis zu den ersten und zweiten Molaren relativ kürzer, bei den burdigalen *(Pseudotheridomys* und *Ligerimys)* relativ länger werden. Für die dritten Molaren war meist eine geringe, bei den m^3 im höheren Burdigal eine deutliche Verkürzung der Krone feststellbar.

Bei der morphologischen Analyse wurden etliche Kronenmerkmale zu erfassen versucht, die sich einer exakten Vermessung entziehen. Hierbei wurden vergleichbare Zähne eines Fundortes je nach der Ausbildung eines bestimmten Details auf mehrere Merkmalsklassen verteilt. Die auf diese Weise erstellten Häufigkeitsverteilungen wurden untereinander verglichen; sie lassen ebenfalls charakteristische Tendenzen einzelner Entwicklungsreihen erkennen. Auch die morphologische Variabilität ist zeitenweise sehr groß, ist aber nicht mit hoher metrischer Variabilität gekoppelt.

Die detaillierten, für zahlreiche Merkmale durchgeführten Populationsvergleiche gestatteten – zusammen mit den Ergebnissen der metrischen Analyse – relativ gesicherte Aus-

sagen über die phylogenetischen und stratigraphischen Beziehungen der untersuchten Formen. Im unteren Ober-Oligozän ist die Aufspaltung einer durch große metrische, aber geringe morphologische Variabilität ausgezeichneten Population – *Eomys* aff. *zitteli* von Burgmagerbein und Treuchtlingen – in drei unterscheidbare Arten (Gaimersheim) gut überprüfbar: Zwei von diesen gehören der Gattung *Eomys* an *(Eomys zitteli* und *E. major)*, während eine weitere, morphologisch noch ähnliche Art eine Frühform der Gattung *Pseudotheridomys (P. pusillus)* repräsentiert, die in dem von Weißenburg 6 beschriebenen *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* einen direkten Nachkommen hat. Die Entstehung der Gattung *Pseudotheridomys* aus der Gattung *Eomys* im unteren Ober-Oligozän kann damit als gesichert angesehen werden.

In den drei unterburdigalen Faunen von Bissingen, Wintershof-West und Schnaitheim ist neben wenigen Exemplaren von *Eomys rhodanicus* und *Apeomys tuerkheimae* die Art *Ligerimys lophidens* z.T. reichlich belegt; sie kann durch ihre größeren Maße und einige morphologische Merkmale von den restlichen, zahlenmäßig häufigsten Eomyiden dieser Fundorte gut unterschieden werden. Diese wiederum lassen sich auf zwei als Morphotypen bezeichnete Gruppen aufteilen, welche aber wegen etlicher Intermediärformen als zu einheitlichen Populationen gehörig betrachtet werden müssen. Der Morphotyp A entspricht dem aquitanen *Pseudotheridomys parvulus*, der Morphotyp B ist dem oberburdigalen *Ligerimys florancei* ähnlich. Der Anteil des Morphotyps A an den Populationen verschiebt sich von 44% (Bissingen) über 11% (Wintershof-West) auf 0,2% (Schnaitheim). Eine eingehende Diskussion der Beobachtungen führte zu dem Ergebnis, daß die drei Populationen als Ausschnitte eines kontinuierlichen Evolutionsvorganges angesehen werden müssen, der – im Aquitan beginnend – den Übergang von der Gattung *Pseudotheridomys* zur Gattung *Ligerimys* zeigt und im unteren Burdigal abgeschlossen wurde. – Der oberburdigale *Ligerimys florancei* von Erkertshofen ist – spezifisch unterschieden – der direkte Nachkomme der durch die Populationen von Wintershof-West und Schnaitheim belegten Art.

Die an den Eomyiden beobachteten Evolutionsvorgänge sind damit folgende: Im unteren Ober-Oligozän vollzieht sich nach vorangehender Erhöhung der metrischen Variabilität eine Aufspaltung in drei Arten, von denen eine zu einer neuen Gattung führt. Im Ober-Aquitan/Unter-Burdigal erfolgt eine kontinuierliche Umwandlung von einer Gattung zur anderen, welche in ihren Typusarten deutlich verschieden sind. Im Burdigal ist für die Gattung *Ligerimys* ein interspezifischer, im unteren Burdigal ein intraspezifischer Evolutionsprozeß zu beobachten. – Es wurde versucht, gewisse Aussagen über die absolte Dauer der intergenerischen Veränderungen zu machen, welche auf relativ kurze Zeiträume beschränkt zu sein scheinen, während sich kleinere Umwandlungen – auf spezifischem und niedrigerem Niveau – ständig, aber wohl ebenfalls mit unterschiedlicher Geschwindigkeit vollziehen.

Die Untersuchungen bestätigten, daß das Material der hier bearbeiteten Spaltenfüllungen in allen Fällen als zeitlich und ökologisch homogen zu betrachten ist und daß für unsere Beispiele der Begriff der Population inhaltlich dem in der Zoologie verwendeten sehr nahe kommt. – Die taxonomischen und nomenklatorischen Probleme, welche beim Studium von Populationsverschiebungen auftreten, werden diskutiert.

Zur Systematik der Eomyidae ergab sich, daß *Eomys zitteli* SCHLOSSER, für den ein Neotypus aufgestellt wird, und *Eomys major* FREUDENBERG selbständige Arten bilden. Für das untere Burdigal konnte *Eomys rhodanicus* HUGUENEY & MEIN auch in Süddeutschland nachgewiesen werden; seine Beziehungen bleiben aber weiterhin ungeklärt. Im unteren Burdigal sind *Ligerimys lophidens* (DEHM) und *Ligerimys antiquus* n.sp. voneinander zu trennen, welche ihrerseits von dem (mittel- bis ?) oberburdigalen *Ligerimys florancei* STEHLIN & SCHAUB unterschieden sind.

Summary

Dentitions of well represented populations of the genera *Eomys*, *Pseudotheridomys*, and *Ligerimys*, which came from three upper Oligocene and four middle Miocene (Burdigalian) fissure fillings in the region of the south German Jura, were studied. The material includes about 6600 specimens, among which are approximately 330 tooth-bearing jaws. The study was limited to the tooth crowns, since the type of root development does not change essentially in the time interval reviewed and jaw remains from localities and species that can be compared are not available in sufficient numbers. Central in the investigations are comparisons of populations of the same or related species from several localities that are approximately similar in age. Single occurrences with only a few specimens of teeth are not reviewed, nor are milk teeth.

In the numerical analyses of the different populations the size of the teeth (length and width in the upper teeth; length and width of trigonid and talonid in the lower teeth) and the indices derived from them (length index in the upper teeth, length and width index in the lower teeth) were compared with one another. Although there never appears to be an important phylogenetic increase in size among the eomyids, the frequency distribution does permit recognition of some characteristic differences in size between the populations. Further, comparison of sizes shows that the variability within populations is different. Particular attention was paid in this connection to the coefficient of variation, which is a useful tool in comparison of populations. For forms with a normal range of variation the value was determined to be between 4 and 6 (occasionally also lower); the value could rise to 7 for the third molar and to 8 for the not certainly separable first and second molars. For a few forms values were given which ranged around 10, although this occurred in unit populations. Fewer but still characteristic differences could be observed in the frequency distribution of the indices; thus it could be shown, for example, that in the Burdigalian a differentiation of first and second molars was recognizable. For example, by use of the length proportions of the teeth (here only the mean value of the population could be used, since only isolated teeth are present from most localities), it could be demonstrated that the premolars in the Oligocene forms (*Eomys* and *Pseudotheridomys*) were relatively shorter in relation to the first and second molars, whereas they were relatively longer in the Burdigalian forms (*Pseudotheridomys* and *Ligerimys*). For the third molar a slight shortening of the crown appeared, with the shortening being clearly shown in M^3 in the upper Burdigalian.

In the morphological analysis it was attempted to find differentiating characteristics of the crown, which could not, however, be exactly measured. Here comparable teeth were divided into several character classes according to the formation of a certain detail. The frequency distributions obtained in this way were compared with one another; they permit recognition of characteristic tendencies of single lines of development. The morphological variation is very large at times but is not necessarily coupled with higher numerical variability.

The detailed comparison of populations, which was carried out for numerous characteristics, together with the results of the numerical analysis allow relatively certain statements on the phylogenetic and stratigraphic relationships of the forms investigated. In the lower upper Oligocene the splitting up of a population distinguished by large metrical but slight morphological varibility–*Eomys* aff. *zitteli* from Burgmagerbein and Treuchtlingen–into three separate species (Gaimersheim) is well demonstrated. Two of these belong to the genus *Eomys* (*Eomys zitteli* and *E. major*), while another species, morphologically still

similar, represents an early form of the genus *Pseudotheridomys* (*P. pusillus*), which has a direct descendant in the *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* described from Weissenburg 6. The origin in the lower upper Oligocene of the genus *Pseudotheridomys* from the genus *Eomys* can thus be regarded as definite.

In the three lower Burdigalian faunas of Bissingen, Wintershof-West and Schnaitheim, in addition to a few specimens of *Eomys rhodanicus* and *Apeomys tuerkheimae*, the species *Ligerimys lophidens* is locally well represented; it can be well separated by its larger size and some morphological characters from the remaining, numerically most abundant eomyids of these localities. These latter eomyids can be divided into two groups designated morphotypes. These morphotypes must be considered as belonging to a single population due to presence of intermediate forms between them. Morphotype A matches the Aquitanian *Pseudotheridomys parvulus;* morphotype B is similar to the upper Burdigalian *Ligerimys florancei*. The proportion of morphotype A in the population shifts from 44 % (Bissingen) through 11 % (Wintershof-West) to 0.2 % (Schnaitheim). A thorough consideration of observations led to the conclusion that the three populations must be regarded as segments of a continuous evolutionary progression, which shows the transition, beginning in the Aquitanian, from the genus *Pseudotheridomys* to the genus *Ligerimys*, and which was completed in the lower Burdigalian. The upper Burdigalian *Ligerimys florancei* from Erkertshofen, specifically separated, is the direct descendant of the species from Wintershof-West and Schnaitheim.

The main evolutionary events observed in the eomyids are the following: in the lower upper Oligocene, after an initial increase in size variation, there took place a subdivision into three species, of which one led to a new genus. In the upper Aquitanian-lower Burdigalian, there followed continued change from one genus to another, which are clearly different in their typical species. In the Burdigalian an interspecific or, in the lower Burdigalian, an intraspecific evolutionary process, is observable for the genus *Ligerimys*. It was attempted to make statements on the absolute length of time required for the intergeneric changes, which appear to be limited to a relatively short time span. Smaller changes–on the specific and lower levels–took place continually but at variable tempos.

The investigations established that the material from the fissures studied is in every case to be considered as temporally and ecologically homogeneous and that for our examples the concept of a population within a fissure comes very close to that employed in neozoology. The taxonomic and nomenclatorial problems, which appeared in the study of population changes, have been discussed.

In systematics, the Eomyidae show that *Eomys zitteli* Schlosser, for which a neotype was established, and *Eomys major* Freudenberg form independent species. For the lower Burdigalian, *Eomys rhodanicus* Hugueney & Mein has been documented in southern Germany also; its relationships remain unclear, however. In the lower Burdigalian, *Ligerimys lophidens* (Dehm) and *Ligerimys antiquus* n. sp. are separate from one another, and in turn are different from the (middle to ?) uper Burdigalian *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub.

5. Anhang

5.1. Maße und variationsstatistische Werte der einzelnen Populationen (Tab. 15—26)

		p_4	$m_{1/2}$	m_3
L	n	70	124	57
	VB	0,94 — 1,44	1,03 — 1,42	0,92 — 1,33
	M	1,17 ± 0,012	1,20 ± 0,009	1,10 ± 0,013
	σ	0,10 ± 0,008	0,105 ± 0,007	0,094 ± 0,009
	V	8,52 ± 0,72	8,77 ± 0,56	8,54 ± 0,8
B_v	n	70	125	57
	VB	0,70 — 1,00	0,88 — 1,35	0,85 — 1,20
	M	0,85 ± 0,009	1,09 ± 0,01	1,02 ± 0,01
	σ	0,079 ± 0,007	0,116 ± 0,007	0,08 ± 0,007
	V	9,25 ± 0,78	10,72 ± 0,68	7,86 ± 0,74
B_h		70	124	
	VB	0,82 — 1,23	0,91 — 1,34	
	M	1,01 ± 0,012	1,10 ± 0,01	
	σ	0,103 ± 0,009	0,106 ± 0,007	
	V	10,2 ± 0,87	9,60 ± 0,61	
B_h/L	n	70	123	57
(bei p)	VB	74 — 92	81 — 104	82 — 102
B_v/L	M	84 ± 0,44	91 ± 0,5	93 ± 0,5
(bei m)	σ	3,7 ± 0,31	5,3 ± 0,34	3,79 ± 0,35
	V	4,4 ± 0,37	5,8 ± 0,37	4,07 ± 0,38
B_v/B_h	n	70	123	
(bei p)	VB	77 — 98	90 — 112	
B_h/B_v	M	86 ± 0,49	102 ± 0,42	
(bei m)	σ	4,13 ± 0,35	4,6 ± 0,29	
	V	4,81 ± 0,41	4,5 ± 0,29	

		p^4	$m^{1/2}$	m^3
L	n	64	144	30
	VB	0,88 — 1,30	0,87 — 1,32	0,66 — 1,06
	M	1,07 ± 0,013	1,06 ± 0,009	0,86 ± 0,021
	σ	0,10 ± 0,009	0,104 ± 0,006	0,115 ± 0,015
	V	9,35 ± 0,83	9,82 ± 0,58	13,4 ± 1,73

Tabelle 15: Maße und variationsstatistische Werte für *Eomys* aff. *zitteli* aus dem unteren Ober-Oligozän von Burgmagerbein

(Fortsetzung von Tabelle 15)

		p^4	$m^{1/2}$	m^3
B	n	64	144	30
	VB	0,95 — 1,48	1,03 — 1,60	0,90 — 1,31
	M	1,19 ± 0,013	1,28 ± 0,01	1,07 ± 0,019
	σ	0,128 ± 0,011	0,121 ± 0,007	0,105 ± 0,014
	V	10,76 ± 0,95	9,44 ± 0,56	9,83 ± 1,27
B/L	n	64	144	30
	VB	100 — 122	109 — 136	107 — 158
	M	111 ± 0,53	121 ± 0,5	125 ± 1,6
	σ	4,19 ± 0,37	5,73 ± 0,34	8,98 ± 1,16
	V	3,79 ± 0,34	4,74 ± 0,28	7,18 ± 0,93

		$m_{1/2}$			$m^{1/2}$
L	n	24	L	n	36
	VB	1,00 — 1,26		VB	0,87 — 1,27
	M	1,13 ± 0,012		M	1,05 ± 0,016
	σ	0,058 ± 0,008		σ	0,098 ± 0,012
	V	5,13 ± 0,74		V	9,30 ± 1,10
B_v	n	70	B	n	36
	VB	0,97 — 1,18		VB	1,05 — 1,45
	M	1,04 ± 0,013		M	1,23 ± 0,018
	σ	0,060 ± 0,01		σ	0,106 ± 0,013
	V	5,80 ± 0,92		V	8,60 ± 1,01
B_h	n	23			
	VB	0,97 — 1,21			
	M	1,07 ± 0,013			
	σ	0,060 ± 0,009			
	V	5,63 ± 0,83			
B_v/L	n	20	B/L	n	35
	VB	84 — 100		VB	105 — 140
	M	92 ± 1,1		M	118 ± 1,27
	σ	5,0 ± 0,79		σ	7,54 ± 0,902
	V	5,45 ± 0,86		V	6,40 ± 0,77
B_h/B_v	n	20			
	VB	97 — 110			
	M	103 ± 0,78			
	σ	3,49 ± 0,55			
	V	3,38 ± 0,54			

Tabelle 16: Maße und variationsstatistische Werte für *Eomys* aff. *zitteli* aus dem unteren Ober-Oligozän von Treuchtlingen 1

		p_4	$m_{1/2}$	m_3
L	n	196	306	164
	VB	0,78 — 1,23	0,85 — 1,34	0,77 — 1,15
	M	1,06 ± 0,006	1,12 ± 0,005	1,00 ± 0,005
	σ	0,085 ± 0,004	0,089 ± 0,004	0,066 ± 0,004
	V	8,00 ± 0,40	7,94 ± 0,32	6,69 ± 0,37
B_v	n	196	304	164
	VB	0,62 — 0,93	0,80 — 1,19	0,72 — 1,10
	M	0,81 ± 0,003	1,03 ± 0,004	0,93 ± 0,004
	σ	0,046 ± 0,002	0,069 ± 0,003	0,054 ± 0,003
	V	5,63 ± 0,28	6,73 ± 0,27	5,79 ± 0,32
B_h	n	196	303	
	VB	0,72 — 1,06	0,81 — 1,22	
	M	0,90 ± 0,004	1,05 ± 0,004	
	σ	0,051 ± 0,003	0,068 ± 0,003	
	V	5,71 ± 0,29	6,50 ± 0,26	
B_h/L	n	196	303	164
(bei p)	VB	73 — 102	80 — 110	82 — 104
B_v/L	M	86 ± 0,4	94 ± 0,3	94 ± 0,3
(bei m)	σ	5,62 ± 0,28	5,38 ± 0,22	4,69 ± 0,26
	V	6,54 ± 0,33	5,75 ± 0,23	4,99 ± 0,28
B_v/B_h	n	196	303	
(bei p)	VB	81 — 100	90 — 115	
B_h/B_v	M	90 ± 0,3	102 ± 0,2	
(bei m)	σ	3,49 ± 0,18	4,27 ± 0,17	
	V	3,90 ± 0,20	4,19 ± 0,17	

		p^4	$m^{1/2}$	m^3
L	n	108	272	106
	VB	0,75 — 1,22	0,74 — 1,30	0,67 — 0,90
	M	1,00 ± 0,008	1,02 ± 0,006	0,79 ± 0,004
	σ	0,084 ± 0,006	0,105 ± 0,004	0,041 ± 0,003
	V	8,47 ± 0,56	10,2 ± 0,44	5,24 ± 0,36
B	n	108	272	106
	VB	0,79 — 1,35	0,90 — 1,50	0,84 — 1,06
	M	1,11 ± 0,009	1,20 ± 0,006	0,97 ± 0,005
	σ	0,089 ± 0,006	0,092 ± 0,004	0,049 ± 0,003
	V	8,05 ± 0,55	7,65 ± 0,33	5,03 ± 0,35
B/L	n	108	272	106
	VB	100 — 125	106 — 136	106 — 139
	M	112 ± 0,5	118 ± 0,3	124 ± 0,5
	σ	4,71 ± 0,32	5,42 ± 0,23	5,36 ± 0,40
	V	4,22 ± 0,29	4,59 ± 0,20	4,32 ± 0,30

Tabelle 17: Maße und variationsstatistische Werte für die Eomyiden *(Eomys zitteli* und *Pseudotheridomys pusillus)* aus dem unteren Ober-Oligozän von Gaimersheim

		p_4	m_1	m_2	$m_{1/2}$	m_3
L	n	167	99	95	250	144
	VB	0,92 — 1,23	0,95 — 1,34	1,00 — 1,23	0,95 — 1,34	0,85 — 1,15
	M	1,09 ± 0,005	1,16 ± 0,006	1,12 ± 0,006	1,15 ± 0,004	1,01 ± 0,005
	σ	0,059 ± 0,003	0,062 ± 0,004	0,056 ± 0,004	0,061 ± 0,003	0,055 ± 0,003
	V	5,40 ± 0,30	5,36 ± 0,38	5,00 ± 0,36	5,28 ± 0,24	5,48 ± 0,32
B_v	n	167	98	95	248	144
	VB	0,70 — 0,93	0,90 — 1,14	0,97 — 1,19	0,90 — 1,19	0,80 — 1,10
	M	0,82 ± 0,002	1,04 ± 0,005	1,07 ± 0,004	1,05 ± 0,003	0,94 ± 0,005
	σ	0,026 ± 0,001	0,048 ± 0,003	0,042 ± 0,003	0,049 ± 0,002	0,061 ± 0,004
	V	3,20 ± 0,18	4,64 ± 0,33	3,98 ± 0,29	4,65 ± 0,21	6,48 ± 0,38
B_h	n	167	97	95	247	
	VB	0,80 — 1,06	0,92 — 1,22	0,95 — 1,21	0,92 — 1,22	
	M	0,91 ± 0,003	1,07 ± 0,005	1,06 ± 0,005	1,06 ± 0,003	
	σ	0,041 ± 0,002	0,056 ± 0,004	0,049 ± 0,004	0,053 ± 0,002	
	V	4,55 ± 0,25	5,23 ± 0,38	4,61 ± 0,33	5,02 ± 0,23	
B_h/L	n	167	97	95	247	144
(bei p)	VB	73 — 99	81 — 102	87— 110	80 — 110	82 — 104
B_v/L	M	85 ± 0,4	89 ± 0,4	96 ± 0,4	92 ± 0,4	93 ± 0,4
(bei m)	σ	4,64 ± 0,25	4,01 ± 0,28	4,15 ± 0,30	5,50 ± 0,25	4,58 ± 0,27
	V	5,46 ± 0,30	4,50 ± 0,32	4,32 ± 0,31	6,00 ± 0,27	4,93 ± 0,29
	n	167	97	95	247	
B_v/B_h	VB	81 — 100	96 — 115	90 — 106	90 — 115	
(bei p)	M	89 ± 0,3	104 ± 0,4	99 ± 0,4	101 ± 0,3	
B_h/B_v	σ	3,70 ± 0,20	3,48 ± 0,25	3,58 ± 0,26	4,39 ± 0,20	
(bei m)	V	4,13 ± 0,23	3,33 ± 0,24	3,63 ± 0,26	4,33 ± 0,20	

Tabelle 18: Maße und variationsstatistische Werte für *Eomys zitteli* aus dem unteren Ober-Oligozän von Gaimersheim

		p^4	$m^{1/2}$	m^3 [1]
L	n	97	233	106
	VB	0,85 — 1,22	0,89 — 1,30	0,67 — 0,90
	M	1,02 ± 0,007	1,05 ± 0,005	0,79 ± 0,004
	σ	0,006 ± 0,005	0,073 ± 0,003	0,041 ± 0,003
	V	6,46 ± 0,46	6,93 ± 0,32	5,24 ± 0,36
B	n	97	233	106
	VB	0,95 — 1,35	1,07 — 1,50	0,84 — 1,06
	M	1,13 ± 0,007	1,23 ± 0,004	0,97 ± 0,005
	σ	0,067 ± 0,005	0,061 ± 0,003	0,049 ± 0,003
	V	5,96 ± 0,43	4,93 ± 0,23	5,03 ± 0,35
B/L	n	97	233	106
	VB	100 — 125	106 — 136	106 — 139
	M	112 ± 0,5	118 ± 0,4	124 ± 0,5
	σ	4,77 ± 0,3	5,65 ± 0,3	5,36 ± 0,4
	V	4,26 ± 0,31	4,78 ±0,22	4,32 ± 0,30

[1] Werte für *Eomys zitteli* und *Pseudotheridomys pusillus.*

Tabelle 18: Maße und variationsstatistische Werte für *Eomys zitteli* aus dem unteren Ober-Oligozän von Gaimersheim (Fortsetzung)

		p_4	$m_{1/2}$	m_3
L	n	29	56	20
	VB	0,78 — 1,00	0,85 — 1,14	0,77 — 1,02
	M	0,91 ± 0,01	0,98 ± 0,009	0,89 ± 0,014
	σ	0,053 ± 0,007	0,064 ± 0,006	0,062 ± 0,01
	V	5,79 ± 0,76	6,56 ± 0,62	6,88 ± 1,10
B_v	n	29	56	20
	VB	0,62 — 0,85	0,80 — 1,10	0,72 — 1,00
	M	0,76 ± 0,01	0,94 ± 0,01	0,89 ± 0,016
	σ	0,052 ± 0,005	0,076 ± 0,007	0,072 ± 0,011
	V	6,85 ± 0,90	8,04 ± 0,76	8,07 ± 1,28
B_h	n	29	56	
	VB	0,72 — 0,95	0,81 — 1,14	
	M	0,84 ± 0,01	0,97 ± 0,01	
	σ	0,056 ± 0,007	0,077 ± 0,008	
	V	6,59 ± 0,87	7,87 ± 0,74	
B_h/L	n	29	56	20
(bei p)	VB	83 — 102	86 — 105	88 — 104
B_v/L	M	93 ± 0,9	95 ± 0,5	98 ± 0,8
(bei m)	σ	5,06 ± 0,67	3,79 ± 0,36	3,59 ± 0,57
	V	5,42 ± 0,71	3,99 ± 0,38	3,67 ± 0,58
B_v/B_h	n	29	56	
(bei p)	VB	84 — 96	99 — 114	
B_h/B_v	M	89 ± 0,7	104 ± 0,4	
(bei m)	σ	3,87 ± 0,51	3,12 ± 0,3	
	V	4,33 ± 0,57	3,0 ± 0,28	

		p^4	$m^{1/2}$
L	n	11	39
	VB	0,75 — 0,90	0,74 — 1,00
	M		0,89 ± 0,01
	σ		0,064 ± 0,007
	V		7,16 ± 0,81
B	n	11	39
	VB	0,79 — 1,05	0,90 — 1,13
	M		1,04 ± 0,009
	σ		0,057 ± 0,006
	V		5,44 ± 0,62
B/L	n	11	39
	VB	105 — 116	108 — 127
	M		118 ± 0,7
	σ		4,52 ± 0,51
	V		3,84 ± 0,44

Tabelle 19: Maße und variationsstatistische Werte für *Pseudotheridomys pusillus* aus dem unteren Ober-Oligozän von Gaimersheim

		p_4	$m_{1/2}$	m_3
L	n	74	180	87
	VB	1,10 — 1,39	1,08 — 1,42	0,90 — 1,29
	M	1,25 ± 0,003	1,27 ± 0,005	1,10 ± 0,007
	σ	0,054 ± 0,004	0,067 ± 0,004	0,067 ± 0,005
	V	4,28 ± 0,35	5,28 ± 0,28	6,14 ± 0,46
B_v	n	74	180	87
	VB	0,87 — 1,10	1,02 — 1,31	0,89 — 1,16
	M	0,97 ± 0,005	1,18 ± 0,005	1,03 ± 0,007
	σ	0,047 ± 0,004	0,068 ± 0,004	0,066 ± 0,005
	V	4,85 ± 0,40	5,75 ± 0,30	6,38 ± 0,50
B_h	n	74	180	
	VB	0,90 — 1,22	0,97 — 1,33	
	M	1,06 ± 0,007	1,15 ± 0,005	
	σ	0,061 ± 0,005	0,071 ± 0,004	
	V	5,75 ± 0,47	6,20 ± 0,33	
B_h/L	n	74	180	87
(bei p)	VB	76 — 96	82 — 101	82 — 106
B_v/L	M	85 ± 0,5	92 ± 0,3	94 ± 0,5
(bei m)	σ	4,04 ± 0,33	4,32 ± 0,23	4,75 ± 0,36
	V	4,75 ± 0,39	4,70 ± 0,25	5,07 ± 0,39
B_v/B_h	n	74	180	
(bei p)	VB	84 — 100	90 — 109	
B_h/B_v	M	92 ± 0,4	99 ± 0,3	
(bei m)	σ	3,55 ± 0,29	4,43 ± 0,23	
	V	3,87 ± 0,32	4,46 ± 0,24	

		p^4	$m^{1/2}$	m^3
L	n	84	156	60
	VB	1,04 — 1,37	0,95 — 1,36	0,77 — 1,10
	M	1,21 ± 0,007	1,16 ± 0,008	0,94 ± 0,01
	σ	0,067 ± 0,005	0,095 ± 0,005	0,074 ± 0,007
	V	5,53 ± 0,43	8,15 ± 0,46	7,90 ± 0,72
B	n	84	156	60
	VB	1,07 — 1,42	1,22 — 1,53	0,96 — 1,30
	M	1,24 ± 0,008	1,39 ± 0,005	1,16 ± 0,009
	σ	0,073 ± 0,006	0,066 ± 0,004	0,069 ± 0,006
	V	5,90 ± 0,46	4,78 ± 0,27	5,97 ± 0,55
B/L	n	84	156	60
	VB	96 — 109	102 — 143	109 — 148
	M	102 ± 0,3	121 ± 0,7	127 ± 1
	σ	3,02 ± 0,23	9,03 ± 0,51	7,38 ± 0,68
	V	2,95 ± 0,23	7,46 ± 0,42	5,81 ± 0,53

Tabelle 20: Maße und variationsstatistische Werte für *Ligerimys lophidens* aus dem unteren Burdigal von Bissingen

		p_4	$m_{1/2}$	m_3
L	n	187	438	135
	VB	0,97 — 1,27	0,95 — 1,31	0,87 — 1,12
	M	1,12 ± 0,005	1,15 ± 0,003	0,98 ± 0,004
	σ	0,064 ± 0,003	0,064 ± 0,002	0,05 ± 0,003
	V	5,69 ± 0,29	5,51 ± 0,19	5,12 ± 0,31
B_v	n	187	438	135
	VB	0,70 — 1,00	0,88 — 1,23	0,83 — 1,08
	M	0,86 ± 0,004	1,07 ± 0,003	0,94 ± 0,003
	σ	0,053 ± 0,003	0,055 ± 0,002	0,04 ± 0,002
	V	6,13 ± 0,32	5,12 ± 0,17	4,20 ± 0,26
B_h	n	187	438	
	VB	0,79 — 1,05	0,85 — 1,21	
	M	0,93 ± 0,004	1,06 ± 0,003	
	σ	0,050 ± 0,003	0,06 ± 0,002	
	V	5,37 ± 0,28	5,67 ± 0,19	
B_h/L	n	187	438	135
(bei p)	VB	73 — 93	81 — 105	87 — 112
B_v/L	M	83 ± 0,3	94 ± 0,2	95 ± 0,4
(bei m)	σ	3,75 ± 0,19	4,15 ± 0,14	4,39 ± 0,27
	V	4,52 ± 0,23	4,42 ± 0,15	4,6 ± 0,28
B_v/B_h	n	187	438	
(bei p)	VB	84 — 106	88 — 109	
B_h/B_v	M	92 ± 0,3	99 ± 0,2	
(bei m)	σ	3,78 ± 0,2	3,82 ± 0,13	
	V	4,1 ± 0,21	3,86 ± 0,13	

		p^4	$m^{1/2}$	m^3
L	n	214	396	140
	VB	0,93 — 1,15	0,86 — 1,20	0,70 — 0,92
	M	1,05 ± 0,003	1,04 ± 0,003	0,82 ± 0,004
	σ	0,042 ± 0,002	0,065 ± 0,002	0,047 ± 0,003
	V	4,04 ± 0,20	6,25 ± 0,22	5,7 ± 0,34
B	n	214	396	140
	VB	1,00 — 1,34	1,10 — 1,40	0,89 — 1,17
	M	1,15 ± 0,005	1,24 ± 0,003	1,02 ± 0,005
	σ	0,067 ± 0,003	0,055 ± 0,002	0,063 ± 0,004
	V	5,8 ± 0,28	4,42 ± 0,13	6,14 ± 0,37
B/L	n	214	396	140
	VB	99 — 124	103 — 135	111 — 140
	M	109 ± 0,3	119 ± 0,3	125 ± 0,6
	σ	4,74 ± 0,23	6,06 ± 0,22	6,98 ± 0,42
	V	4,35 ± 0,21	5,1 ± 0,18	5,08 ± 0,32

Tabelle 21: Maße und variationsstatistische Werte für die *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation (Morphotyp A+B) aus dem unteren Burdigal von Bissingen

		p_4	$m_{1/2}$	m_3
L	n	89	181	53
	VB	1,04 — 1,27	0,98 — 1,27	0,90 — 1,12
	M	1,15 ± 0,005	1,13 ± 0,004	1,01 ± 0,007
	σ	0,046 ± 0,003	0,058 ± 0,003	0,05 ± 0,005
	V	4,03 ± 0,30	5,17 ± 0,27	4,92 ± 0,49
B_v	n	89	181	53
	VB	0,80 — 1,00	0,88 — 1,23	0,90 — 1,08
	M	0,89 ± 0,005	1,07 ± 0,004	0,98 ± 0,006
	σ	0,045 ± 0,003	0,059 ± 0,003	0,044 ± 0,004
	V	5,0 ± 0,38	5,47 ± 0,29	4,45 ± 0,43
B_h	n	89	181	
	VB	0,85 — 1,05	0,85 — 1,21	
	M	0,94 ± 0,005	1,06 ± 0,005	
	σ	0,043 ± 0,003	0,064 ± 0,003	
	V	4,61 ± 0,35	6,0 ± 0,32	
B_h/L	n	89	181	53
(bei p)	VB	73 — 91	84 — 105	88 — 112
B_v/L	M	83 ± 0,4	95 ± 0,3	97 ± 0,7
(bei m)	σ	3,75 ± 0,28	4,49 ± 0,24	4,69 ± 0,46
	V	4,52 ± 0,34	4,73 ± 0,25	4,85 ± 0,48
B_v/B_h	n	89	181	
(bei p)	VB	87 — 106	89 — 108	
B_h/B_v	M	94 ± 0,4	99 ± 0,3	
(bei m)	σ	3,4 ± 0,26	3,86 ± 0,2	
	V	3,62 ± 0,27	3,9 ± 0,21	

		p^4	$m^{1/2}$	m^3
L	n	100	177	58
	VB	0,93 — 1,15	0,86 — 1,19	0,72 — 0,91
	M	1,06 ± 0,005	1,04 ± 0,005	0,83 ± 0,006
	σ	0,047 ± 0,003	0,064 ± 0,003	0,042 ± 0,004
	V	4,4 ± 0,31	6,16 ± 0,33	5,11 ± 0,48
B	n	100	177	58
	VB	1,07 — 1,34	1,12 — 1,40	0,94 — 1,17
	M	1,2 ± 0,005	1,25 ± 0,004	1,06 ± 0,007
	σ	0,049 ± 0,003	0,051 ± 0,003	0,056 ± 0,005
	V	4,04 ± 0,39	4,12 ± 0,22	5,32 ± 0,49
B/L	n	100	177	58
	VB	106 — 124	108 — 135	112 — 140
	M	113 ± 0,4	121 ± 0,5	128 ± 0,8
	σ	4,02 ± 0,29	6,06 ± 0,32	6,3 ± 0,59
	V	3,56 ± 0,25	5,01 ± 0,27	4,93 ± 0,46

Tabelle 22: Maße und variationsstatistische Werte für den Morphotyp A der *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation aus dem unteren Burdigal von Bissingen

		p_4	$m_{1/2}$	m_3
L	n	98	257	82
	VB	0,97 — 1,20	0,95 — 1,31	0,87 — 1,06
	M	1,09 ± 0,005	1,17 ± 0,004	0,97 ± 0,005
	σ	0,048 ± 0,003	0,063 ± 0,003	0,044 ± 0,003
	V	4,42 ± 0,32	5,41 ± 0,24	4,51 ± 0,35
B_v	n	98	257	82
	VB	0,70 — 0,96	0,89 — 1,18	0,83 — 1,04
	M	0,83 ± 0,004	1,06 ± 0,003	0,91 ± 0,005
	σ	0,042 ± 0,003	0,052 ± 0,002	0,047 ± 0,004
	V	5,1 ± 0,36	4,85 ± 0,21	5,12 ± 0,4
B_h	n	98	257	
	VB	0,79 — 1,05	0,85 — 1,20	
	M	0,92 ± 0,004	1,05 ± 0,004	
	σ	0,037 ± 0,003	0,064 ± 0,003	
	V	3,97 ± 0,28	6,07 ± 0,27	
B_h/L	n	98	257	82
(bei p)	VB	76 — 93	81 — 101	87 — 105
B_v/L	M	84 ± 0,4	91 ± 0,2	95 ± 0,4
(bei m)	σ	3,64 ± 0,26	3,81 ± 0,17	3,98 ± 0,31
	V	4,33 ± 0,31	4,18 ± 0,18	4,21 ± 0,33
B_v/B_h	n	98	257	
(bei p)	VB	84 — 100	88 — 109	
B_h/B_v	M	91 ± 0,3	99 ± 0,2	
(bei m)	σ	3,39 ± 0,24	3,84 ± 0,17	
	V	3,72 ± 0,27	3,88 ± 0,17	

		p^4	$m^{1/2}$	m^3
L	n	114	219	82
	VB	0,95 — 1,15	0,86 — 1,20	0,70 — 0,92
	M	1,05 ± 0,004	1,04 ± 0,004	0,81 ± 0,005
	σ	0,043 ± 0,003	0,066 ± 0,003	0,048 ± 0,004
	V	4,05 ± 0,27	6,28 ± 0,3	5,97 ± 0,47
B	n	114	219	82
	VB	1,00 — 1,21	1,10 — 1,37	0,89 — 1,15
	M	1,11 ± 0,005	1,23 ± 0,004	0,99 ± 0,006
	σ	0,048 ± 0,003	0,056 ± 0,003	0,052 ± 0,004
	V	4,29 ± 0,28	4,57 ± 0,22	5,25 ± 0,41
B/L	n	114	219	82
	VB	99 — 114	103 — 133	111 — 140
	M	106 ± 0,3	118 ± 0,4	123 ± 0,8
	σ	3,36 ± 0,22	5,82 ± 0,28	6,78 ± 0,53
	V	3,17 ± 0,21	4,93 ± 0,24	5,52 ± 0,43

Tabelle 23: Maße und variationsstatistische Werte für den Morphotyp B der *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation aus dem unteren Burdigal von Bissingen

		p_4	m_1	m_2	$m_{1/2}$	m_3
L	n	112	106	70	260	38
	VB	0,99 — 1,22	1,05 — 1,30	1,00 — 1,25	1,00 — 1,30	0,85 — 1,11
	M	1,09 ± 0,005	1,18 ± 0,005	1,13 ± 0,006	1,17 ± 0,003	1,00 ± 0,01
	σ	0,051 ± 0,003	0,051 ± 0,004	0,049 ± 0,004	0,055 ± 0,002	0,060 ± 0,007
	V	4,68 ± 0,31	4,35 ± 0,30	4,36 ± 0,37	4,68 ± 0,24	5,98 ± 0,69
B_v	n	112	106	70	260	38
	VB	0,72 — 0,95	0,92 — 1,20	0,96 — 1,20	0,92 — 1,20	0,81 — 1,06
	M	0,83 ± 0,004	1,06 ± 0,005	1,08 ± 0,007	1,07 ± 0,003	0,93 ± 0,01
	σ	0,045 ± 0,003	0,053 ± 0,004	0,056 ± 0,005	0,053 ± 0,002	0,061 ± 0,009
	V	5,39 ± 0,36	5,01 ± 0,33	5,20 ± 0,44	4,90 ± 0,22	6,53 ± 0,75
B_h	n	112	106	70	260	
	VB	0,81 — 1,10	0,86 — 1,20	0,88 — 1,16	0,86 — 1,21	
	M	0,92 ± 0,005	1,04 ± 0,006	1,03 ± 0,007	1,06 ± 0,004	
	σ	0,053 ± 0,004	0,062 ± 0,004	0,058 ± 0,005	0,058 ± 0,003	
	V	5,75 ± 0,38	5,94 ± 0,41	5,65 ± 0,48	5,46 ± 0,24	
	n	112	106	70	260	38
B_h/L	VB	72 — 95	81 — 103	87 — 103	81 — 103	85 — 106
(bei p)	M	84 ± 0,4	90 ± 0,4	95 ± 0,5	92 ± 0,3	94 ± 0,8
B_v/L	σ	4,1 ± 0,27	3,96 ± 0,27	3,74 ± 0,32	4,48 ± 0,20	4,93 ± 0,57
(bei m)	V	4,87 ± 0,33	4,38 ± 0,30	3,94 ± 0,33	4,89 ± 0,22	5,24 ± 0,60
	n	112	106	70	260	
B_v/B_h	VB	82 — 100	90 — 111	88 — 102	85 — 111	
(bei p)	M	90 ± 0,4	100 ± 0,3	96 ± 0,4	99 ± 0,2	
B_h/B_v	σ	3,93 ± 0,26	2,94 ± 0,21	3,29 ± 0,28	3,82 ± 0,17	
(bei m)	V	4,34 ± 0,29	2,94 ± 0,21	3,20 ± 0,27	3,88 ± 0,17	

Tabelle 24: Maße und variationsstatistische Werte für *Ligerimys antiquus* (Morphotyp A+B) aus dem unteren Burdigal von Wintershof-West

		p^4	$m^{1/2}$	m^3
L	n	55	164	10
	VB	0,95 — 1,25	0,90 — 1,22	0,70 — 0,84
	M	1,07 ± 0,007	1,08 ± 0,005	
	σ	0,057 ± 0,005	0,059 ± 0,003	
	V	5,33 ± 0,51	5,47 ± 0,30	
B	n	55	164	10
	VB	1,00 — 1,28	1,12 — 1,39	0,86 — 1,06
	M	1,12 ± 0,009	1,25 ± 0,004	
	σ	0,070 ± 0,007	0,053 ± 0,003	
	V	6,20 ± 0,59	4,23 ± 0,23	
B/L	n	55	164	10
	VB	96 — 116	103 — 131	109 — 133
	M	105 ± 0,6	116 ± 0,5	
	σ	4,45 ± 0,42	6,03 ± 0,33	
	V	4,22 ± 0,40	5,22 ± 0,29	

Tabelle 24: Maße und variationsstatistische Werte für *Ligerimys antiquus* (Morphotyp A+B) aus dem unteren Burdigal von Wintershof-West (Forts.)

		p_4	$m_{1/2}$	m_3
L	n	142	231	86
	VB	0,95 — 1,20	0,97 — 1,31	0,82 — 1,02
	M	1,10 ± 0,004	1,15 ± 0,004	0,92 ± 0,004
	σ	0,047 ± 0,003	0,061 ± 0,003	0,041 ± 0,003
	V	4,27 ± 0,25	5,30 ± 0,25	4,47 ± 0,34
B_v	nQ	142	231	86
	VB	0,68 — 0,91	0,87 — 1,16	0,76 — 0,96
	M	0,81 ± 0,003	1,04 ± 0,004	0,87 ± 0,005
	σ	0,041 ± 0,002	0,054 ± 0,003	0,043 ± 0,003
	V	5,10 ± 0,30	5,18 ± 0,24	4,99 ± 0,38
B_h	n	142	231	
	VB	0,73 — 1,03	0,82 — 1,16	
	M	0,90 ± 0,004	1,01 ± 0,004	
	σ	0,048 ± 0,003	0,063 ± 0,003	
	V	5,35 ± 0,32	6,23 ± 0,29	
B_h/L	n	142	231	86
(bei p)	VB	72 — 94	79 — 103	85 — 103
B_v/L	M	82 ± 0,3	90 ± 0,3	94 ± 0,5
(bei m)	σ	3,94 ± 0,23	4,39 ± 0,2	4,35 ± 0,33
	V	2,79 ± 0,17	4,88 ± 0,23	4,64 ± 0,35
B_v/B_h	n	142	231	
(bei p)	VB	81 — 100	86 — 109	
B_h/B_v	M	90 ± 0,3	98 ± 0,3	
(bei m)	σ	3,91 ± 0,23	4,12 ± 0,19	
	V	4,34 ± 0,26	4,23 ± 0,2	

		p^4	$m^{1/2}$	m^3
L	n	115	243	68
	VB	0,95 — 1,23	0,90 — 1,23	0,66 — 0,91
	M	1,09 ± 0,005	1,06 ± 0,005	0,80 ± 0,006
	σ	0,057 ± 0,004	0,078 ± 0,004	0,050 ± 0,004
	V	5,24 ± 0,35	7,36 ± 0,33	6,25 ± 0,53
B	n	115	243	68
	VB	0,95 — 1,25	1,09 — 1,36	0,83 — 1,09
	M	1,10 ± 0,005	1,21 ± 0,003	0,98 ± 0,007
	σ	0,056 ± 0,004	0,052 ± 0,002	0,057 ± 0,005
	V	5,14 ± 0,34	4,32 ± 0,22	5,82 ± 0,5
B/L	n	115	243	68
	VB	85 — 109	96 — 133	111 — 140
	M	100 ± 0,4	115 ± 0,4	123 ± 0,7
	σ	3,97 ± 0,26	6,86 ± 0,31	5,81 ± 0,5
	V	3,97 ± 0,26	5,96 ± 0,27	4,72 ± 0,41

Tabelle 25: Maße und variationsstatistische Werte für *Ligerimys antiquus* aus dem unteren Burdigal von Schnaitheim

		p_4	$m_{1(2)}$	$m_{2(1)}$	m_{1+2}	m_3
L	n	204	205	208	413	175
	VB	1,07 — 1,35	1,14 — 1,52	1,06 — 1,37	1,06 — 1,52	0,85 — 1,13
	M	1,22 ± 0,004	1,29 ± 0,004	1,24 ± 0,004	1,26 ± 0,003	1,00 ± 0,005
	σ	0,052 ± 0,003	0,061 ± 0,003	0,057 ± 0,003	0,065 ± 0,002	0,060 ± 0,003
	V	4,26 ± 0,12	4,7 ± 0,23	4,56 ± 0,22	5,13 ± 0,18	6,02 ± 0,32
B_v	n	204	205	208	413	175
	VB	0,78 — 1,03	1,01 — 1,30	0,96 — 1,35	0,96 — 1,35	0,80 — 1,07
	M	0,90 ± 0,004	1,13 ± 0,004	1,14 ± 0,005	1,14 ± 0,003	0,95 ± 0,005
	σ	0,052 ± 0,003	0,053 ± 0,003	0,067 ± 0,003	0,057 ± 0,002	0,061 ± 0,003
	V	5,76 ± 0,29	4,67 ± 0,23	5,33 ± 0,26	4,97 ± 0,17	6,45 ± 0,35
B_h	n	204	205	208	413	
	VB	0,89 — 1,15	1,02 — 1,35	0,94 — 1,28	0,94 — 1,35	
	M	0,98 ± 0,004	1,16 ± 0,004	1,08 ± 0,004	1,12 ± 0,003	
	σ	0,052 ± 0,003	0,053 ± 0,003	0,055 ± 0,003	0,067 ± 0,002	
	V	5,32 ± 0,26	4,56 ± 0,23	5,07 ± 0,25	5,96 ± 0,21	
B_h/L	n	204	205	208	413	175
(bei p)	VB	73 — 90	79 — 97	82 — 102	79 — 102	82 — 107
B_v/L	M	81 ± 0,2	87 ± 0,3	92 ± 0,2	90 ± 0,2	95 ± 0,4
(bei m)	σ	2,28 ± 0,11	3,90 ± 0,19	3,57 ± 0,18	4,47 ± 0,16	5,17 ± 0,28
	V	2,82 ± 0,14	4,48 ± 0,22	3,87 ± 0,19	4,97 ± 0,17	5,44 ± 0,29
B_v/B_h	n	204	205	208	413	
(bei p)	VB	80 — 101	97 — 111	87 — 103	87 — 111	
B_h/B_v	M	91 ± 0,3	102 ± 0,2	94 ± 0,2	98 ± 0,2	
(bei m)	σ	3,78 ± 0,19	2,58 ± 0,13	2,90 ± 0,14	4,70 ± 0,16	
	V	4,16 ± 0,21	2,54 ± 0,13	3,06 ± 0,15	4,77 ± 0,17	

Tabelle 26: Maße und variationsstatistische Werte für *Ligerimys florancei* aus dem oberen Burdigal von Erkertshofen

		p^4	$m^{1(2)}$	$m^{2(1)}$	m^{1+2}	m^3
L	n	203	200	200	400	175
	VB	1,10 — 1,37	1,05 — 1,38	0,98 — 1,24	0,98 — 1,38	0,70 — 0,97
	M	1,22 ± 0,004	1,22 ± 0,004	1,10 ± 0,004	1,16 ± 0,004	0,85 ± 0,004
	σ	0,057 ± 0,003	0,063 ± 0,003	0,054 ± 0,003	0,084 ± 0,003	0,052 ± 0,003
	V	4,65 ± 0,23	5,19 ± 0,26	4,94 ± 0,25	7,28 ± 0,26	6,16 ± 0,33
B	n	203	200	200	400	175
	VB	1,03 — 1,32	1,18 — 1,45	1,10 — 1,40	1,10 — 1,45	0,90 — 1,17
	M	1,20 ± 0,004	1,31 ± 0,004	1,28 ± 0,004	1,30 ± 0,003	1,03 ± 0,005
	σ	0,055 ± 0,003	0,061 ± 0,003	0,057 ± 0,003	0,061 ± 0,002	0,062 ± 0,003
	V	4,59 ± 0,23	4,66 ± 0,23	4,43 ± 0,22	4,66 ± 0,17	5,98 ± 0,32
B/L	n	203	200	200	400	175
	VB	85 — 108	97 — 118	106 — 130	97 — 130	108 — 135
	M	99 ± 0,3	107 ± 0,3	117 ± 0,2	112 ± 0,3	121 ± 0,4
	σ	4,0 ± 0,2	4,14 ± 0,21	2,34 ± 0,1	6,50 ± 0,2	5,72 ± 0,31
	V	4,04 ± 0,2	3,88 ± 0,19	2,0 ± 0,1	5,80 ± 0,2	4,73 ± 0,25

Tabelle 26: Maße und variationsstatistische Werte für *Ligerimys florancei* aus dem oberen Burdigal von Erkertshofen (Fortsetzung)

5.2. Materialnachweis

Burgmagerbein. (Slg. München)

Eomys aff. *zitteli*

p_4:	1954 XVI 1–69, 235	70 Zähne
$m_{1/2}$:	1954 XII 369; 1954 XVI 70–193, 252, 317	127 Zähne
m_3:	1954 XVI 194–234, 236–251	57 Zähne
p^4:	1954 XVI 253–315	63 Zähne
$m^{1/2}$:	1954 XII 370; 1954 XVI 318–465	149 Zähne
m^3:	1954 XVI 466–475, 477–496	30 Zähne
	zus.:	496 Zähne

? Burgmagerbein: *Pseudotheridomys* sp.

p^4:	1954 XVI 316	1 Zahn
	Burgmagerbein gesamt:	497 Zähne

Treuchtlingen 1. (Slg. München)

Eomys aff. *zitteli*

p_4:	1962 XI 1–11	11 Zähne
$m_{1/2}$:	1962 XI 12–13, 15–38	26 Zähne
m_3:	1962 XI 39–40	2 Zähne
p^4:	1962 XI 41–55	15 Zähne
$m^{1/2}$:	1962 XI 56–93	38 Zähne
m^3:	1962 XI 94	1 Zahn
	zus.:	93 Zähne

? Treuchtlingen 1: *Pseudotheridomys* sp.

$m_{1/2}$:	1962 XI 14	1 Zahn
	Treuchtlingen 1 gesamt:	94 Zähne

Quercy. (Naturhist. Mus. Basel)

Eomys zitteli

Unterkiefer mit Zähnen: Q.T. 890, 920, 928; Q.U. 253, 255–259, 261, 1 Unterkiefer ohne Nummer	11 Stücke
Schädel mit Zähnen: Q.R. 123	1 Stück
Eomys major? Unterkiefer mit Zähnen: Q.T. 772	1 Stück
Quercy gesamt:	13 Stücke

Gaimersheim. (Slg. München)

Eomys zitteli

Unterkiefer mit Zähnen: 1939 XI 13, 15–16; 1952 II 2186–2197, 2199–2203, 2205–2207, 2209–2217, 2220–2227, 2229, 2231–2235, 2237–2253, 2255–2262, 2264–2309, 2311–2323, 2325–2326, 2329	133 Stücke
Schädel und Maxillae mit Zähnen: 1939 XI 14, 1952 II 34, 36–40, 2574–2580	14 Stücke

Isolierte Zähne:

p_4:	1952 II 2332–2352, 2973–3054	103 Zähne
$m_{1/2}$:	1952 II 2353–2407	55 Zähne
m_3:	1952 II 2408–2425, 3207–3283	95 Zähne
p^4:	1952 II 2581, 2583–2664	83 Zähne
$m^{1/2}$:	1952 II 2665–2675, 2677–2738, 2740–2762, 2764–2854, 2856–2874	206 Zähne
m^3 (incl. *Pseudotheridomys pusillus*):	1952 II 2875–2886, 2888–2903, 2905, 2907–2917, 2919–2924, 2928–2931, 2933–2935, 2938–2942, 2944–2946, 2948, 2952–2955, 2960–2963, 2966–2971	76 Zähne
	zus.:	765 Stücke

Eomys major

Maxilla mit Zähnen: 1939 XI 17 — 1 Stück

Pseudotheridomys pusillus

Unterkiefer mit Zähnen: 1952 II 2198, 2204, 2208, 2218, 2228, 2230, 2236, 2254, 2263, 2310, 2324 — 11 Stücke

Isolierte Zähne:

p_4:	1952 II 2426–2430, 2467–2482	21 Zähne
$m_{1/2}$:	1952 II 2431–2435, 2437, 2483–2519	43 Zähne
m_3:	1952 II 2438–2442, 2436, 2520–2528	15 Zähne
p^4:	1952 II 2529–2538, 2582	11 Zähne
$m^{1/2}$:	1952 II 2539–2573, 2676, 2739, 2763, 2855	39 Zähne
m^3:	siehe bei *Eomys zitteli*	
	zus.:	140 Stücke
	Gaimersheim gesamt:	906 Stücke

Weißenburg 6. (Slg. München)

Pseudotheridomys aff. *parvulus*

Material-Nachweis bei Fahlbusch 1968, S. 224.

Bissingen. (Slg. München)

Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangs-Population

Morphotyp A

p_4:	1954 XVII 67, 153, 203, 210–297	91 Zähne
$m_{1/2}$:	1954 XVII 781, 1571–1635, 1637–1739, 1755, 1790, 1796, 1805, 1817, 1867–1869, 1896, 1900, 1922, 1925, 1948	182 Zähne
m_3:	1954 XVII 1636, 2095–2146	53 Zähne
p^4:	1954 XVII 815, 857–861, 863–913, 915–955, 957	99 Zähne
$m^{1/2}$:	1954 XVII 381, 678–780, 782–814, 816–856; 1954 XII 477	179 Zähne
m^3:	1954 XVII 2147–2204	58 Zähne
	zus.:	662 Zähne

Morphotyp B

p_4:	1954 XVII 110–152, 154–202, 204–209	98 Zähne
$m_{1/2}$:	1954 XII 476, 479; 1954 XVII 1740–1754, 1756–1789, 1791–1795, 1797–1804, 1806–1816, 1818–1866, 1870–1895, 1897–1899, 1901–1921, 1923–1924, 1926–1947, 1949–2010, 2087	261 Zähne

m_3:	1954 XVII 2011–2075, 2077–2086, 2088–2094	82 Zähne
p^4:	1954 XVII 507, 862, 914, 958, 960–1071	116 Zähne
$m^{1/2}$:	1954 XVII 298–378, 380, 382–506, 677, 956, 2205–2206, 2207–2212	217 Zähne
m^3:	1954 XVII 1489–1570	82 Zähne
	zus.:	856 Zähne
	Morphotyp A und B zus.:	1518 Zähne

Ligerimys lophidens

p_4:	1954 XVII 31–66, 68–109	78 Zähne
$m_{1/2}$:	1954 XVII 516, 1156–1331	186 Zähne
m_3:	1954 XVII 1341–1429, 2076	90 Zähne
p^4:	1954 XVII 1072–1155	84 Zähne
$m^{1/2}$:	1954 XVII 379, 508–515, 517–586, 588–676	168 Zähne
m^3:	1954 XVII 587, 1430–1488	60 Zähne
	zus.:	666 Zähne

Eomys rhodanicus

1954 XVII 959, 2228–2236	10 Zähne
Bissingen gesamt:	2194 Zähne

Wintershof-West. (Slg. München)

Ligerimys antiquus

Morphotyp A

Unterkiefer mit Zähnen: 1937 II 10216, 11031, 11051–11052, 11055, 11076, 11080, 11102, 11119	9 Stücke
Oberkiefer mit Zähnen: 1937 II 11012, 11026–11029	5 Stücke

Isolierte Zähne:

p_4:	1937 II 19454, 19460, 19462–19463, 19469–19471, 19474, 19476–19477	10 Zähne
$m_{1/2}$:	1937 II 19489, 19502, 19510, 19517, 19552, 19556, 19559, 19566	8 Zähne
m_3:	1937 II 19578	1 Zahn
p^4:	1937 II 11432, 19298, 19306–19313	10 Zähne
$m^{1/2}$:	1937 II 19314–19321, 19324–19335	20 Zähne
	zus.:	63 Stücke

Morphotyp B

Unterkiefer mit Zähnen: 1937 II 10199–10200, 10202–10214, 10217–10221, 10223–10227, 10229–10234, 10236–10247, 10300, 11030, 11032–11050, 11053–11054, 11056–11058, 11063–11075, 11077–11079, 11081–11101, 11103–11118, 11243	123 Stücke
Oberkiefer mit Zähnen: 1937 II 10248–10257, 11014–11018, 11020–11025	21 Stücke

Isolierte Zähne:

p_4:	1937 II 11013, 19455–19459, 19461, 19464–19467, 19472, 19475, 19479–19485	20 Zähne
$m_{1/2}$:	1937 II 19487–19488, 19490–19495, 19497–19501, 19503–19509, 19511, 19513–19516, 19518–19535, 19537–19546, 19548–19551, 19553–19555, 19557–19558, 19560–19562, 19564–19565, 19567–19574, 19576	76 Zähne

m_3:	1937 II 19575, 19577	2 Zähne
p^4:	1937 II 11434, 19322–19323, 19433, 19435, 19437, 19439, 19441–19452	19 Zähne
$m^{1/2}$:	1937 II 11433, 11435–11436, 19299–19305, 19336–19342, 19344–19434, 19438, 19440	110 Zähne
	zus.:	371 Stücke
	Morphotyp A und B zus.:	434 Stücke

Ligerimys lophidens

Unterkiefer mit Zähnen:	1937 II 10215, 10222, 11007	3 Stücke
Oberkiefer mit Zähnen:	1937 II 11019	1 Stück

Isolierte Zähne:

p_4:	1937 II 19468, 19473	2 Zähne
$m_{1/2}$:	1937 II 19496, 19512, 19536, 19563	4 Zähne
p^4:	1937 II 19436	1 Zahn
m^3:	1937 II 19453	1 Zahn
	zus.:	12 Stücke
	Wintershof-West gesamt:	446 Stücke

Schnaitheim. (Slg. München)

Ligerimys antiquus

Morphotyp A

$m_{1/2}$:	1940 V 1294	1 Zahn
$m^{1/2}$:	1940 V 1081	1 Zahn

Morphotyp B

Unterkiefer-Fragmente mit Zähnen:	1940 V 553, 572, 644	3 Stücke

Isolierte Zähne:

p_4:	1940 V 410–476, 478–552, 829	143 Zähne
$m_{1/2}$:	1940 V 554–571, 573–643, 645–694, 696–753, 1301–1330	227 Zähne
m_3:	1940 V 695, 754–828, 830–838	85 Zähne
p^4:	1940 V 852–902, 904–927, 929–968	115 Zähne
$m^{1/2}$:	1940 V 25, 903, 969–1080, 1082–1209	242 Zähne
m^3:	1940 V 1210–1225, 1227–1230, 1232–1279	68 Zähne
	zus.:	883 Stücke

Ligerimys lophidens

p_4:	1940 V 928, 1280	2 Zähne
$m_{1/2}$:	1940 V 1281–1282, 1297	3 Zähne
m_3:	1940 V 1283	1 Zahn
p^4:	1940 V 1284–1285	2 Zähne
$m^{1/2}$:	1940 V 1286–1288	3 Zähne
m^3:	1940 V 1231	1 Zahn
	zus.:	12 Zähne
	Schnaitheim gesamt:	897 Stücke

Erkertshofen. (Slg. München)

Ligerimys florancei

Unterkiefer mit Zähnen:	1962 XIX 1325–1331	7 Stücke
Isolierte Zähne:		
p_4:	1962 XIX 1532–1731	200 Zähne
$m_{1/2}$:	1962 XIX 1732–1810, 1812–1931, 1332–1531, 1811, 2601	401 Zähne
m_3:	1962 XIX 2532–2600, 2602–2705	173 Zähne
p^4:	1962 XIX 1932–2131, 2357, 2392, 2526	203 Zähne
$m^{1/2}$:	1962 XIX 2132–2282, 2284–2356, 2358–2391, 2393–2525, 2527–2531, 3049–3051	400 Zähne
m^3:	1962 XIX 2874–3048	175 Zähne
	zus.:	1559 Stücke

6. Literatur

ANDRES, G.: Die Landschaftsentwicklung der südlichen Frankenalb im Gebiet Hofstetten-Gaimersheim-Wettstetten nördlich von Ingolstadt. – Geol. Bavarica, **7**, 1–57, 8 Abb., 1 geol. K. 1:25000, 4 Taf., München 1951.

BERGER, F. E.: Untersuchungen an Schädel- und Gebißresten von Cainotheriidae besonders aus den oberoligocaenen Spaltenfüllungen von Gaimersheim bei Ingolstadt. – Palaeontographica, Abt. A, **112**, 1–58, 6 Abb., 5 Tab., 5 Taf., Stuttgart 1959.

BETTENSTAEDT, F.: Phylogenetische Beobachtungen in der Mikropaläontologie. – Paläont. Z., **32** (3/4), 115–140, 3 Abb., Stuttgart 1958.

– Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen. – Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, **31**, 385–460, 18 Abb., Hamburg 1962.

– Wechselbeziehungen zwischen angewandter Mikropaläontologie und Evolutionsforschung. – Beih. Ber. Naturhist. Ges., **5** (KELLER-Festschr.), 337–391, 11 Abb., Hannover 1968.

BLACK, C. C.: Fossil Mammals from Montana. Pt. 2. Rodents from the Early Oligocene Pipestone Springs Local Fauna. – Ann. Carnegie Mus., **38** (1), 1–48, 6 Abb., Pittsburgh/Pa. 1965.

BRINKMANN, R.: Statistisch-phylogenetische Untersuchungen an Ammoniten. – Verh. 5. Internat. Kongr. Vererbungswiss. Berlin, Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Suppl. Bd. **1**, 496–513, 14 Abb., 3 Tab., Leipzig 1928.

– Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten. Über Artbegriff und Stammesentwicklung. – Abh. Ges. Wiss., Math.-phys. Kl., N.F. **13** (3), 1–249, 56 Abb., 5 Taf., Berlin 1929.

BRUIJN, H. de: Miocene Gliridae, Sciuridae and Eomyidae (Rodentia, Mammalia) from Calatayud (Prov. Zaragoza, Spain), and their Bearing on the Biostratigraphy of the Area. – Unveröff. Diss., 204 S., 18 Abb., 11 Taf., Univ. Utrecht 1965.

BRUIJN, H. de u. MEURS, A. P. H. van: A Biometrical Study of the Third Premolar of *Lagopsis* and *Prolagus* (Ochotonidae, Lagomorpha, Mammalia) from the Neogene of the Calatayud-Teruel Basin (Aragon, Spain). – Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Ser. B, **70** (2), 113–143, 13 Abb., Amsterdam 1967.

ČTYROKÝ, P., FEJFAR, O. u. HOLÝ, F.: Neue paläontologische Funde im Untermiozän des nordböhmischen Braunkohlenbeckens. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **119** (2), 134–156, 11 Abb., 6 Tab., 2 Beil., Stuttgart 1964.

DEHM, R.: Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N.F. **29**, 1–86, 10 Abb., 5 Taf., München 1935.

– Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. – Zbl. Miner. etc., Abt. B, **1937** (9), 349–369, Stuttgart 1937.

– Über neue tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. – Zbl. Miner. etc., Abt. B, **1939** (4), 113–124, 4 Abb., Stuttgart 1939.

– Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Winterhofs-West bei Eichstätt in Bayern. – N. Jb. Miner. etc., Abh., Abt. B, **91**, 321–428, 136 Abb., 6 Tab., Stuttgart 1950 (1950a).

– Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N.F. **58**, 1–141, 240 Abb., München 1950 (1950b).

– Über neue tertiäre Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura- und Muschelkalk-Gebietes. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **1**, 27–56, 5 Abb., 2 Taf., München 1961 (1961a).

– Spaltenfüllungen als Lagerstätten fossiler Landwirbeltiere. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **1**, 57–72, 1 Abb., München 1961 (1961b).

DEPÉRET, C. u. DOUXAMI, H.: Les Vertébrés Oligocènes de Pyrimont-Challonges (Savoie). – Abh. Schweiz. Paläont. Ges., **29**, 1–91, 7 Abb., 6 Taf., Basel u. Genf 1902.

DOBEN-FLORIN, U.: Die Spitzmäuse aus dem Alt-Burdigalium von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N.F. **117**, 1–82, 11 Abb., 7 Taf., München 1964.

EVERNDEN, J. F., SAVAGE, D. E., CURTIS, G. H. u. JAMES, G. T.: Potassium-Argon Dates and the Cenozoic Mammalian Chronology of North America. – Amer. J. Sci., **262**, 145–198, 1 Abb., 7 Tab., 1964.

FAHLBUSCH, V.: Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N.F. **118**, 1–136, 67 Abb., 7 Taf., München 1964.

– Cricetidae (Rodentia, Mammalia) aus der mittelmiocänen Spaltenfüllung Erkertshofen bei Eichstätt. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **6**, 109–131, 6 Abb., 1 Taf., München 1966.

– Neue Eomyidae (Rodentia, Mamm.) aus einer aquitanen Spaltenfüllung von Weißenburg in Bayern. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **8**, 219–245, 9 Abb., 2 Taf., München 1968.

– *Pseudotheridomys pusillus* n. sp., ein neuer Eomyide (Rodentia, Mamm.) aus dem Oligozän Süddeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1969** (11), 673–679, 1 Abb., Stuttgart 1969.

FREUDENBERG, H.: Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. – Palaeontographica, Abt. A, **92**, 99–164, 70 Abb., 4 Taf., Stuttgart 1941.

FUNNELL, B. M.: The Tertiary Period. – In: HARLAND, W. B., SMITH, A. G. u. WILCOCK, B.: The Phanerozoic Time-Scale. – Quart. J. Geol. Soc. London, **120** S, 179–191, 3 Tab., London 1964.

GRABERT, B.: Phylogenetische Untersuchungen an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Foram.) besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb. – Abh. senckenb. naturf. Ges., **498**, 1–71, 27 Abb., 3 Tab., 3 Taf., Frankfurt 1959.

HARTENBERGER, J.-L.: Les Rongeurs du Vallésien (Miocène supérieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne): Gliridae et Eomyidae. – Bull. Soc. Géol. France, 7e Sér., **8** (4), 596–604, 5 Abb. 2, Tab., Paris 1967.

HEISSIG, K.: 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**, 1–133, 34 Abb., 24 Tab., 5 Taf., München 1969.

HERRE, W.: Neue Tatsachen zur Stammesgeschichte der Schwanzlurche. – Zool. Jb., Abt. System., **78** (3), 217–236, 13 Abb., Jena 1949.

HERRE, W. u. LUNAU, H.: Neue fossile Schwanzlurche aus dem Burdigalium. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1950**, 247–252, 9 Abb., Stuttgart 1950.

HOOPER, E. T.: Dental Patterns in Mice of the Genus *Peromyscus*. – Misc. Publ. Univ. Michigan Mus. Zool., **99**, 1–59, 24 Abb., 4 Tab., Ann Arbor 1957.

HRUBESCH, K.: 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 1957 (1957a).

– *Paracricetodon dehmi* n. sp., ein neuer Nager aus dem Oligocän Europas. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **105** (3), 250–271, 2 Abb., 1 Taf., Stuttgart 1957 (1957b).

HÜRZELER, J.: Säugetierpalaeontologische Bemerkungen zur Abgrenzung und Unterteilung des Aquitanien. – Ecolgae Geol. Helvetiae, **38**, 655–661, Basel 1945.

HUGUENEY, M. u. MEIN, P.: Les Eomyidés (Mammalia, Rodentia) néogènes de la région lyonnaise. – Geobios, **1**, 187–203, 1 Taf., Lyon 1968.

KLÄHN, H.: Der Wert der Variationsstatistik für die Paläontologie. – Ber. naturf. Ges. Freiburg, **22**, 1–218, 39 Abb., Freiburg i. Br. 1920.

KOENIGSWALD, W. v.: *Peratherium* (Marsupialia) im Ober-Oligozän und Miozän von Europa. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F., **144**, 1-79, 63 Abb., 1 Taf., München 1970

KOWALSKI, K.: Cricetidae and Microtidae (Rodentia) from the Pliocene of Weze (Poland). – Acta Zool. Cracoviensia, **5** (11), 447–488, 10 Abb., 8 Taf., Kraków 1960.

KOWALSKI, K.: Pleistocene Rodents from the Nietoperzowa Cave in Poland. – Rep. 6. Intern. Congr. Quaternary Warsaw 1961, **2**, Palaeozool. Sect., 527–533, 1 Abb., 2 Tab., Lódź 1964.

KRAUS, O. (Hrsg.): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur (Deutsche Ausgabe). – VIII + 90 S., Senckenberg. Naturf. Ges., Frankfurt 1962.

KURTÉN, B.: On the Variation and Population Dynamics of Fossil and Recent Mammal Populations. – Acta Zool. Fennica, **76**, 1–122, 37 Abb., 26 Tab., Helsingfors 1953.

– Population Dynamics – a new Method in Paleontology. – J. Paleont., **28** (3), 286–292, 3 Abb., Menasha 1954.

LAVOCAT, R.: Révision de la Faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. – Sciences et Avenir, 153 S., 26 Taf., Paris 1951.

LINDENBERG, H. G.: Untersuchungen an lituoliden Foraminiferen aus dem SW-deutschen Dogger, 2: Die Arten von *Haplophragmium* und *Triplasia*. Eine Bearbeitung auf biometrischer und paläökologischer Grundlage.-Abh. senckenb. naturf. Ges., **514**, 1–74, 190 Abb., 1 Tab., 5 Taf., Frankfurt 1967.

MAYR, E.: Artbegriff und Evolution. (Übers. v. G. HEBERER). – 617 S., 65 Abb., 42 Tab., Hamburg und Berlin (Parey) 1967.

MÜLLER, A.: 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**, 1–93, 19 Abb., 42 Tab., 3 Taf., München 1967.

OBERGFELL, F. A.: Vergleichende Untersuchungen an Dentitionen und Dentale altburdigaler Cerviden von Wintershof-West in Bayern und rezenter Cerviden. (Eine phylogenetische Studie). – Palaeontographica, Abt. A, **109**, 71–166, 12 Abb., 4 Tab., 4 Taf., Stuttgart 1957.

OETTINGEN-SPIELBERG, T. zu: Ein oberoligocäner Tapirfund von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **94** (2–3), 401–428, 1 Abb., 1 Taf., Stuttgart 1952.

– Neue Tapirfunde aus dem Oberoligocän von Gaimersheim bei Ingolstadt. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **106** (2), 261–276, 4 Abb., 2 Tab., 1 Taf., Stuttgart 1958.

POMEL, A.: Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographiques supérieur de la Loire etc. – 193 S., Paris (Baillière) 1853.

SCHALK, K.: Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Bissingen. – Geol. Bavarica, **31**, 1–107, 80 Abb., 1 geol. K. 1:25000, 3 Taf., München 1957.

SCHAUB, S.: La trigonodontie des rongeurs simplicidentés. – Ann. Paléont., **39**, 29–57, 57 Abb., Paris 1953.

SCHAUB, S. u. ZAPFE, H.: Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSSR). Simplicidentata. – Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. I, **162** (3), 181–215, 5 Abb., 3 Taf., Wien 1953.

SCHLOSSER, M.: Die Nager des europäischen Tertiärs. – Palaeontographica, **31**, 1–143, 18 Abb., 8 Taf., Cassel 1884.

– Beiträge zur Kenntnis der Säugethierreste aus den Süddeutschen Bohnerzen. – Geol. Palaeont. Abh., **9** (3), 115–258, 3 Abb., 5 Taf., Jena 1902.

– Die Säugetierfauna von Peublanc (Dép. Allier). – Soc. Sci. Natur. Croatica **38/39** (KRAMBERGER-Festbd.), 372–394, 3 Abb., 2 Taf., Zagreb 1925/26.

SHOTWELL, J. A.: Late Tertiary Geomyoid Rodents of Oregon. – Bull. Mus. Natur. Hist. Univ. Oregon, **9**, 1–51, 28 Abb., Eugene/Oregon 1967.

SIMPSON, G. G., ROE, A. u. LEWONTIN, R. C.: Quantitative Zoology. 2. Aufl. – VII + 440 S., 64 Abb., New York (Harcourt, Brace & World) 1960.

STEHLIN, H. G. u. SCHAUB, S.: Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweiz. Paläont. Abh., **67**, 1–385, 620 Abb., Basel 1951.

THALER, L.: Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leur rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. – Mém. Mus. Nat. Hist. Natur., N. S., Sér. C, **17**, 1–295, 25 Abb., 15 Tab., 27 Taf., Paris 1966.

THENIUS, E.: Wirbeltierfaunen. In: Handbuch der Stratigraphischen Geologie, **3** (2), XI + 328 S., 12 Abb., 32 Tab., 10 Taf., Stuttgart (Enke) 1959.

TOBIEN, H.: Säugetierreste aus dem älteren Miozän von Ravolzhausen (Kreis Hanau, Hessen). – Notizbl. Hess. L.-Amt Bodenforsch., **88**, 7–19, 2 Taf., Wiesbaden 1960.

– Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. – Eclogae Geol. Helvetiae, **61** (2), 549–575, 2 Abb., Basel 1968.

VIRET, J.: Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. – Ann. Univ. Lyon, N. S. I, Sci. Méd., **47**, 1–327, 32 Abb., 32 Taf., Lyon 1929.

WEBER, E.: Grundriß der Biologischen Statistik. 5. Aufl. – XII + 582 S., 120 Abb., Jena (G. Fischer) 1964.

WEIGELT, J.: Biometrische Studien an paleocänen Säugetieren und ihre Bedeutung für die Beurteilung des Evolutionsgeschehens. – Forsch. Fortschr., **21/23**, 88–89, 3 Abb., Berlin 1947.

WILSON, R. W.: On some White River Fossil Rodents. – Carnegie Inst. Washington Publ., **584** (2), 27–50, 2 Abb., 2 Taf., Washington 1949.

– Early Miocene Rodents and Insectivores from Northeastern Colorado. – Univ. Kansas Paleont. Contr., Vertebrata, **7**, 1–92, 131 Abb., Lawrence/Kansas 1960.

WOOD, A. E.: Rodentia. In SCOTT, W. B. u. JEPSEN, G. L.: The Mammalian Fauna of the White River Oligocene. Pt. II. – Trans. Amer. Philos. Soc., N. S. **28** (2), 153–269, 70 Abb., 11 Taf., Philadelphia 1937.

– A Revised Classification of the Rodents. – J. Mammal., **36** (2), 165–187, Baltimore 1955.

– The Early Tertiary Rodents of the Family Paramyidae. – Trans. Amer. Philos. Soc., N. S. **52** (1), 1–261, 91 Abb., Philadelphia 1962.

WOOD, A. E. u. WILSON, R. W.: A Suggested Nomenclature for the Cusps of the Cheek Teeth of Rodents. – J. Paleont., **10** (5), 388–391, 2 Abb., Menasha 1936.

Nach Abschluß der Drucklegung erschien die Arbeit von M. HUGUENEY: Les rougeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). – Thèse Univ. Lyon (**596**), 1-227, 116 Abb., 5 Taf., Lyon 1969.

TAFELN

Tafel 1

alle Figuren x 20

Fig. 1: *Eomys zitteli* SCHLOSSER, li. p_4–m_3, 1952 II 2201, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

Fig. 2: *Eomys zitteli* SCHLOSSER ?, li. p_4–m_3, 1939 XI 13, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

Fig. 3: *Rhodanomys schlosseri* DEPERET & DOUXAMI, li. p_4–m_3, 1966 I 75, Ober-Oligozän, Coderet

Fig. 4: *Eomys rhodanicus* HUGUENEY & MEIN, li. $m_{1/2}$, 1954 XVII 2233, unteres Burdigal, Bissingen

Fig. 5: *Pseudotheridomys pusillus* FAHLBUSCH, re. p_4–m_3 (invers), Holotypus, 1952 II 2198, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

Fig. 6: *Pseudotheridomys parvulus* (SCHLOSSER), li. p_4–m_1, Lectotypus, 1881 IX 79, Aquitan, Haslach b. Ulm

Fig. 7: *Ligerimys antiquus* n. sp., re. p_4–m_3 (invers), Holotypus, 1937 II 10199, unteres Burdigal, Wintershof-West

Fig. 8: *Ligerimys florancei* STEHLIN & SCHAUB, li. p_4–m_3, 1962 XIX 1325, oberes Burdigal, Erkertshofen

Fig. 9: *Ligerimys lophidens* (DEHM), unteres Burdigal, Bissingen
a: li. p_4, 1954 XVII 31
b: li. $m_{1/2}$, 1954 XVII 1169
c: li. m_{2-3}, 1954 XVII 1156

Fig. 10: *Ligerimys lophidens* (DEHM), re. p_4–m_3 (invers), Holotypus, 1937 II 10222, unteres Burdigal, Wintershof-West

10
a
b
c
9
8
7
4
6
3
5
2
1

Tafel 2

Alle Figuren x 20

Fig. 1: *Eomys zitteli* SCHLOSSER, re. p^4–m^3 (invers), 1939 XI 14, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

Fig. 2: *Eomys major* FREUDENBERG, re. p^4–m^2 (invers), Lectotypus, 1939 XI 17, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

Fig. 3: *Rhodanomys schlosseri* DEPERET & DOUXAMI, li. p^4–m^2, 1966 I 78, Ober-Oligozän, Coderet

Fig. 4: *Eomys rhodanicus* HUGUENEY & MEIN, unteres Burdigal, Bissingen
a: li. p^4, 1954 XVII 959
b: re. $m^{1(2)}$ (invers), 1954 XVII 2230
c: re. $m^{2(1)}$ (invers), 1954 XVII 2229

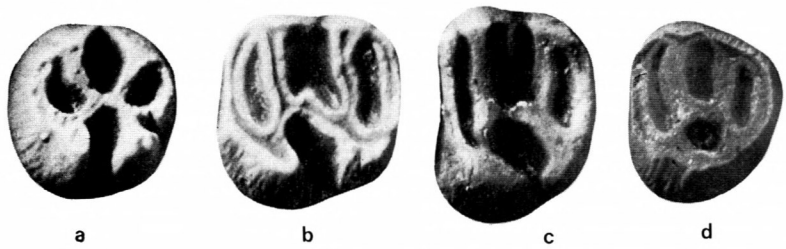
Fig. 5: *Pseudotheridomys pusillus* FAHLBUSCH, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim
a: re. p^4 (invers), 1952 II 2529
b: li. $m^{1/2}$, 1952 II 2545
c: re. $m^{1/2}$ (invers), 1952 II 2557

Fig. 6: *Ligerimys antiquus* n. sp., Morphotyp A, re. p^4–m^2 (invers), 1937 II 11012, unteres Burdigal, Wintershof-West

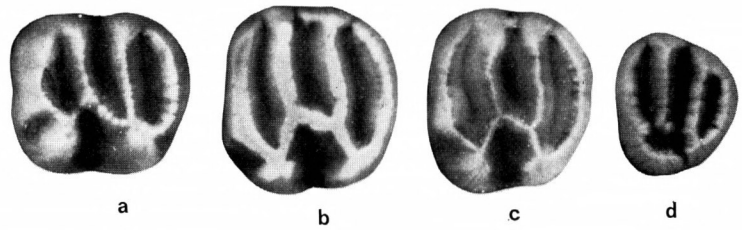
Fig. 7: *Ligerimys antiquus* n. sp., Morphotyp B, li. p^4–m^3, 1937 II 10254, unteres Burdigal, Wintershof-West

Fig. 8: *Ligerimys florancei* STEHLIN & SCHAUB, oberes Burdigal, Erkertshofen
a: li. p^4, 1962 XIX 1940
b: li. $m^{1/2}$, 1962 XIX 2339
c: li. $m^{1/2}$, 1962 XIX 2139
d: li. m^3, 1962 XIX 2876

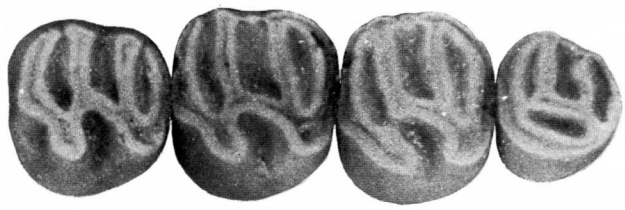
Fig. 9: *Ligerimys lophidens* (DEHM), unteres Burdigal, Bissingen
a: li. p^4, 1954 XVII 1102
b: li. $m^{1(2)}$, 1954 XVII 571
c: li. $m^{2(1)}$, 1954 XVII 568
d: li. m^3, 1954 XVII 1447



9



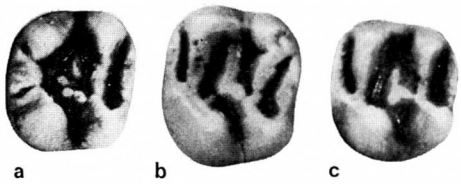
8



7

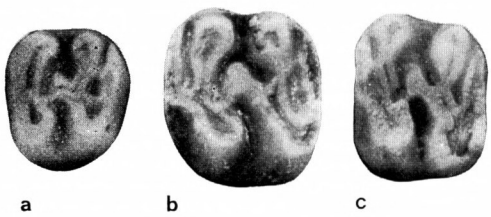
6

3



5

2



4

1

Tafel 3

Alle Figuren x 20

Fig. 1–11: *Eomys* aff. *zitteli* SCHLOSSER, p^4, unteres Ober-Oligozän, Burgmagerbein

1. 1954 XVI 270
2. 1954 XVI 305 (invers)
3. 1954 XVI 294 (invers)
4. 1954 XVI 295 (invers)
5. 1954 XVI 273
6. 1954 XVI 272
7. 1954 XVI 290 (invers)
8. 1954 XVI 278
9. 1954 XVI 264
10. 1954 XVI 314 (invers)
11. 1954 XVI 258

Fig. 12: *Pseudotheridomys* sp., p^4, unteres Ober-Oligozän ?, Burgmagerbein ?, 1954 XVI 316

Fig. 13–15: *Eomys* aff. *zitteli* SCHLOSSER, p^4, unteres Ober-Oligozän, Treuchtlingen 1

13. 1962 XI 42
14. 1962 XI 41
15. 1962 XI 44

Fig. 16–19: *Pseudotheridomys pusillus* FAHLBUSCH, p^4, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

16. 1952 II 2536 (invers)
17. 1952 II 2582
18. 1952 II 2535 (invers)
19. 1952 II 2531

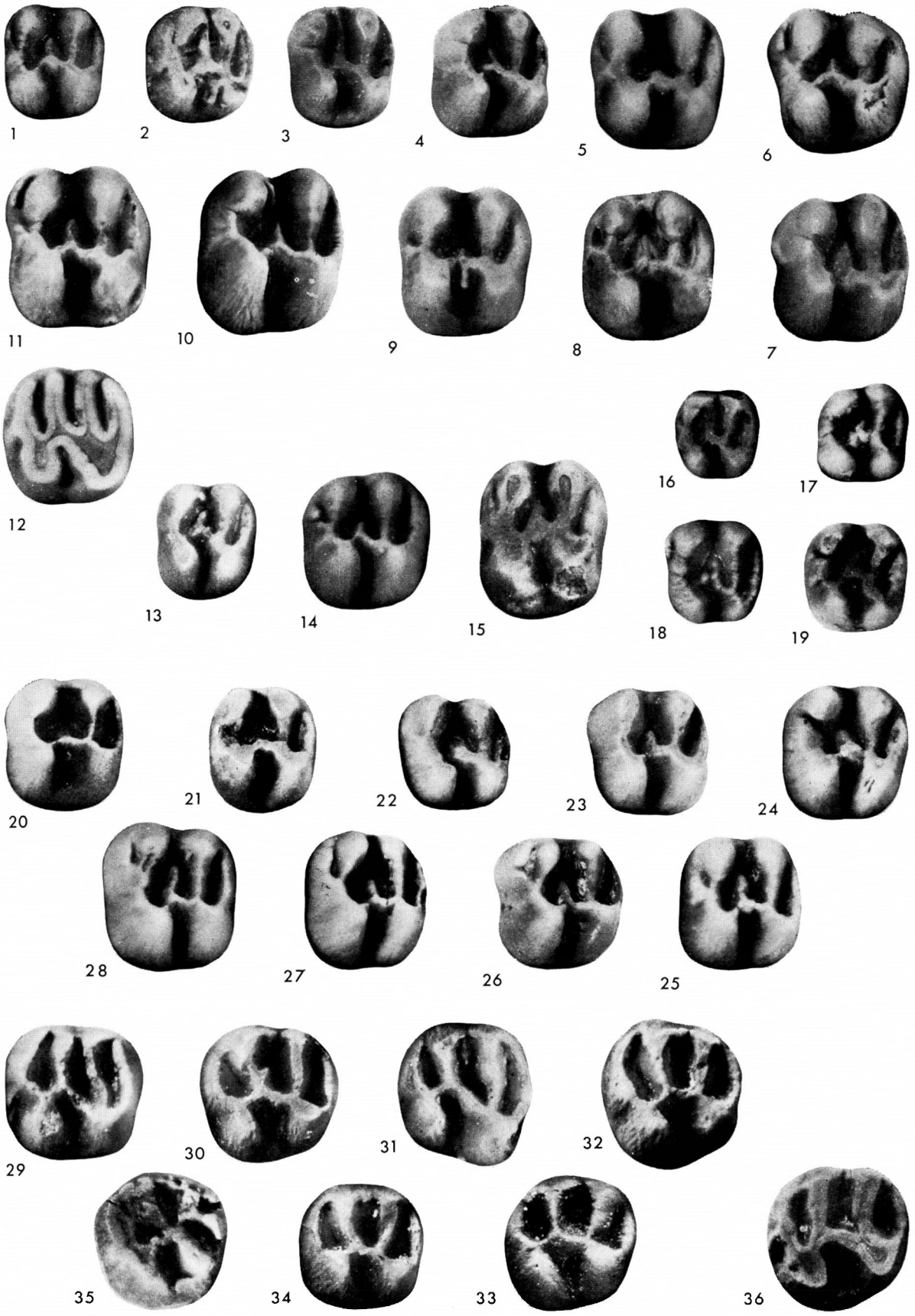
Fig. 20–28: *Eomys zitteli* SCHLOSSER, p^4, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

20. 1952 II 2630 (invers)
21. 1952 II 2602
22. 1952 II 2637 (invers)
23. 1952 II 2644 (invers)
24. 1952 II 2607
25. 1952 II 2642 (invers)
26. 1952 II 2643 (invers)
27. 1952 II 2633 (invers)
28. 1952 II 2626 (invers)

Fig. 29–35: *Ligerimys lophidens* (DEHM), p^4, unteres Burdigal, Bissingen

29. 1954 XVII 1088
30. 1954 XVII 1090
31. 1954 XVII 1076
32. 1954 XVII 1103
33. 1954 XVII 1091
34. 1954 XVII 1097
35. 1954 XVII 1080

Fig. 36: *Ligerimys lophidens* (DEHM), p^4, unteres Burdigal, Schnaitheim, 1940 V 1284


1
2
3
4
5
6
11
10
9
8
7
12
16
17
13
14
15
18
19
20
21
22
23
24
28
27
26
25
29
30
31
32
35
34
33
36

Tafel 4

Alle Figuren x 20

Fig. 1–12: *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation p^4, unteres Burdigal, Bissingen

1. 1954 XVII 872
2. 1954 XVII 860
3. 1954 XVII 861
4. 1954 XVII 876
5. 1954 XVII 954 (invers)
6. 1954 XVII 858
7. 1954 XVII 863
8. 1954 XVII 1053 (invers)
9. 1954 XVII 1027 (invers)
10. 1954 XVII 1033 (invers)
11. 1954 XVII 1036 (invers)
12. 1954 XVII 995

Fig. 13–17: *Ligerimys antiquus* n. sp., p^4, unteres Burdigal, Wintershof-West

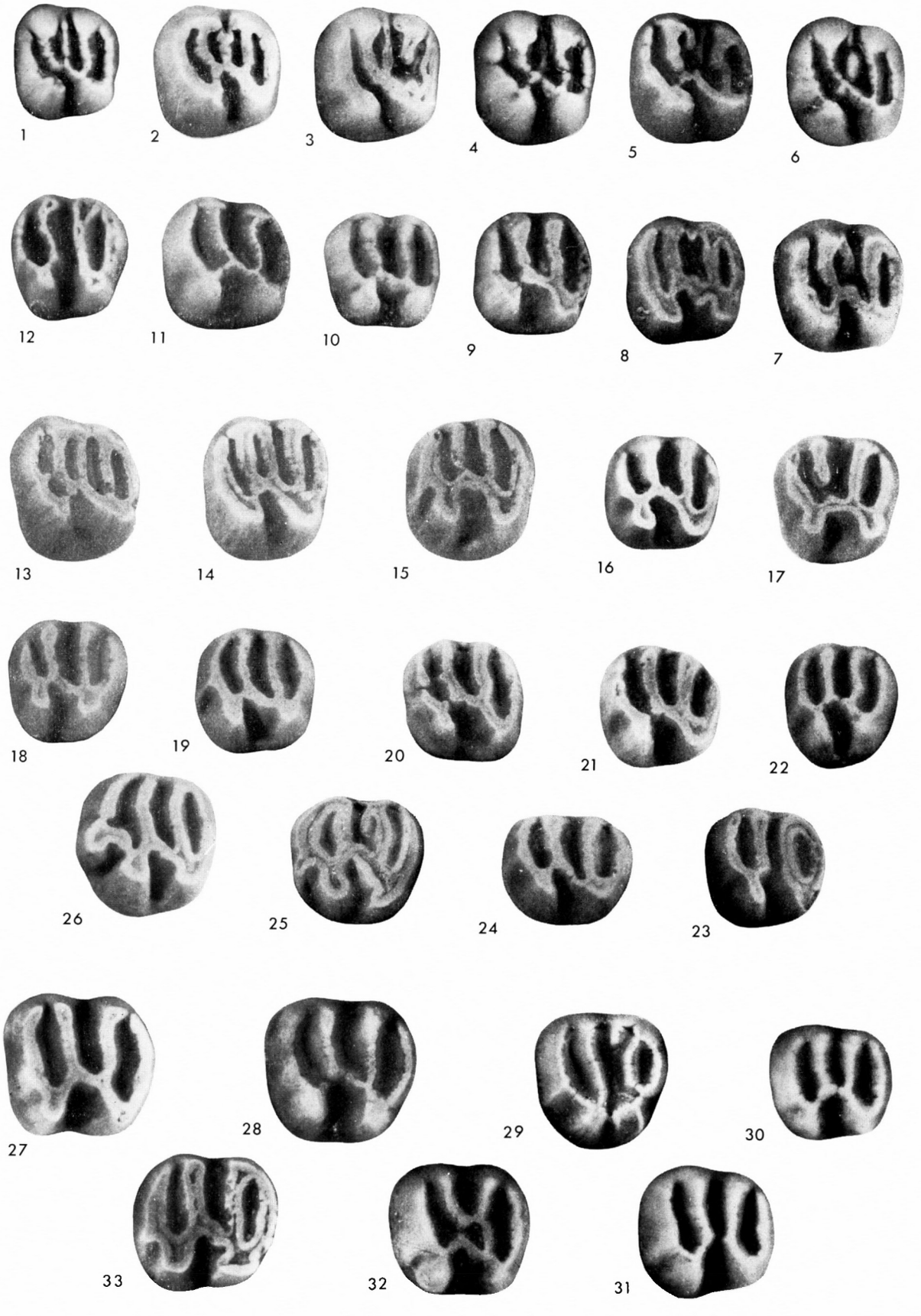
13. 1937 II 19312 (invers)
14. 1937 II 19311 (invers)
15. 1937 II 19441
16. 1937 II 19452 (invers)
17. 1937 II 19442

Fig. 18–26: *Ligerimys antiquus* n. sp., p^4, unteres Burdigal, Schnaitheim

18. 1940 V 860
19. 1940 V 858
20. 1940 V 866
21. 1940 V 942 (invers)
22. 1940 V 855
23. 1940 V 948 (invers)
24. 1940 V 856
25. 1940 V 893
26. 1940 V 917 (invers)

Fig. 27–33: *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, p^4, oberes Burdigal, Erkertshofen

27. 1962 XIX 1956
28. 1962 XIX 1933
29. 1962 XIX 1939
30. 1962 XIX 1942
31. 1962 XIX 1944
32. 1962 XIX 1951
33. 1962 XIX 1979


1
2
3
4
5
6
12
11
10
9
8
7
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
26
25
24
23
27
28
29
30
33
32
31

Tafel 5

Alle Figuren x 20

Fig. 1–9: *Eomys* aff. *zitteli* SCHLOSSER, m^3, unteres Ober-Oligozän, Burgmagerbein

1. 1954 XVI 483 (invers)
2. 1954 XVI 469
3. 1954 XVI 495 (invers)
4. 1954 XVI 481 (invers)
5. 1954 XVI 493 (invers)
6. 1954 XVI 486 (invers)
7. 1954 XVI 480 (invers)
8. 1954 XVI 467
9. 1954 XVI 468

Fig. 10–20: *Eomys zitteli* SCHLOSSER, incl. *Pseudotheridomys pusillus* FAHLBUSCH, m^3, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

10. 1952 II 2877
11. 1952 II 2889
12. 1952 II 2885
13. 1952 II 2935 (invers)
14. 1952 II 2897
15. 1952 II 2955 (invers)
16. 1952 II 2875
17. 1952 II 2883
18. 1952 II 2953 (invers)
19. 1952 II 2898
20. 1952 II 2910

Fig. 21–34: *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation, m^3, unteres Burdigal, Bissingen

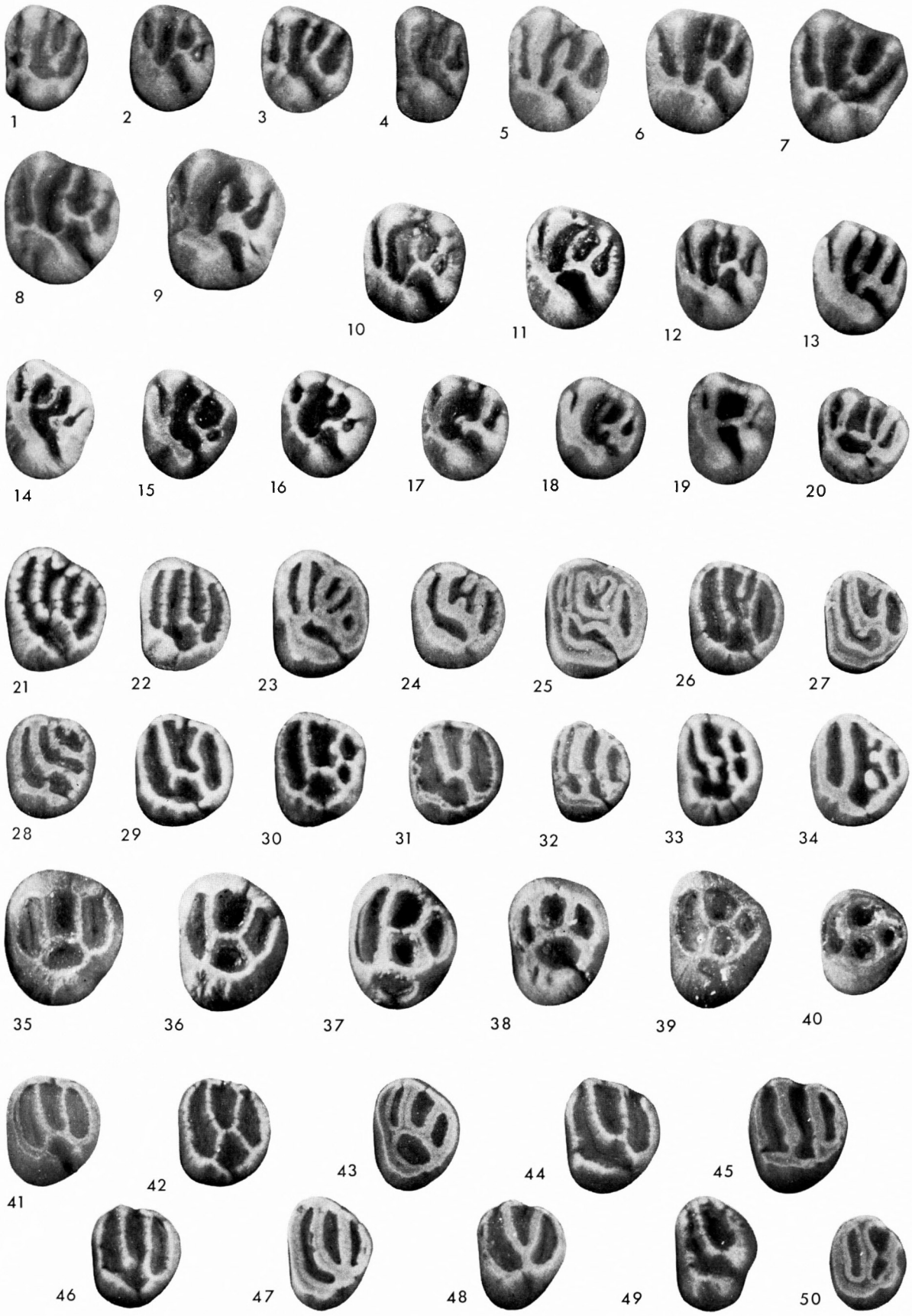
21. 1954 XVII 2170 (invers)
22. 1954 XVII 2171 (invers)
23. 1954 XVII 2198 (invers)
24. 1954 XVII 2173 (invers)
25. 1954 XVII 1513
26. 1954 XVII 1527 (invers)
27. 1954 XVII 1552 (invers)
28. 1954 XVII 1544 (invers)
29. 1954 XVII 1489
30. 1954 XVII 1491
31. 1954 XVII 1494
32. 1954 XVII 1498
33. 1954 XVII 1490
34. 1954 XVII 1500

Fig. 35–40: *Ligerimys lophidens* (DEHM), m^3, unteres Burdigal, Bissingen

35. 1954 XVII 1434
36. 1954 XVII 1430
37. 1954 XVII 1431
38. 1954 XVII 1434
39. 1954 XVII 1433
40. 1954 XVII 1437

Fig. 41–50: *Ligerimys antiquus* n. sp., m^3, unteres Burdigal, Schnaitheim

41. 1940 V 1232
42. 1940 V 1266 (invers)
43. 1940 V 1248
44. 1940 V 1228
45. 1940 V 1279
46. 1940 V 1236
47. 1940 V 1224
48. 1940 V 1269 (invers)
49. 1940 V 1264 (invers)
50. 1940 V 1276 (invers)


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50

Tafel 6

Alle Figuren x 20

Fig. 1–12: *Ligerimys florancei* STEHLIN & SCHAUB, m^3, oberes Burdigal, Erkertshofen

1. 1962 XIX 2895
2. 1962 XIX 2878
3. 1962 XIX 2898
4. 1962 XIX 2959 (invers)
5. 1962 XIX 2996 (invers)
6. 1962 XIX 2879
7. 1962 XIX 2875
8. 1962 XIX 2894
9. 1962 XIX 2877
10. 1962 XIX 2951 (invers)
11. 1962 XIX 2972 (invers)
12. 1962 XIX 2882

Fig. 13–20: *Eomys* aff. *zitteli* SCHLOSSER, p_4, unteres Ober-Oligozän, Burgmagerbein

13. 1954 XVI 11
14. 1954 XVI 15
15. 1954 XVI 7
16. 1954 XVI 20
17. 1954 XVI 1
18. 1954 XVI 4
19. 1954 XVI 16
20. 1954 XVI 6

Fig. 21–24: *Eomys* aff. *zitteli* SCHLOSSER, p_4, unteres Ober-Oligozän, Treuchtlingen 1

21. 1962 XI 5 (invers)
22. 1962 XI 22 (invers)
23. 1962 XI 1
24. 1962 XI 7 (invers)

Fig. 25–30: *Eomys zitteli* SCHLOSSER, p_4, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

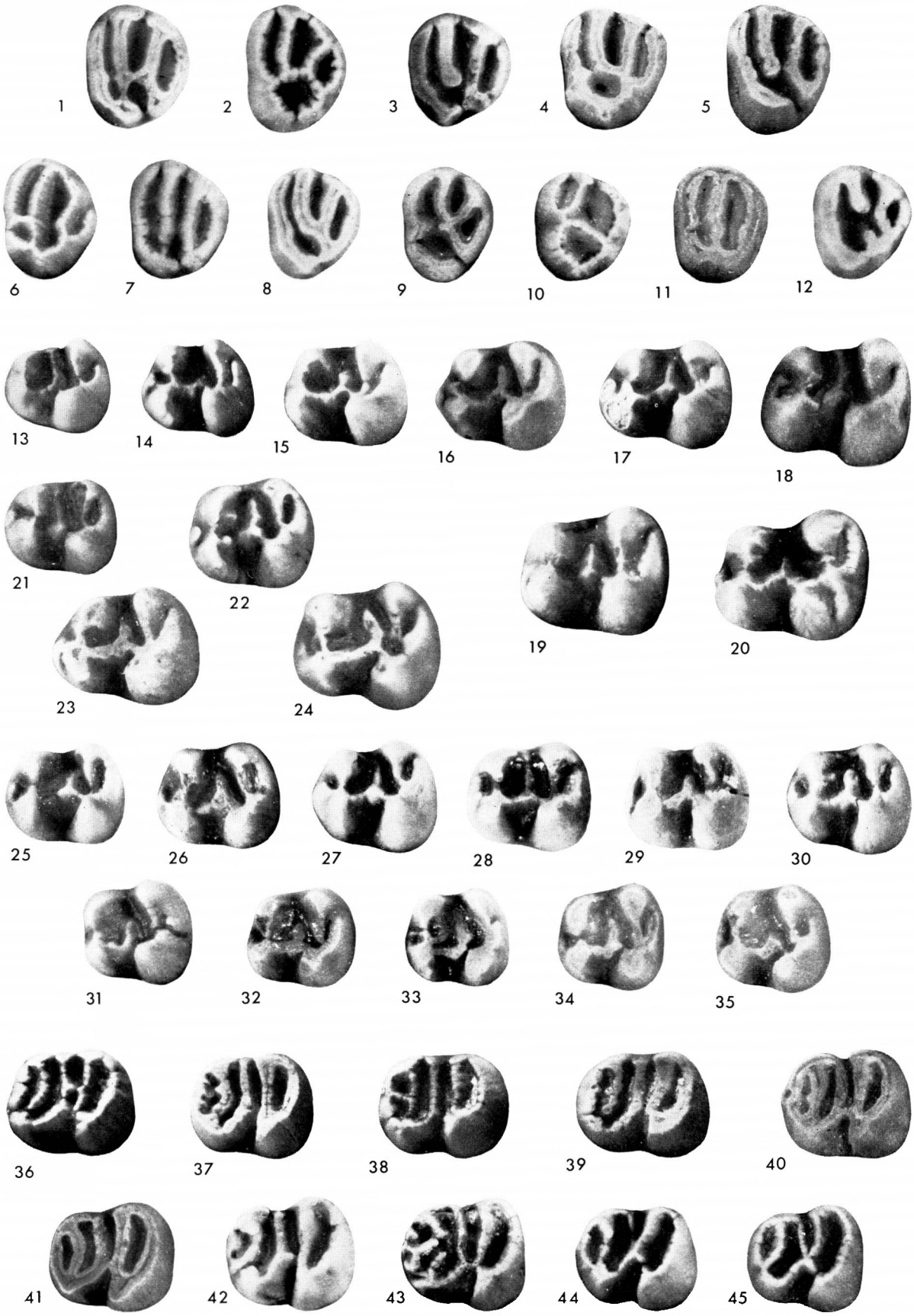
25. 1952 II 2339
26. 1952 II 2349 (invers)
27. 1952 II 2333
28. 1952 II 2352 (invers)
29. 1952 II 2336
30. 1952 II 2342

Fig. 31–35: *Pseudotheridomys pusillus* FAHLBUSCH, p_4, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

31. 1952 II 2467
32. 1952 II 2471
33. 1952 II 2426
34. 1952 II 2480 (invers)
35. 1952 II 2472

Fig. 36–45: *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation, p_4, unteres Burdigal, Bissingen

36. 1954 XVII 210
37. 1954 XVII 216
38. 1954 XVII 211
39. 1954 XVII 230
40. 1954 XVII 138
41. 1954 XVII 132
42. 1954 XVII 118
43. 1954 XVII 113
44. 1954 XVII 110
45. 1954 XVII 111


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45

Tafel 7

Alle Figuren x 20

Fig. 1–5: *Ligerimys lophidens* (DEHM), p_4, unteres Burdigal, Bissingen

1. 1954 XVII 33
2. 1954 XVII 32
3. 1954 XVII 34
4. 1954 XVII 35
5. 1954 XVII 36

Fig. 6–13: *Ligerimys antiquus* n. sp., p_4, unteres Burdigal, Wintershof-West

6. 1937 II 19474 (invers)
7. 1937 II 19471 (invers)
8. 1937 II 19462
9. 1937 II 19472 (invers)
10. 1937 II 19457
11. 1937 II 19482 (invers)
12. 1937 II 19459
13. 1937 II 19458

Fig. 14–22: *Ligerimys antiquus* n. sp., p_4, unteres Burdigal, Schnaitheim

14. 1940 V 439
15. 1940 V 526 (invers)
16. 1940 V 499 (invers)
17. 1940 V 482 (invers)
18. 1940 V 415
19. 1940 V 434
20. 1940 V 416
21. 1940 V 511 (invers)
22. 1940 V 459

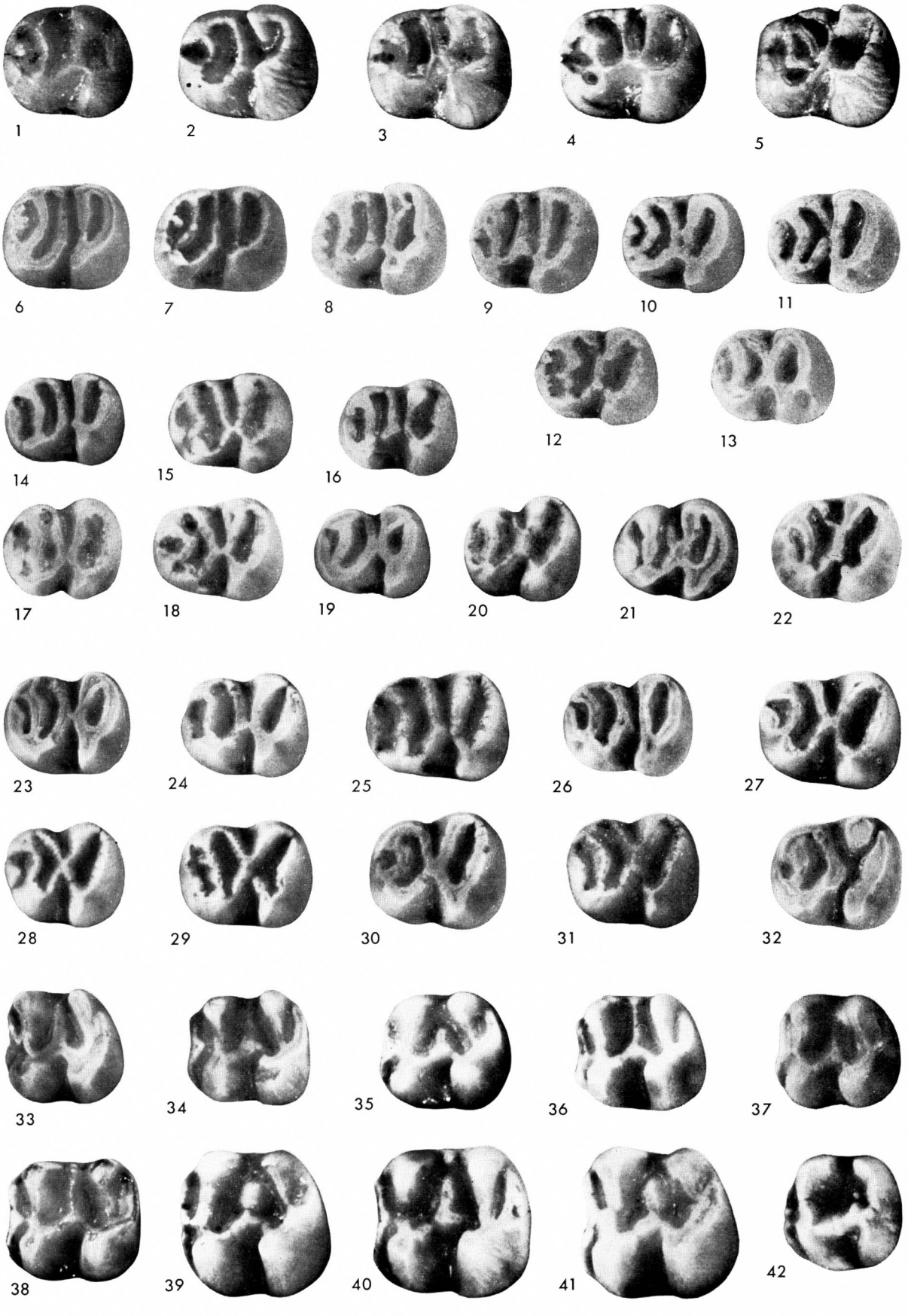
Fig. 23–32: *Ligerimys florancei* STEHLIN & SCHAUB, p_4, oberes Burdigal, Erkertshofen

23. 1962 XIX 1573
24. 1962 XIX 1551
25. 1962 XIX 1536
26. 1962 XIX 1552
27. 1962 XIX 1535
28. 1962 XIX 1537
29. 1962 XIX 1532
30. 1962 XIX 1547
31. 1962 XIX 1534
32. 1962 XIX 1566

Fig. 33–41: *Eomys* aff. *zitteli* SCHLOSSER, $m_{1/2}$, unteres Ober-Oligozän, Burgmagerbein

33. 1954 XVI 88
34. 1954 XVI 94
35. 1954 XVI 185 (invers)
36. 1954 XVI 89
37. 1954 XVI 180 (invers)
38. 1954 XVI 183 (invers)
39. 1954 XVI 143 (invers)
40. 1954 XVI 79
41. 1954 XVI 152 (invers)

Fig. 42: *Eomys* aff. *zitteli* SCHLOSSER ?, $m_{2(1)}$, unteres Ober-Oligozän, Burgmagerbein, 1954 XVI 134


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42

Tafel 8

Alle Figuren x 20

Fig. 1–3: *Eomys* aff. *zitteli* SCHLOSSER, $m_{1/2}$, unteres Ober-Oligozän, Treuchtlingen 1

1. 1962 XI 33 (invers)
2. 1962 XI 29 (invers)
3. 1962 XI 32 (invers)

Fig. 4: *Pseudotheridomys* sp., $m_{1/2}$, unteres Ober-Oligozän, Treuchtlingen 1, 1962 XI 14

Fig. 5–10: *Eomys zitteli* SCHLOSSER, $m_{1/2}$, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

5. 1952 II 2379
6. 1952 II 2391 (invers)
7. 1952 II 2361
8. 1952 II 2357
9. 1952 II 2431
10. 1952 II 2400 (invers)

Fig. 11–20: *Pseudotheridomys pusillus* FAHLBUSCH, $m_{1/2}$, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

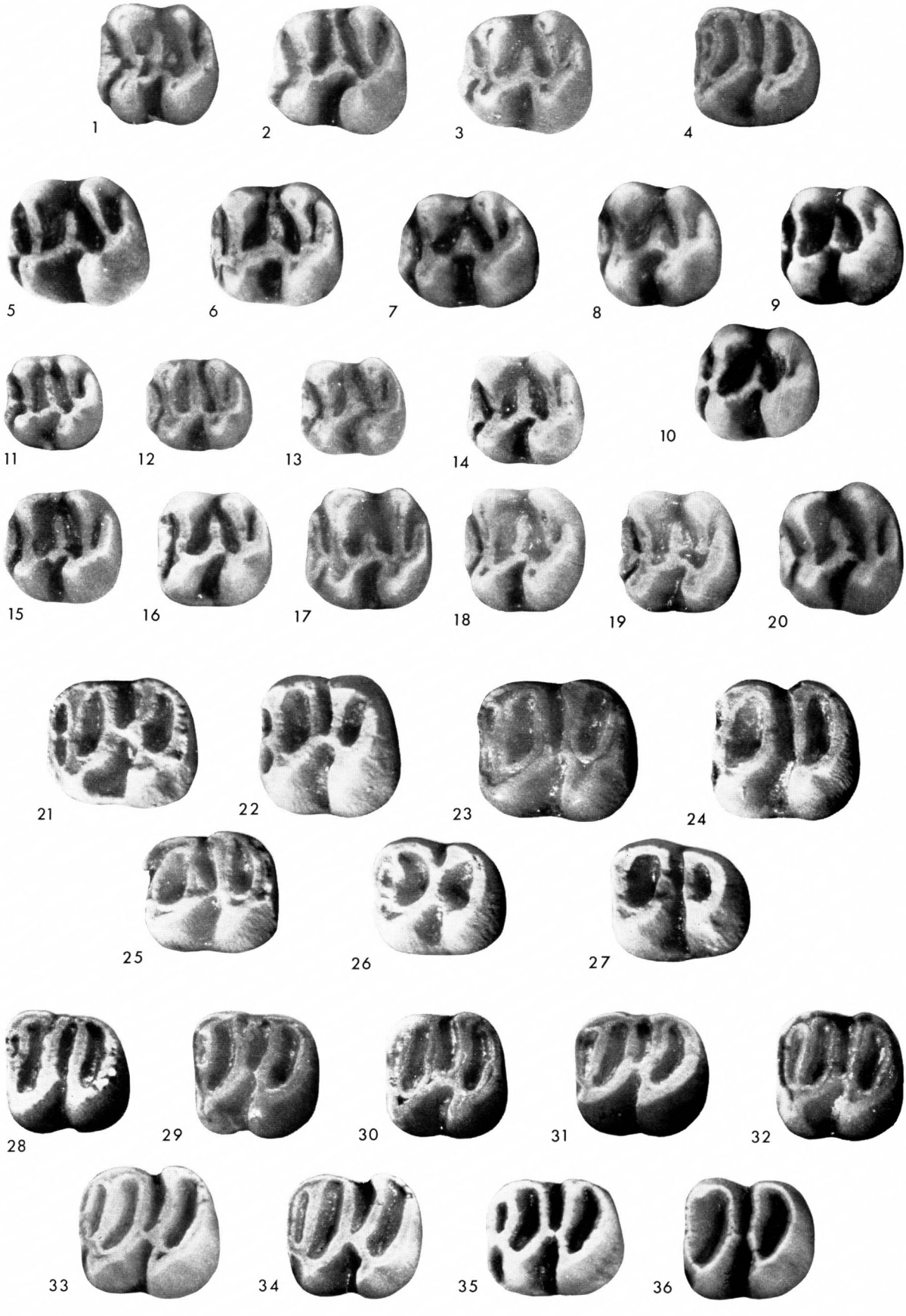
11. 1952 II 2484
12. 1952 II 2509 (invers)
13. 1952 II 2512 (invers)
14. 1952 II 2497
15. 1952 II 2487
16. 1952 II 2505 (invers)
17. 1952 II 2514 (invers)
18. 1952 II 2493
19. 1952 II 2498
20. 1952 II 2508 (invers)

Fig. 21–27: *Ligerimys lophidens* (DEHM), $m_{1/2}$, unteres Burdigal, Bissingen

21. 1954 XVII 1165
22. 1954 XVII 1230
23. 1954 XVII 1210
24. 1954 XVII 1158
25. 1954 XVII 1223
26. 1954 XVII 1163
27. 1954 XVII 1160

Fig. 28–36: *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation, $m_{1/2}$, unteres Burdigal, Bissingen

28. 1954 XVII 1595
29. 1954 XVII 1590
30. 1954 XVII 1655
31. 1954 XVII 1584
32. 1954 XVII 1616
33. 1954 XII 479
34. 1954 XVII 1763
35. 1954 XVII 1782
36. 1954 XVII 1774


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36

Tafel 9

Alle Figuren x 20

Fig. 1–9: *Ligerimys antiquus* n. sp., $m_{1/2}$, unteres Burdigal, Wintershof-West

1. 1937 II 19489
2. 1937 II 19552 (invers)
3. 1937 II 19556 (invers)
4. 1937 II 19564 (invers)
5. 1937 II 19570 (invers)
6. 1937 II 19504
7. 1937 II 19555 (invers)
8. 1937 II 19514
9. 1937 II 19490

Fig. 10–17: *Ligerimys antiquus* n. sp., $m_{1/2}$, unteres Burdigal, Schnaitheim

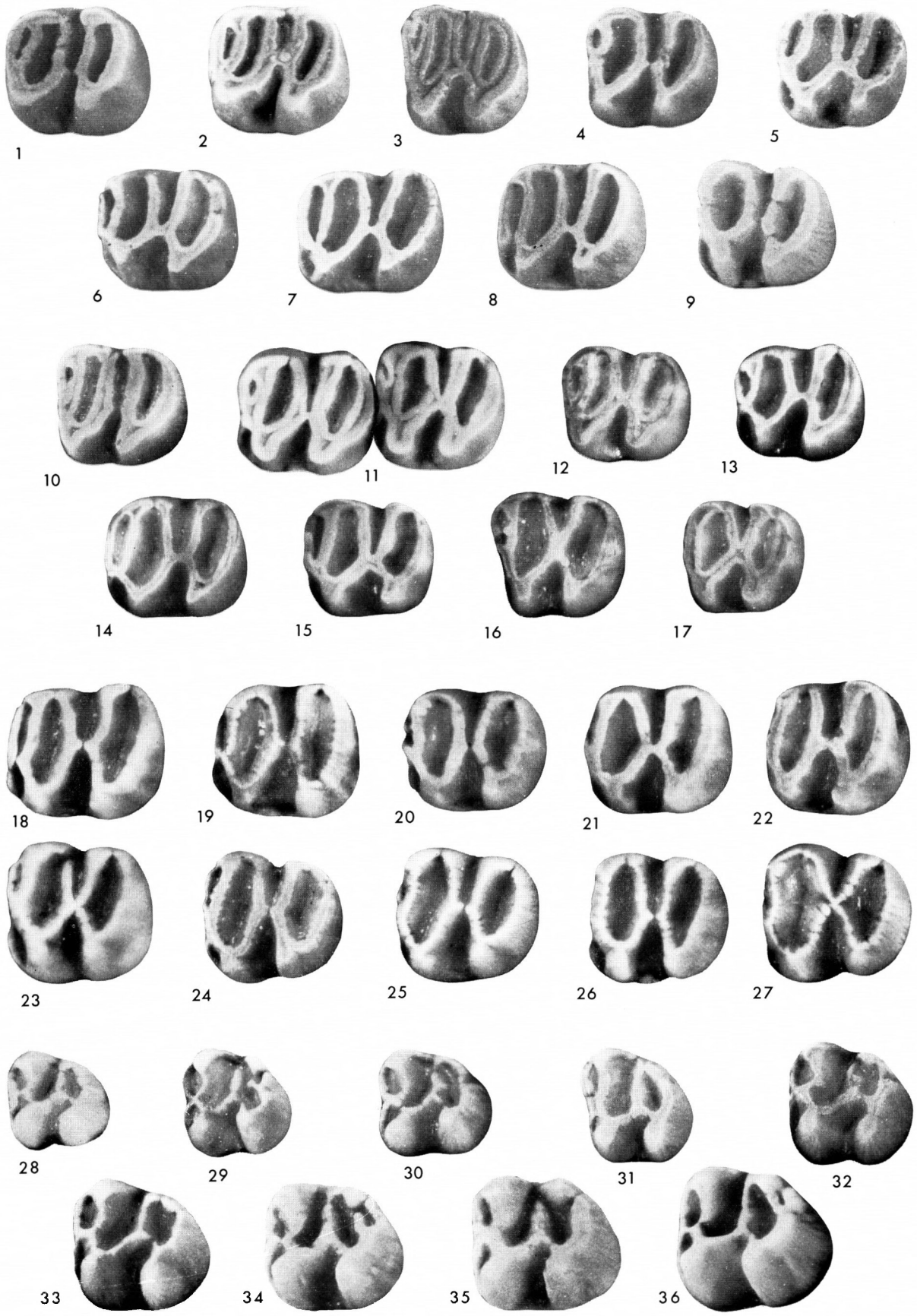
10. 1940 V 1294 (invers)
11. m_{1-2}, 1940 V 572 (inv.)
12. 1940 V 741 (invers)
13. 1940 V 608 (invers)
14. 1940 V 579 (invers)
15. 1940 V 658
16. 1940 V 625 (invers)
17. 1940 V 663

Fig. 18–27: *Ligerimys florancei* STEHLIN & SCHAUB, $m_{1/2}$, oberes Burdigal, Erkertshofen

18. 1962 XIX 1856 (invers)
19. 1962 XIX 1735
20. 1962 XIX 1341
21. 1962 XIX 1753
22. 1962 XIX 1752
23. 1962 XIX 1432 (invers)
24. 1962 XIX 1437 (invers)
25. 1962 XIX 1435 (invers)
26. 1962 XIX 1436 (invers)
27. 1962 XIX 1332

Fig. 28–36: *Eomys* aff. *zitteli* SCHLOSSER, m_3, unteres Ober-Oligozän, Burgmagerbein

28. 1954 XVI 247 (invers)
29. 1954 XVI 199
30. 1954 XVI 233 (invers)
31. 1954 XVI 201
32. 1954 XVI 195
33. 1954 XVI 215
34. 1954 XVI 229 (invers)
35. 1954 XVI 231 (invers)
36. 1954 XVI 217


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36

Tafel 10

Alle Figuren x 20

Fig. 1–4: *Pseudotheridomys pusillus* FAHLBUSCH, m_3, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

1. 1952 II 2523
2. 1952 II 2528 (invers)
3. 1952 II 2527 (invers)
4. 1952 II 2520

Fig. 5–10: *Eomys zitteli* SCHLOSSER, m_3, unteres Ober-Oligozän, Gaimersheim

5. 1952 II 3211
6. 1952 II 3207
7. 1952 II 2414 (invers)
8. 1952 II 2416 (invers)
9. 1952 II 2411
10. 1952 II 3225

Fig. 11–16: *Ligerimys lophidens* (DEHM), m_3, unteres Burdigal, Bissingen

11. 1954 XVII 1350
12. 1954 XVII 1342
13. 1954 XVII 1345
14. 1954 XVII 1344
15. 1954 XVII 1349
16. 1954 XVII 1360

Fig. 17–28: *Pseudotheridomys-Ligerimys*-Übergangspopulation, m_3, unteres Burdigal, Bissingen

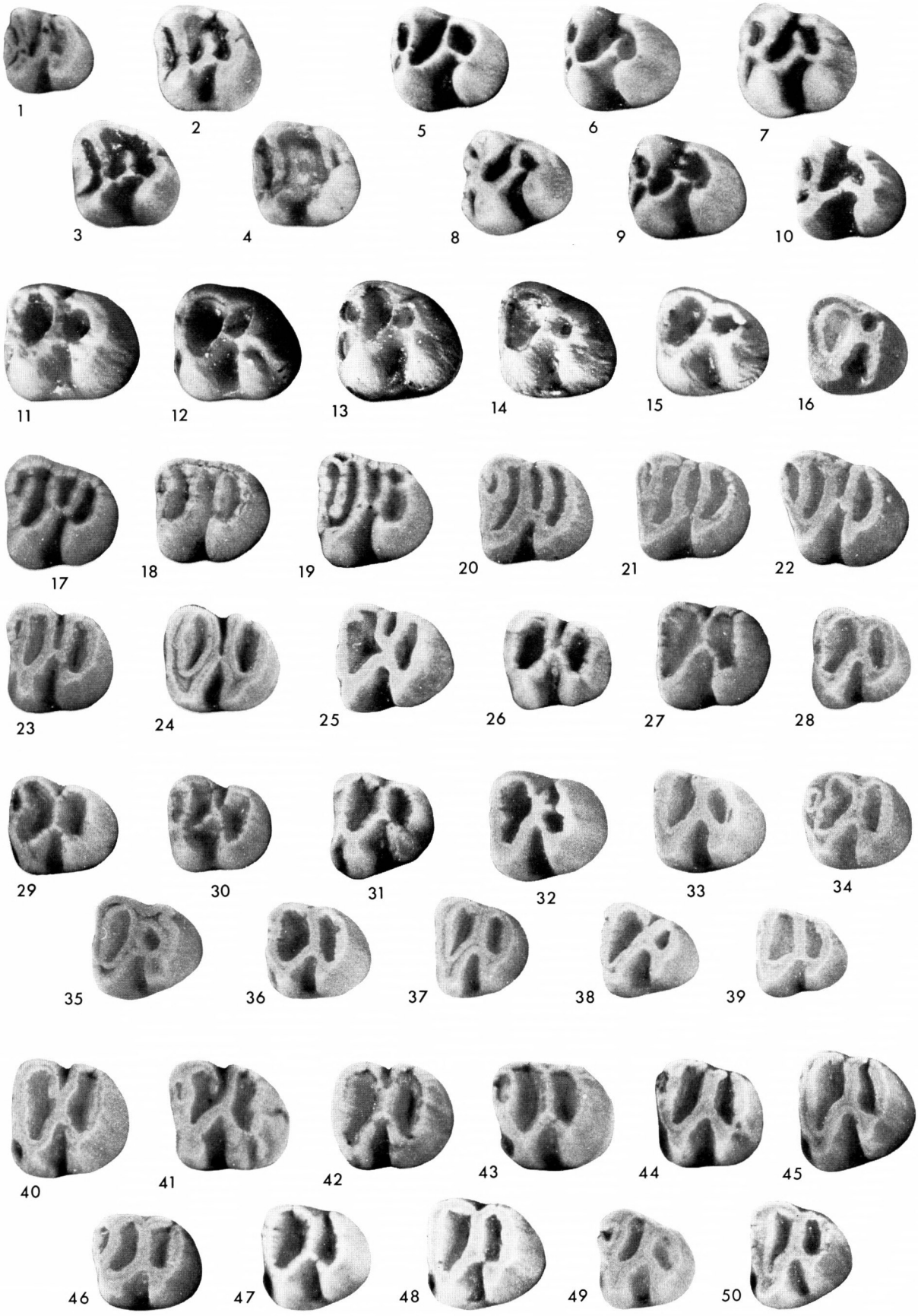
17. 1954 XVII 2099 (invers)
18. 1954 XVII 2146
19. 1954 XVII 2116 (invers)
20. 1954 XVII 2130
21. 1954 XVII 2138
22. 1954 XVII 2137
23. 1954 XVII 2095 (invers)
24. 1954 XVII 2084 (invers)
25. 1954 XVII 2019
26. 1954 XVII 2061 (invers)
27. 1954 XVII 2033
28. 1954 XVII 2082 (invers)

Fig. 29–39: *Ligerimys antiquus* n. sp., m_3, unteres Burdigal, Schnaitheim

29. 1940 V 754
30. 1940 V 695
31. 1940 V 838 (invers)
32. 1940 V 776
33. 1940 V 769
34. 1940 V 772
35. 1940 V 793
36. 1940 V 786
37. 1940 V 805 (invers)
38. 1940 V 816 (invers)
39. 1940 V 831 (invers)

Fig. 40–50: *Ligerimys florancei* STEHLIN & SCHAUB, m_3, oberes Burdigal, Erkertshofen

40. 1962 XIX 2633 (invers)
41. 1962 XIX 2630 (invers)
42. 1962 XIX 2618 (invers)
43. 1962 XIX 2620 (invers)
44. 1962 XIX 2546
45. 1962 XIX 2560
46. 1962 XIX 2640 (invers)
47. 1962 XIX 2532
48. 1962 XIX 2545
49. 1962 XIX 2663 (invers)
50. 1962 XIX 2551


1
2
5
6
7
3
4
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50

Tafel 11

Alle Figuren x 15

Schematische Darstellung der phylogenetischen Beziehungen zwischen einigen oligozänen und miozänen Eomyiden, mit p_4 und $m_{1/2}$ als Beispielen.

Fig. 1–4: Unteres Ober-Oligozän von Burgmagerbein

1. 1954 XVI 67 (invers)
2. 1954 XVI 171 (invers)
3. 1954 XVI 63 (invers)
4. 1954 XII 369

Fig. 5–8: Unteres Ober-Oligozän von Gaimersheim

5. 1952 II 2427
6. 1952 II 2504 (invers)
7. 1952 II 2334
8. 1952 II 2300 (invers)

Fig. 9–10: Mittleres (?) Aquitan von Weißenburg 6

9. 1961 XII 275
10. 1961 XII 284

Fig. 11: Höheres Aquitan von Haslach b. Ulm

1881 IX 79 (Lectotypus)

Fig. 12–17: Unteres Burdigal von Bissingen

12. 1954 XVII 236
13. 1954 XVII 1574
14. 1954 XVII 149
15. 1954 XVII 1744
16. 1954 XVII 31
17. 1954 XVII 1229

Fig. 18–22: Unteres Burdigal von Wintershof-West

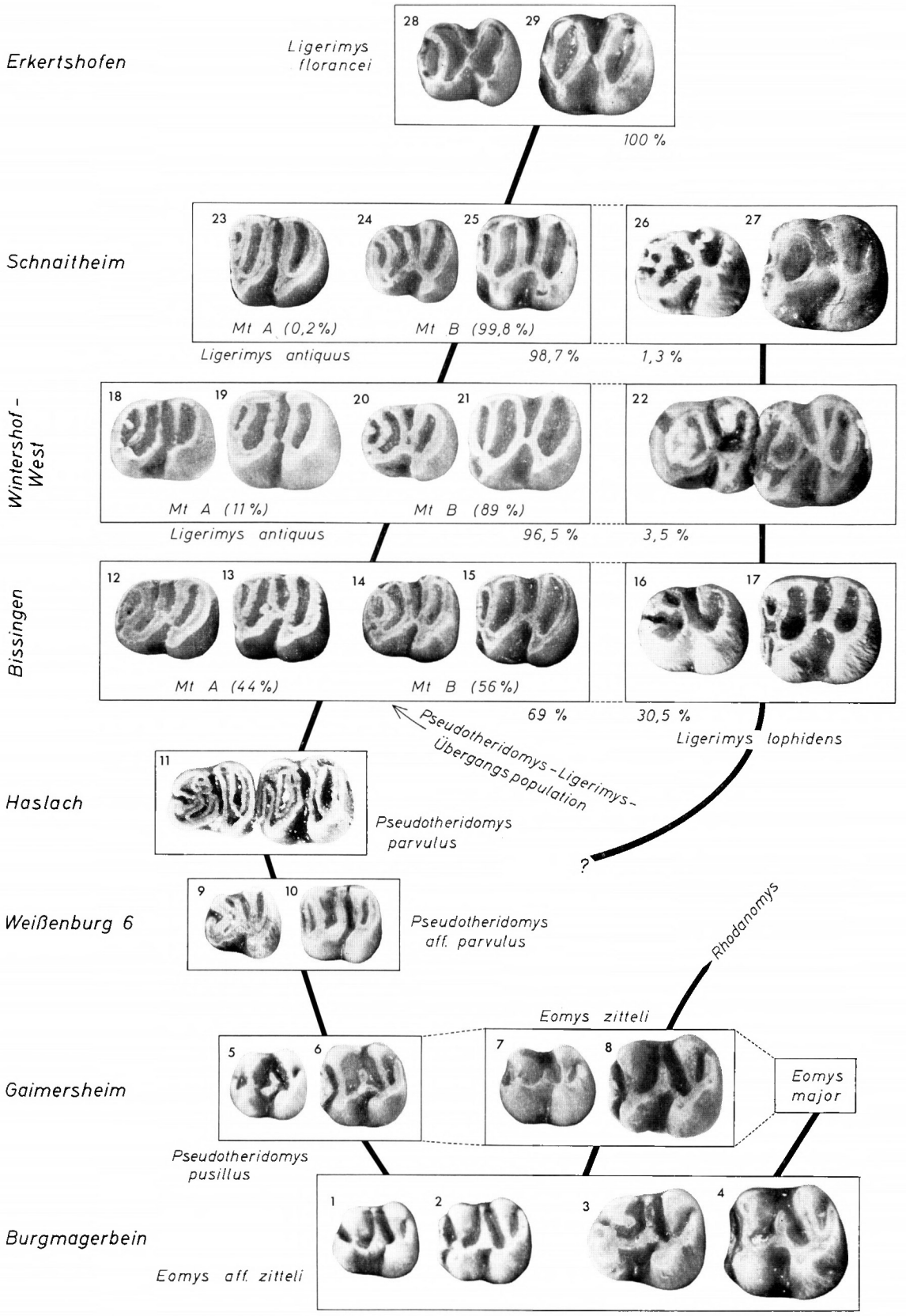
18. 1937 II 19471 (invers)
19. 1937 II 19489
20. 1937 II 19457
21. 1937 II 19555 (invers)
22. 1937 II 11007 (invers)

Fig. 23–27: Unteres Burdigal von Schnaitheim

23. 1940 V 1294 (invers)
24. 1940 V 513 (invers)
25. 1940 V 558
26. 1940 V 928
27. 1940 V 1281

Fig. 28–29: Oberes Burdigal von Erkertshofen

28. 1962 XIX 1543
29. 1962 XIX 1748


Erkertshofen
Ligerimys florancei
28
29
100 %
Schnaitheim
23
24
25
26
27
Mt A (0,2%)
Mt B (99,8 %)
Ligerimys antiquus
98,7 %
1,3 %
Wintershof-West
18
19
20
21
22
Mt A (11 %)
Mt B (89 %)
Ligerimys antiquus
96,5 %
3,5 %
Bissingen
12
13
14
15
16
17
Mt A (44 %)
Mt B (56 %)
69 %
30,5 %
Ligerimys lophidens
Pseudotheridomys-Ligerimys-Übergangspopulation
Haslach
11
Pseudotheridomys parvulus
?
Weißenburg 6
9
10
Pseudotheridomys aff. parvulus
Rhodanomys
Eomys zitteli
Gaimersheim
5
6
7
8
Eomys major
Pseudotheridomys pusillus
Burgmagerbein
1
2
3
4
Eomys aff. zitteli